

**A Paleoetologia e a Tafonomia Como Ferramentas Para o Estudo
De Casos de Evidências de Tanatose Em Artrópodes Fósseis**

Carlos Henrique de Oliveira Filipe
chfilipe@click21.com.br

RESUMO

FILIFE, Carlos Henrique de Oliveira. **A paleoetologia e a tafonomia como ferramentas para o estudo de casos de evidências de Tanatose em Artrópodes fósseis.** Trabalho de Conclusão de Curso (Monografia – Graduação em Ciências Biológicas). Centro de Ensino Superior de Juiz de Fora, 2007.

O comportamento consiste de atos que o animal exhibe, não restritos apenas aos tipos de locomoção (correr, saltar, voar, nadar e rastejar) ou a outros (cópula, escavação ou alimentação), mas também o emitir de um som ou feromônios, o balançar de antenas, padrões de coloração, estratégias de caça ou a ausência de movimento (enrolar-se, fingir-se de morto, e outros). A Paleoetologia é o estudo desses atos, desde que sejam expressos ou inferidos na morfologia externa dos fósseis. Uma das mais importantes atividades em Tafonomia é a investigação da causa da morte dos organismos que compõem as concentrações fossilíferas, e a identificação do evento que a causou. A Tanatoetologia (tanatos, morte, etologia, estudo do comportamento, literalmente “o estudo do comportamento de morte”) refere-se à identificação, interpretação e estudo do comportamento específico do organismo, momentos antes da morte definitiva e também perante o princípio do processo de fossilização. A combinação desses estudos, aliado a Paleobiomecânica e a Paleoicnologia, bem como a riqueza de nossos jazigos fossilíferos, principalmente inclusões em âmbar, propiciaram o surgimento de um novo e fértil campo de pesquisa, a Paleotanatose, foco principal deste trabalho.

Palavras-chave: Paleocomportamento; Paleoartropodologia; Tafonomia; Paleotanatose.

INTRODUÇÃO

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 fósseis e constituem o objeto de estudo da Paleontologia. O início do documentário fóssil bem representado coincide com o desenvolvimento, no Período Cambriano, de esqueletos mineralizados maiores e mais resistentes nos invertebrados marinhos (CASSAB, 2004).

A fossilização de um organismo resulta 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 de partes moles (CASSAB, 2004).

Os fósseis podem se preservar de diferentes modos, dependendo dos fatores e das substâncias químicas que atuaram após a morte do organismo. Podemos reunir os tipos de fossilização em dois grandes grupos: restos e vestígios (MARTINS-NETO e GALLEGU, 2006).

a) Restos: na maioria das vezes consistem nas partes mais resistentes dos organismos (tais como conchas, ossos e dentes), denominados partes duras. Com a evolução dos conhecimentos, tem-se descoberto, no registro fóssil, muitas partes moles preservadas, como vísceras, pele, músculos, vasos sanguíneos, que tem contribuído para um melhor conhecimento da anatomia e fisiologia dos organismos fósseis (MARTINS-NETO e GALLEGU, 2006).

b) Vestígios: são evidências da existência de organismos ou de suas atividades. Os animais e vegetais que deram origem aos fósseis não se preservaram. Como exemplo, tem-se o soterramento de uma concha. Durante esse soterramento, suas cavidades internas são preenchidas pelos sedimentos circundantes. Com o decorrer do tempo, eles são dissolvidos pelas águas

percolantes, restando somente o espaço que era ocupado anteriormente pela concha. Formam-se então 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, é formada uma réplica do original, denominado contramolde (CASSAB, 2004).

Os fósseis podem se classificados da seguinte forma: a) Fósseis – restos ou vestígios de organismos, com mais de um milhão de anos; b) Subfósseis – restos ou vestígios de organismos, com menos de um milhão de anos; c) Dubiofósseis – estruturas que podem ser de origem orgânica, mas cuja natureza ainda não foi comprovada; d) Pseudofósseis – estruturas comprovadamente inorgânicas, que se assemelham a organismos; e) Icnofósseis – é o resultado de qualquer atividade dinâmica de um organismo quando em vida, que pode vir a ser preservada em um sedimento, rocha ou corpo fóssil. Os icnofósseis apresentam algumas vantagens em relação aos fósseis corporais: são representantes diretos de uma biocenose, já que ocorreu *in situ*. São registrados com mais freqüência em determinados tipos de rochas (como siltitos e arenitos), pela tendência da diagênese em aumentar a visibilidade dos icnofósseis, enquanto que os fósseis corporais têm suas estruturas de detalhe destruídas (VILELA, 2004).

Existem outros tipos de fósseis, como é o caso dos Estromatólitos – estruturas biossedimentares formadas através de atividades microbianas (cianobactérias, algas, fungos) nos ambientes aquáticos. São produtos de atividades biológicas de microorganismos, sendo mais próximos aos icnofósseis do que aos fósseis verdadeiros. Aparecem em rochas calcárias sob a forma de domos, massas esféricas ou colunas. Estas são laminadas, geralmente de cores mais escuras que a rocha encaixante, em razão da grande quantidade de matéria orgânica proveniente de restos de algas azuis; Fósseis Químicos – designa compostos químicos da geosfera, cuja estrutura básica sugere uma ligação com conhecidos produtos naturais da biosfera. Utiliza-se também o termo “biomarcadores” para designar os fósseis químicos. Os mais estudados são os hidrocarbonetos e, entre eles, os alcanos, hidrocarbonetos aromáticos e seus

produtos não saturados; Microfósseis – restos fossilizados de organismos invisíveis a olho nu. Encontram-se nesse grupo alguns protistas (foraminíferos, radiolários, diatomáceas, nanofósseis calcários e dinoflagelados), artrópodes (ostracodes e conchostráceos), esporos e grãos de pólen; Palinomorfos – organismos fósseis encontrados nos resíduos insolúveis resultantes de tratamentos físicos e químicos aplicados às rochas sedimentares, tais como os pólenes, esporos, acritarcos e quitinozoários. Alguns autores englobam ainda algas, dinoflagelados e foraminíferos planctônicos e Âmbar (RODRIGUES, 2004).

Analisando os diversos tipos de fósseis, é possível inferir, através de aspectos morfológicos, elementos paleoecológicos e paleocomportamentais, entre eles a Paleotanatose, as evidências de tanatose em artrópodes fósseis, objeto de investigação do presente estudo.

1 CONCEITOS BÁSICOS

1.1 O ÂMBAR E SUA IMPORTÂNCIA PARA ESTUDOS PALEOECOLÓGICOS E COMPORTAMENTAIS

Para muitos o âmbar é considerado como pedra semipreciosa embora não seja um mineral. É uma resina fossilizada que em uma época muito remota escorria pelos troncos de algumas espécies de vegetais. A resina tinha a função de proteção à ação de microorganismos e mesmo de insetos. Sua produção pode ocorrer por qualquer lesão que o vegetal venha a sofrer e até mesmo um simples ataque de insetos é suficiente para sua formação. A resina protege a árvore atuando como cicatrizante e suas propriedades anti-sépticas também a protege de doenças. Diferentes tipos de árvores produzem diferentes tipos e quantidades de resina. As coníferas sempre foram as principais produtoras de resina, mas vários outros vegetais podem também exudar esta substância (MARTINS-NETO, 2003).

Atualmente somente dois tipos de árvores podem produzir resina estável que, com o tempo, se fossilizaria em âmbar. Eles são os pinhos de Kauri (*Agathis australis*) da Nova Zelândia e algumas espécies de leguminosa *Hymenaea* da África Oriental, América do Sul e Central. O chamado âmbar Dominicano (alusivo à República Dominicana) é proveniente da Ilha de Hispaniola, no Caribe. Embora conhecido desde a descoberta da Américas por Colombo, seu interesse só foi despertado a partir de 1960 (MARTINS-NETO, 2003).

O âmbar Dominicano é comercializado livremente e vendido como âmbar ou peças com inclusões. É geralmente claro, mas com uma grande variedade de cores. A maioria apresenta coloração que vai do amarelo ao laranja cuja tonalidade pode ser vista numa mesma peça. Na República Dominicana existe uma grande variedade de minas sendo que a maioria fica situada nas partes altas e são conhecidas como Cordillera Septentrional. As minas são na verdade pequenos túneis escavados pelos habitantes locais onde as peças de âmbar são encontradas e levadas para as cidades de Santiago e Santo Domingos onde são

polidas e comercializadas. A idade do âmbar Dominicano pode variar do Eoceno Inferior ao Mioceno Médio e, quimicamente, é similar ao copal do leste africano, tendo sido produzido pelo mesmo tipo de árvores do gênero *Hymenaea*. Na República Dominicana a planta que produzia o âmbar (*H. protera*, já extinta), é diferente das que existem hoje (MARTINS-NETO, 2003).

O âmbar Dominicano apresenta uma variedade de inclusões sendo os insetos os mais diversificados e melhores preservados do que os observados em outros âmbar. A presença de muitos insetos tropicais no âmbar da República Dominicana indica que a Ilha de Hispaniola era formada por uma floresta tropical (não muito distinta do que seria hoje) (MARTINS-NETO, 2003).

Cada âmbar reflete bem o tipo de resina que originalmente exudava nos diversos vegetais e de acordo com sua proveniência estas resinas são quimicamente diversificadas. Diferentes terpenos em diferentes concentrações são os principais componentes químicos e certamente a preservação dos organismos nos âmbar está estreitamente ligada a tais terpenos. Os insetos dos âmbar Dominicanos são melhores preservados do que o âmbar do Báltico ou de outras procedências (México e Burna) (MARTINS-NETO, 2003).

As inclusões encontradas em âmbar não são somente de animais e plantas. Bolhas de ar e gotas d'água são também comuns, mas as inclusões de vegetais ou animais são de grande importância no estudo da flora e fauna do passado e até as relações entre eles. Particularmente de interesse, algumas inclusões de bolhas de ar em âmbar, permitiram aos cientistas, por exemplo, verificar que a constituição da atmosfera no Mesozóico era bastante distinta do que é hoje, tendo inclusive um índice maior de amônia (BERNES e LANDIS, 1988). A questão do tamanho é algo que temos que considerar nas inclusões em âmbar, já que animais com mais que dois centímetros, tais como pererecas, escorpiões, aranhas e grandes insetos, são geralmente fortes o bastante para saírem de dentro da resina antes que esta endureça. Mesmo assim há, embora mais raros, registros de alguns que não tiveram tanta sorte, como lagartixas, rãs, miriápodes, aracnídeos incautos e até penas de aves (MARTINS-NETO, 2003).

É comum observar pernas de insetos ou de aranhas que quebram no momento que estes tentam sair da resina e até mesmo pedaços de insetos mais vigorosos em sua musculatura alar, como é o caso de alguns registros parciais de asas de libélulas. Alguns produtos animais também são observados em âmbar tais como fezes de pequenos animais, pelos, penas, exúvia de insetos, assim como verdadeiros “momentos congelados”, como é o caso de formigas em luta, “ordenhando” afídios, carregando sua cria, insetos em cópula, enfim toda uma versão “últimos dias de Pompéia” para artrópodes (paleoetologia) (MARTINS-NETO, 2003).

O âmbar é de grande importância no reconhecimento dos fósseis de animais terrestres, principalmente pequenos insetos que normalmente não são bem preservados em rochas sedimentares. Em conjunto com as rochas sedimentares que preservam bem os insetos de grande porte tais como libélulas (Odonoptera) e gafanhotos (Orthoptera), mas que não são observados com frequência em âmbar, podemos reconstruir as florestas do passado (MARTINS-NETO, 2003).

Os artrópodes, as plantas e outras inclusões no âmbar podem nos contar muito sobre a ecologia das florestas primitivas (Paleoecologia). Estudos já realizados no âmbar do Báltico e da República Dominicana já nos dão a idéia de como eram estas florestas (MARTINS-NETO, 2003).

Dentre as inclusões mais comuns, destacam-se miriápodes, cuja capacidade de enrolamento, em resposta ao estímulo produzido pelo próprio âmbar, fornecem evidências de Paleotanatose, o foco principal desse estudo.

1.2 TAFONOMIA

A Tafonomia (tafos, morte, numia, leis), originalmente um termo proposto por Efremov (1940), é literalmente “as leis que levam à morte”, para todos os organismos existentes na biosfera, seja vivo (biocenose) ou morto (tanatocenose),

até que passe para dentro da litosfera, quando esse organismo será transportado e enterrado (tafocenose) e fossilize, tornando-se parte do terreno (orictocenose). Atualmente, a Tafonomia se divide em causas e processos que envolvem a fossilização (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

Tradicionalmente, a maior parte da Tafonomia é aplicada aos moluscos com conchas. Muito da nomenclatura proposta, exemplos e definições são baseados no grupo dos moluscos (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006). Nem todo conceito apropriado para moluscos pode ser aplicado aos artrópodes, principal foco desse trabalho.

Alguns autores incluem, no âmbito da Tafonomia, o estudo da Necrólise, abrangendo a morte e a decomposição dos organismos. Outros consideram ainda, na análise tafonômica, a fase de soerguimento tectônico e a influência das técnicas e métodos de coleta e preparação dos fósseis (SIMÕES e HOLZ, 2004).

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. 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 (CASSAB, 2004).

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 imperam no meio, são alguns desses fatores, cujo somatório determinará o modo de fossilização (CASSAB, 2004).

Mesmo após a formação dos fósseis, outros fatores concorrem para a sua destruição nas rochas, como águas percolantes, agentes erosivos, vulcanismo, eventos tectônicos e metamórficos. 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 (CASSAB, 2004).

Peculiaridades químicas e fatores físicos, juntos, são responsáveis pela preservação e integridade do espécime fóssil. As principais são: distância do transporte, tempo de flutuação, taxa de deterioração, taxa de mineralização e taxa de sedimentação. A distância do transporte depende de peculiaridades na variação de possibilidades do fluxo da água e velocidade do vento. Igualmente a carga do fluxo, topografia do terreno, inclinação, barreiras, vegetação e taxa de precipitação. O tempo de flutuação depende de características peculiares de matérias contidas na água: concentração salina, quantidade de O₂, resistência externa, densidade, pH, temperatura, profundidade, tamanho, presença de minerais e fragmentos. Paralelamente, o tempo de flutuação depende da consistência do organismo: se ele é duro, leve, pontiagudo, plano, delicado, grande, pequeno e, especialmente, se ele está vivo ou morto. A taxa de deterioração depende de características peculiares presentes na água: quantidade de microorganismos, presença ou ausência de anoxia no fundo, ausência ou presença e quantidade de sais minerais específicos no corpo d'água e sobre ele. O tempo de flutuação, combinado com a distância do transporte, produz como resultado final o fóssil coletado. Dessa forma, é possível reduzir as principais variáveis a seis: fóssil completamente articulado; semi-articulado; totalmente desarticulado; completamente fragmentado; semi-fragmentado e totalmente desarticulado. Uma espécie totalmente articulada implica que a distância do transporte é mínima (se terrestre) ou rápida (se aéreo), impedindo dessa forma o processo de desgaste por abrasão (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

A seqüência 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 na pós-morte/pré-soterramento. Nos vertebrados, a seqüência de desarticulação é determinada pelo tipo de articulação do elemento ósseo no esqueleto. Sob condições de clima úmido ou em ambiente marinho, a desarticulação se inicia com a desconexão do crânio, devido à alta mobilidade da junção atlas-áxis; logo em seguida ocorre a

desarticulação das escápulas, dos membros e da coluna vertebral caudal. Por último, há a desarticulação da coluna vertebral dorsal-sacral. Em vertebrados terrestres, sob clima árido, essa seqüência é prejudicada devido à mumificação (preservação parcial das partes moles por desidratação) das carcaças. Fatores adicionais, como a ação de bactérias necrófagas e, no caso de vertebrados terrestres, o pisoteio (*trampling*), podem contribuir para a desarticulação esquelética (SIMÕES e HOLZ, 2004).

Nos ambientes marinhos bem oxigenados, a desarticulação (separação dos restos esqueléticos, por decomposição bacteriana) das conchas de bivalves ocorre, freqüentemente, em poucas semanas, já que sofre prolongada exposição na interface água/sedimento. Mesmo nesses ambientes, ondas de tempo bom, ondas e fluxo de tempestade, correntes unidirecionais ou oscilatórias de longa duração e produtividade biológica são considerados os principais processos responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas (SIMÕES e HOLZ, 2004).

Outro conjunto de processos que respondem por uma parcela menor entre os 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 fossildiagenéticos de subsuperfície. 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. Nesses casos, é favorecida a possibilidade de que a atividade fossildiagenética posterior leve à conservação de uma grande quantidade de organismo, oferecendo assim aos paleontólogos uma observação única e quase íntegra de comunidades antigas. Destaca-se, como exemplo desse tipo de fossilização, 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, o que favoreceu sua conservação até que os

mecanismos fossildiagnéticos posteriores pudessem completar o processo de fossilização (MEDEIROS, 2004).

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. A partir daí, a Tafonomia ganhou terreno no âmbito da geologia e Paleobiologia, abrangendo processos sedimentológicos, responsáveis pela origem dessas concentrações; auxilia na determinação de camadas-guias e 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 é importante também para a identificação de eventos sedimentares e *causa mortis* de organismos fósseis, permitindo reconstruções paleoecológicas acuradas e/ou auxiliando na determinação do padrão de comportamento social em paleocomunidades (SIMÕES e HOLZ, 2004).

Alguns dos termos frequentemente utilizados em Tafonomia são:

- a) Assembléia Fossilífera (ou 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 fossilífera pode conter elementos transportados ou autóctones, constituindo assim assembléias autóctones, parautócnes ou alóctones;
- b) Assembléia Autóctone (ou “census assemblage”, termo sugerido por KIDWELL e BOSENCE, 1991) – composta por fósseis derivados de uma comunidade local e preservados em posição de vida;
- c) Assembléia Parautócne (ou tafocenose; “whithin-habitat time-averaged assemblage”, termo proposto por KIDWELL e BOSENCE, 1991) – formada por espécimes autóctones, que não foram transportados para fora de seu habitat original;
- d) Assembléia Alóctone (ou assembléia transportada) – composta por espécimes transportados para fora de seu habitat de vida (SIMÕES e HOLZ, 2004).

Uma das mais importantes tarefas da Tafonomia é a investigação da causa da 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 idade 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. O outro tipo de morte é a não-seletiva ou catastrófica, que ocorre quando algum evento de grande magnitude (enchentes descomunais, tempestades, secas, marés vermelhas, erupções vulcânicas) atinge grande parte da população, indistintamente. Nesse caso, as classes de idade irão apresentar uma distribuição 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 (SIMÕES e HOLZ, 2004).

Uma vez determinado o tipo de mortandade ocorrida, surge outra questão: qual foi o evento responsável pelo padrão constatado, especificamente em se tratando de morte catastrófica? A resposta está na análise sedimentológica e estratigráfica dos sedimentos que contêm estas concentrações fossilíferas, e sua análise bioestratinômica. É importante 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 (SIMÕES e HOLZ, 2004).

1.3 ASPECTOS PALEOCOMPORTAMENTAIS

O comportamento consiste de atos que o animal exibe, não restritos apenas aos tipos de locomoção (correr, saltar, voar, nadar e rastejar) ou a outros (cópula,

escavação ou alimentação), mas também o emitir de um som ou feromônios, o balançar de antenas, padrões de coloração, estratégias de caça ou a ausência de movimento (enrolar-se, fingir-se de morto, e outros). A Paleoetologia é o estudo desses atos, desde que sejam expressos ou inferidos na morfologia externa dos fósseis. Esses paleocomportamentos muitas vezes são inferidos da combinação de dados da Paleobiomecânica e da paleoicnologia (MARTINS-NETO, 2003).

Afora os vertebrados, os invertebrados fósseis também fornecem bons elementos paleocomportamentais, como é o caso dos insetos, pois é possível inferí-los através de sua morfologia externa. Alguns são óbvios e imediatos, como hábitos e habitats, que indicarão as primeiras pistas (MARTINS-NETO, 2003).

Alguns grupos de insetos são peculiares pela capacidade que tem de emitir sons. Os grilos e as cigarras são bem conhecidos, mas outros não tão populares, como certos besouros, percevejos, crisopídeos e borboletas também têm essa capacidade. O canto dos grilos desempenha papel importante e varia de espécie para espécie, cujas diferenças mais significativas estão no ritmo. Cantos diferentes, espécies distintas. Isso se aplica também a espécies fósseis: morfologias do aparato para produzir sons distintos, paleoespécies distintas (MARTINS-NETO, 2003).

Martins-Neto (1991) observou que os grilos machos emitem sons principalmente friccionando as asas anteriores, uma sobre a outra, por intermédio de veias especializadas para esse fim. Esse som produzido recebe o nome de estridulação, e os meios para tal, de aparato estridulator. Essa musicalidade é toda restrita a um arranjo especial de veias da asa anterior dos espécimes machos (que nos grilos recebe o nome de tégmina). Esse aparato está mais ou menos caracterizado por uma espécie de “Z”, cuja haste principal possui numerosos sulcos, semelhantes a um reco-reco, denominado lima (em latim *plectrum*). Os seus prolongamentos recebem o nome de cordas e, acima dessas, as veias encerram um espaço muito peculiar, denominado espéculo (em latim *speculum*, espelho). Entre as limas, cordas e espéculo resta um espaço relativamente triangular, semelhante a uma harpa, sendo assim designado. A lima gera as ondas

por atrito das asas, as cordas vibram, a harpa propaga o som emitido e o espéculo atua como amplificador (MARTINS-NETO, 2003).

A Paleontologia possui registros fossilíferos de parentes dos atuais grilos, datados de 300 a 350 Ma, que possuíam asas com limas bastante rudimentares (o “Z”), portanto, praticamente “mudos”. A partir do Período Jurássico (em torno de 180 Ma atrás) surgem no registro fossilífero espécimes com rudimentos de harpas e cordas. Faltava-lhes o espéculo (amplificador), que só surgiu nos grilos há aproximadamente 110 Ma atrás, já no Cretáceo (MARTINS-NETO, 1991).

Portanto, a capacidade musical desses insetos foi se aperfeiçoando ao longo do tempo, até atingir o estágio atual. Evidentemente não se pode ouvir o canto de grilos fósseis, já que os mesmos não produzem som, mas por intermédio da morfologia de suas asas é possível saber se tinham a capacidade de produzir algum tipo de som (MARTINS-NETO, 1991).

Em relação ao padrão de coloração em fósseis é possível ser preservado diversos tipos, utilizados como estratégias de sobrevivência, de acasalamento, territorialidade ou simplesmente como aviso, para afastar os predadores. Nos insetos, de uma maneira geral, é extremamente comum a presença de padrões de coloração. Tons berrantes, como o amarelo ou vermelho, são indicativos de impalatabilidade (borboletas e mariposas, por exemplo) ou de alta toxicidade (algumas espécies de vespas, formigas, abelhas, dentre outros). Outros animais, nem nocivos ou impalatáveis, utilizam desse padrão de coloração para escapar de predadores. Mariposas, borboletas e alguns homópteros utilizam padrões de coloração sob a forma de falsos olhos (“spots”) para afugentar possíveis predadores, um comportamento também inferido para fósseis. Outros insetos utilizam outros tipos de coloração para simplesmente camuflarem-se por entre a vegetação ou em superfície de rochas e do solo. Esse comportamento é também verificado nos demais grupos de invertebrados, desde corais até anelídeos, celenterados, moluscos, crustáceos e aracnídeos. Em vários grupos a cor embute um complexo conjunto de comportamentos e um grupo que merece destaque é o dos cefalópodes, considerados os de maior inteligência dentre os invertebrados. Seu padrão de bioluminescência é uma verdadeira enciclopédia de padrões

comportamentais. Muitos desses pigmentos, ativos quando em vida, podem também ser preservados, embora alterados, dependendo do tipo de preservação, em fósseis (MARTINS-NETO, 1991).

Martins-Neto (2003) afirma que a dança (e todas as suas variações) não é apenas uma mera locomoção. Consiste, sim, em uma complexa gama de movimentos rítmicos, portanto são expressões comportamentais. Os insetos executam verdadeiras danças nupciais em pleno vôo, fundamentais como estratégias de acasalamento. Todos os invertebrados executam algum tipo de movimento comportamental, seja para acasalamento, lutas territoriais, ataque ou autodefesa. Esses padrões de comportamento não se fossilizam, não se manifestando na morfologia externa de maneira plena, e há apenas um tipo de dança fossilizável, que é a Dança da Morte ou da Agonia. Nesse caso específico invertebrados em agonia no substrato deixam marcas características, como pistas em “8”, comuns em muitos vermes e artrópodes. Dentre esses comportamentos “de morte” preserváveis pode-se incluir a paleotanatose, escopo deste trabalho.

1.4 TANATOETOLOGIA: UM NOVO CONCEITO

A Tanatoetologia (tanatos, morte, etologia, estudo do comportamento, literalmente “o estudo do comportamento de morte”) refere-se à identificação, interpretação e estudo do comportamento específico do organismo, momentos antes da morte definitiva e também perante o princípio do processo de fossilização (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

Esse processo expressa agonia, muitas vezes devido à asfixia (em terra, ar ou na água) e pode ser preservado tanto em fósseis como em icnofósseis (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

O comportamento de morte, em muitos casos, pode estar associado a uma mortandade em massa, constituindo assim uma tanatocenose, tornando-se uma ferramenta extremamente útil em análises paleoecológica e paleoetológica. A identificação desse paleocomportamento pode ser extraído de características

morfológicas preservadas em fósseis, como peixes (boca aberta, corpo contorcido, típico de espécies que morrem por asfixia), dinossauros e outros vertebrados (cabeça estendida para trás, em típica posição de rigor *post-mortem*) e também em invertebrados fósseis, virtualmente todos que chegaram vivos no sítio deposicional (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

A Tanatoetologia não pode ser confundida com conceitos clássicos como a Tafonomia (leis que dirigem a morte), Tanatose (simulação de morte) e Tafocenose (assembléia de morte), entre outros (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

O “comportamento de morte” é dinâmico em essência, refletindo uma atividade do organismo ainda em vida, pouco antes de sua morte definitiva. Várias pistas encontradas no Parque do Varvito (Estado de São Paulo, Município de Itu – Carbonífero Superior, Bacia do Paraná) são atribuíveis à locomoção de miriapodomorfos (trilhas, pistas e pegadas epi ou intra-estratal, linear ou sinuosa, às vezes ramificada e sulcos contínuos). Um miriápode em vida produz uma linha linear ou levemente sinuosa. As trilhas de Itu exibem padrões conspicuamente sigmóides ou heliocoidais, típicas de animais em agonia. Infere-se aí o típico “comportamento de morte” (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

2 EVIDÊNCIAS DE TANATOSE EM ARTRÓPODES FÓSSEIS

2.1 AS EVIDÊNCIAS

A Tanatose é um dos comportamentos, em invertebrados, dos mais interessantes, sob o aspecto de que podem ser rapidamente observados na natureza e intuídos com relativa precisão em fósseis. De protozoários até moluscos, várias espécies possuem mecanismos que, em situação de perigo, acionam o sistema nervoso do animal, cessando temporariamente qualquer tipo de movimento. Esses mecanismos podem ser cílios com terminações nervosas dos protozoários, probóscides de equiuros, platelmintos e asquelmintos e até os tentáculos de moluscos. Há também o retraimento, comum nos gastrópodes terrestres. Estes se retraem totalmente para dentro de suas conchas; na ausência destas, esses animais enrijecem-se (MARTINS-NETO, 2003).

Numa situação real de perigo, os insetos, por reflexo, saltam ou voam. Outros rapidamente correm, como as baratas. Mas algumas espécies de coleópteros se especializaram no comportamento de morte simulada. Essa simulação inclui desde movimentos errantes, simulando agonia, até postarem-se de costas para o substrato, com os membros encolhidos (posição típica de uma situação real *post-mortem*), ficando assim paralisados por vários minutos. Outros simplesmente recolhem suas partes vitais (cabeça e membros), se encolhendo até que se restabeleça sua segurança. Esta estratégia pode salva-los, por exemplo, quando presos em uma teia de aranha. Normalmente, insetos predadores utilizam estímulos visuais para a captura, e com esse tipo de comportamento, as presas acabam por serem rejeitadas. Alguns crustáceos, acuados, impedidos de atacar ou fugir, se encolhem dentro de suas carapaças, aguardando até que as situações lhes sejam favoráveis (MARTINS-NETO, 2003).

Mas todos esses casos não são seguramente detectados no registro fossilífero. Não se pode afirmar que o fóssil estava realmente morto ou estava se valendo de uma estratégia no momento em que foi preservado. Mas existem

casos incontestáveis de derivações de tanatose em fósseis, como é o caso do enrolamento. Diversos artrópodes, como miriápodes, diplópodes e isópodes, possuem essa faculdade, protegendo assim importantes e vitais partes do corpo, permanecendo imóveis até o total desaparecimento da situação que gerou tal comportamento (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

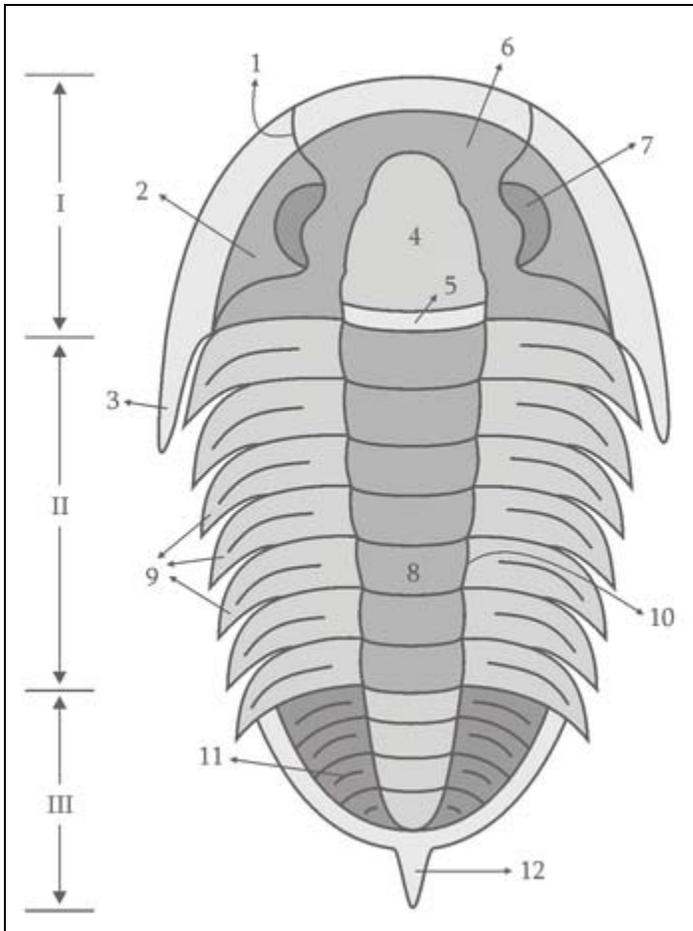
Diversos trilobitos exibiam a habilidade do enrolamento, formando uma bola ou cápsula defensiva, através da articulação flexível dos segmentos torácicos, dando ao céfalo e ao pigídio uma efetiva proteção às antenas (órgão sensorial), membros e demais partes vulneráveis da superfície ventral (ILUSTRAÇÃO 1A e 1B). Enquanto está enrolado, o trilobito pode “assistir” e esperar, até que ocorra uma situação mais favorável. Para tornar possível esse enrolamento, existem características morfológicas complementares (ILUSTRAÇÃO 2) que efetuam o fechamento das superfícies opostas (coalização). Em geral, os trilobitos enrolavam-se dobrando o tegumento flexível entre cada um dos segmentos torácicos rígidos, fazendo que assim o céfalo e o pigídio se encaixem e as pleuras torácicas se sobreponham. Quando o pigídio e a pleura torácica fazem contato, existe, às vezes, uma estrutura de coalizão especializada, denominada sulco vincular, que sela a margem do pigídio e a extremidade da pleura torácica (MARTINS-NETO, 2003). Na ILUSTRAÇÃO 3 podem ser observados vários grupos de trilobitos que exibem a capacidade de enrolamento.



ILUSTRAÇÃO 1A **Nyterops**. Trilobito em posição de enrolamento defensivo.
Fonte: Gom III (2004).



ILUSTRAÇÃO 1B **Pliomera**. Trilobito em posição de enrolamento defensivo.
Fonte: Gom III (2004).



I – Céfalo

II – Tórax

III – Pigídio

1 – Sutura facial

2 – Face móvel

3 – Ponta genal

4 – Glabela

5 – Anel occipital

6 – Face fixa

7 – Olho

8 – Ráquis

9 – Pleuras

10 – Sulco dorsal

11 – Costilhas

12 – Espinho posterior

ILUSTRAÇÃO 2. Morfologia de Trilobito.

Fonte: Gom III (2004)

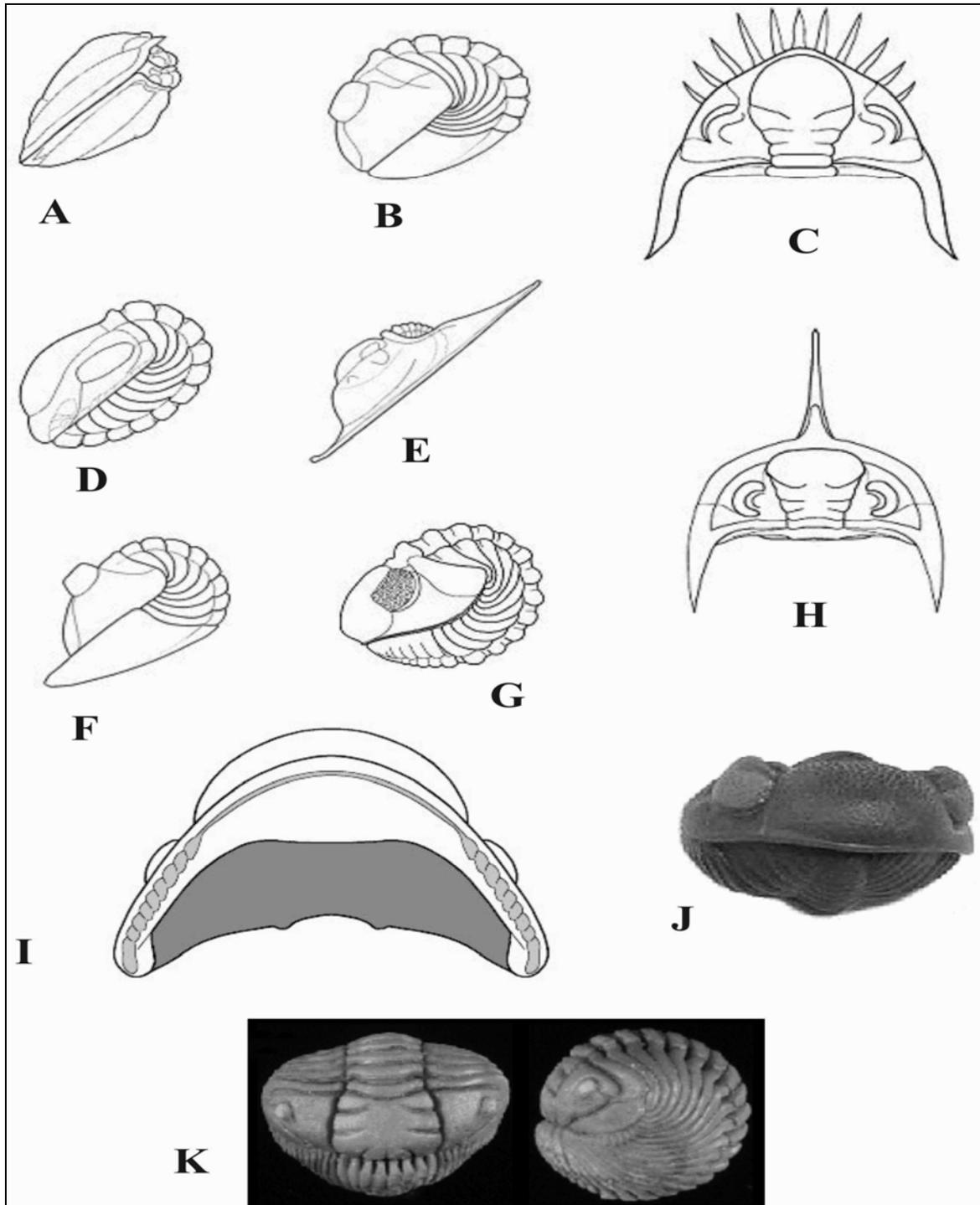


ILUSTRAÇÃO 3. A capacidade de enrolamento de trilobitos. A – *Agnostus*, B – *Asaphus*, C – *Comura*, D – *Elipsocephalus*, E – *Harpes*, F – *Pseudomegalaspis*, G – *Phacops*, H – *Dalmanites*, J – *Edpharanmil*, K – *Pliomera*, I – enrolamento vincular, um dos mecanismos que atuam no enrolamento dos trilobitos.

Fonte: todos reproduzidos com permissão de Gom III (2004)

Na ILUSTRAÇÃO 4 é mostrado um outro exemplo da capacidade de enrolamento dos trilobitos, com a presença de meio-anéis (half rings) de articulação bem desenvolvidos. Tal enrolamento poderia ser causado por um distúrbio ambiental ou como uma forma de proteção de predadores (SILVA e FONSECA, 2005).

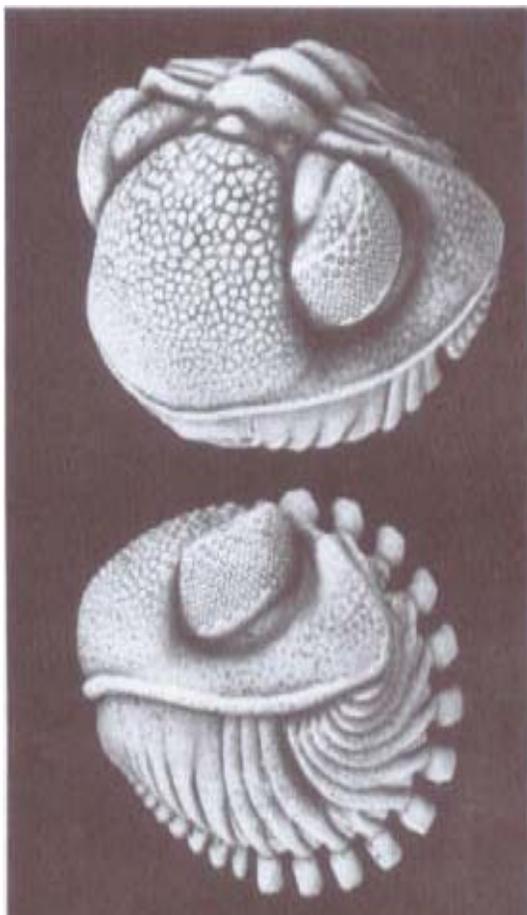


ILUSTRAÇÃO 4A

ILUSTRAÇÃO 4 *Phacops rana*. A) Espécime enrolado para se proteger; B) O mesmo espécime, visto de ângulos diferentes.

Fonte: Silva e Fonseca (2005).

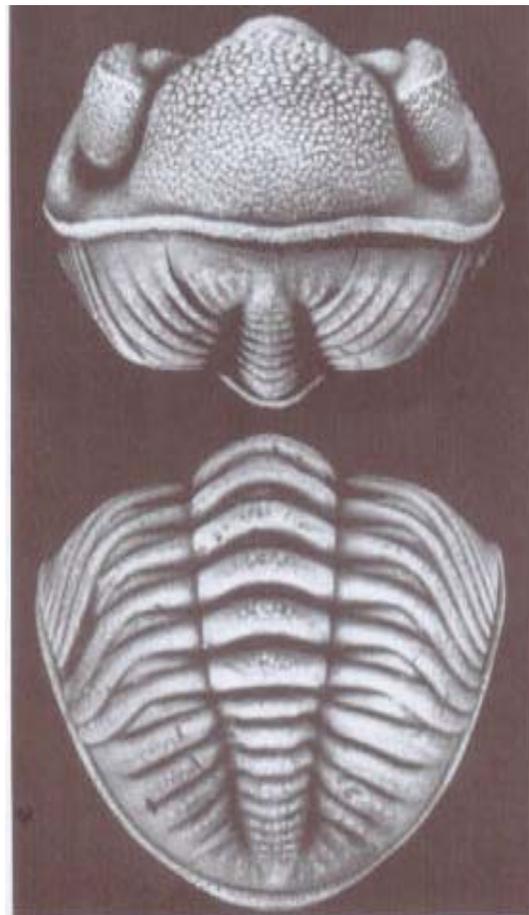


ILUSTRAÇÃO 4B

Um dos registros mais antigos de miriápodes exibindo capacidade de enrolamento é fornecido na ILUSTRAÇÃO 5. Nota-se que além da capacidade de

enrolar-se (paleotanatose), o exemplar também exibe um comportamento defensivo/agressivo devido aos longos espinhos (HANNIBAL, 1984). Outro caso raro é fornecido na ILUSTRAÇÃO 6, com miriápodes aprisionados em amostras de âmbar, proveniente da República Dominicana (Eoceno/Oligoceno). Uma mesma espécie é preservada em posição normal (A) e outro espécime é preservado enrolado (B), muito provavelmente devido à própria estimulação da resina, iniciando assim o processo de tanatose.

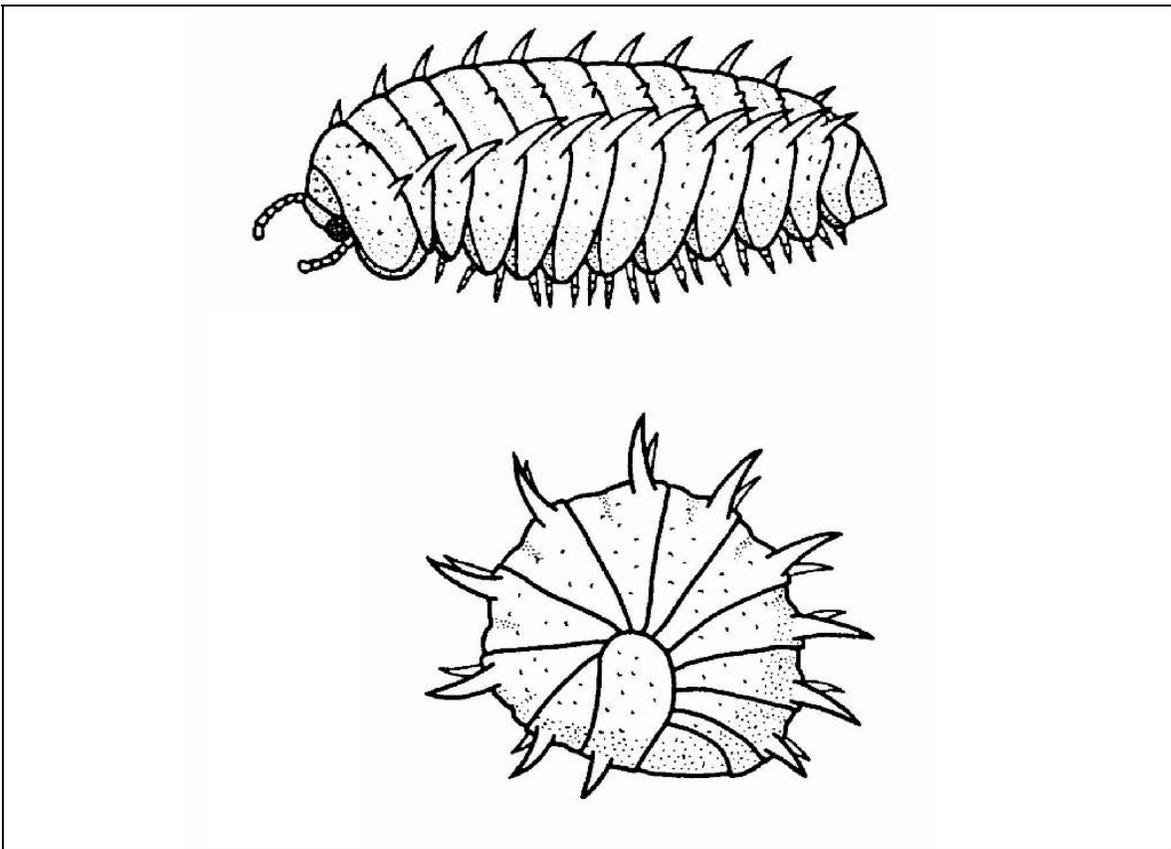


ILUSTRAÇÃO 5. A capacidade de enrolamento de miriápodes carboníferos: *Amynilyspes wortheni* Hannibal (1984), proveniente do Carbonífero da América do Norte. Fonte: reproduzido com permissão de Hannibal (1984).

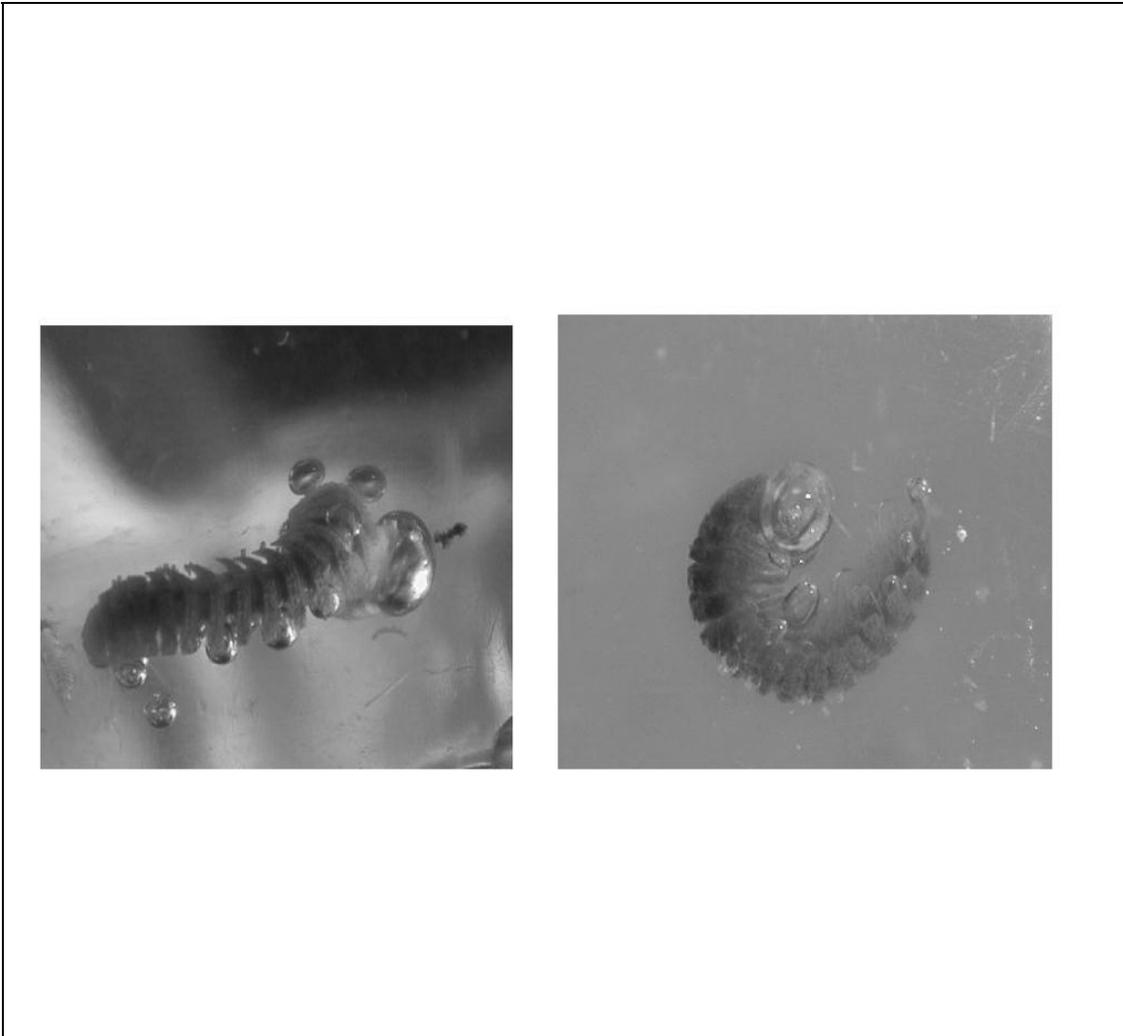


ILUSTRAÇÃO 6 Miriápodes conhecidos de inclusões de âmbar terciário (Eoceno/Oligoceno da República Dominicana), disponíveis à venda em **sites** de comércio de fósseis
Fonte: <http://trilobites.com>, acessado em 17 dez. 2006.

2.2 O QUE É O ENROLAMENTO

A maioria dos Trilobitas podia encerrar-se dentro de uma bola defensiva ou cápsula, pela articulação flexível dos segmentos do tórax, trazendo o céfalo e o pigídio juntamente em uma cápsula protetora formando um escudo que protege as antenas, cabeça e parte macia do ventre. Enquanto está nesse estado, o trilobita podia observar e esperar que as condições estejam mais seguras. Alguns grupos

de trilobitas (*Phacops*, p.ex.) desenvolveram especialidades morfológicas que auxiliam o enrolamento, chamadas estruturas coaptativas. Esse complemento morfológico permite a oposição de superfícies (ILUSTRAÇÃO 7). O céfalo e o pigídio frequentemente têm formas parecidas que permitem um fechamento firme, encaixando firmemente as margens dos segmentos torácicos e a borda do pigídio (GOM III, 2004).

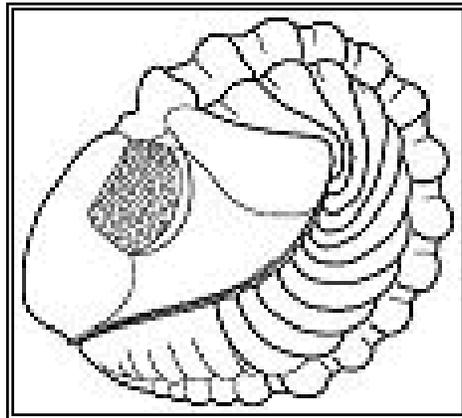


ILUSTRAÇÃO 7 *Phacops*.
Fonte: Gom III (2004).

2.2 COMO É FEITO O ENROLAMENTO

No geral, os trilobitas contraem os músculos internos, curvando o tegumento flexível (concha) entre cada um dos segmentos rígidos de modo que o céfalo e o pigídio são trazidos juntos, e a pleura torácica desliza dentro de um modelo radial sobreposto. Onde o pigídio e a pleura torácica fazem contato com o céfalo, há às vezes uma estrutura coaptativa especializada, chamada sulco do vincular, que encaixa a margem do pigídio e as extremidades da pleura torácica. Alguns artrópodes modernos, como os crustáceos isópodes, têm um dispositivo semelhante. Algumas espécies de trilobitas apresentam, além do enrolamento, espinhos frequentemente projetados para oferecer proteção extra enquanto o trilobita estiver em uma situação defensiva (*Dalmanites* apresenta um triângulo de

espinhos e *Comura* uma couraça de espinhos, ILUSTRAÇÃO 8) (CLARSON e WHITTINGTON, 1997).

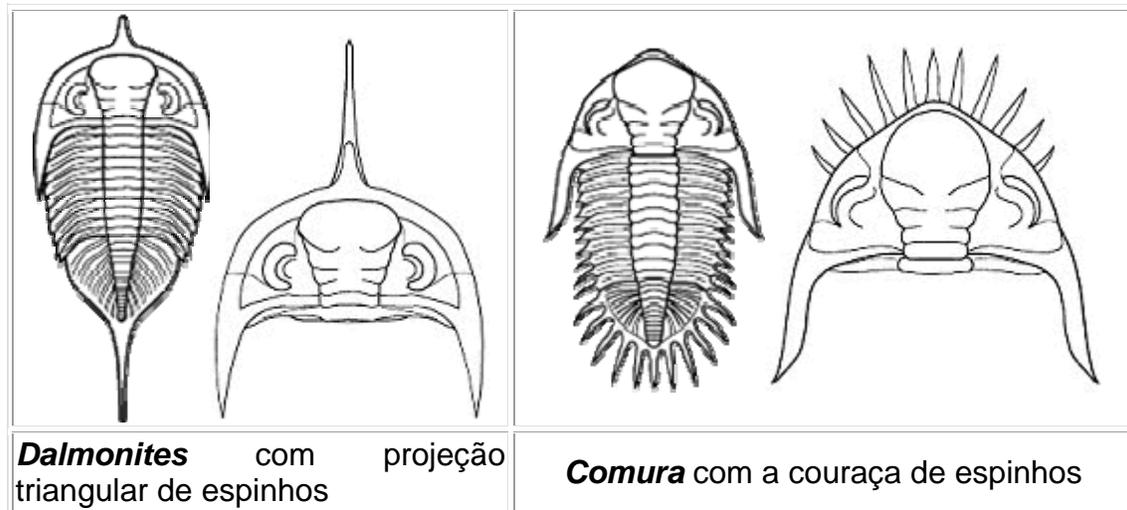


ILUSTRAÇÃO 8 *Dalmonites* e *Comura*.
 Fonte: Clarkson e Whittington (1997).

Harrington (1959), Clarkson e Whittington (1997) e Gom III (2004) descrevem três tipos principais de enrolamento: esferoidal, duplo e discoidal. O enrolamento esferoidal ocorre quando os segmentos torácicos participam igualmente no processo de enrolamento do animal sobre si mesmo. Esse tipo foi descrito como a maioria do tipo comum de enrolamento, especialmente entre os trilobitas isopígios e macropígios. *Agnostida*, trilobita isopígio com unicamente com dois ou três segmentos (ILUSTRAÇÃO 9), trazem o céfalo e o pigídio apertados juntos, qualificando assim o enrolamento esferoidal. Igualmente, também animais com relativamente poucos segmentos, como o *Asaphoidea* (cerca de 8 segmentos), o *Phacopoidea* (cerca de 10 segmentos) e o *Nyterops*, geralmente envolvem todos os segmentos no enrolamento. Variações do enrolamento esferoidal incluem trilobitas que estendem o céfalo e o pigídio enquanto o enrolamento está se completando.

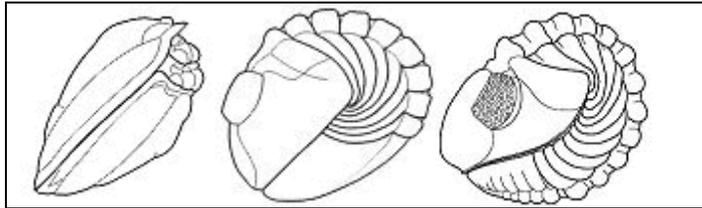


ILUSTRAÇÃO 9 Enrolamento esferoidal: **Agnostus** (Agnostida), **Asaphus** (Asaphida), **Phacops** (Phacopida)
Fonte: Harrington (1959); Clarkson e Whittington (1997); Gom III (2004).

O enrolamento duplo ocorre quando o pigídio e os segmentos do tórax são ocultos sob a margem frontal do céfalo. Observados em trilobitas micropígios primitivos do Cambriano, tal como *Ellipsocephalus* (ILUSTRAÇÃO 10). Gom III (2004) refere-se a esse tipo de enrolamento como enrolamento espiral.

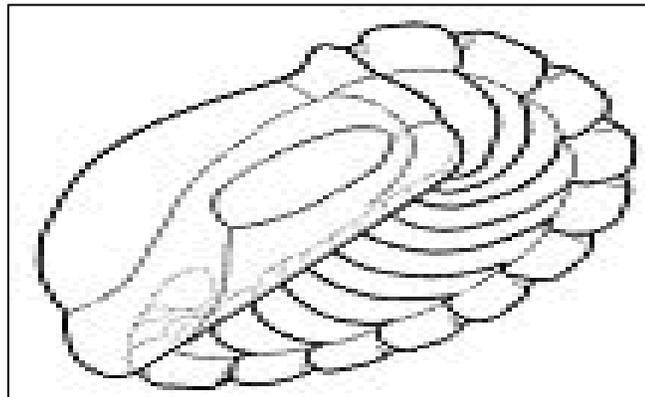


ILUSTRAÇÃO 10 Enrolamento duplo - **Ellipsocephalus** (Ptychopariida)
Fonte: Gom III (2004).

O enrolamento discoidal envolve unicamente o dobramento da porção anterior do tórax, enquanto a porção restante do tórax e o pigídio procedem a um

outro tipo de fechamento. Esse tipo de enrolamento é observado em trilobitas micropígio com desenvolvimento do céfalo, tal como *Harpes* (ILUSTRAÇÃO 11) e *Trinucleioids*, sendo descrito por Gom III (2004). O enrolamento incompleto ocorre quando a pleura torácica não fecha completamente as superfícies ventrais, deixando uma argola de espinhos projetados. Tal caso não ocorre apenas em trilobitas espinhosos primitivos como o *Olenelloids* e *Paradoxooids*, mas é visto em outros trilobitas mais evoluídos, como o *Selenopeltis* e alguns cheirurídeos. Gom III (2004) refere-se a esse enrolamento como enrolamento cilíndrico.

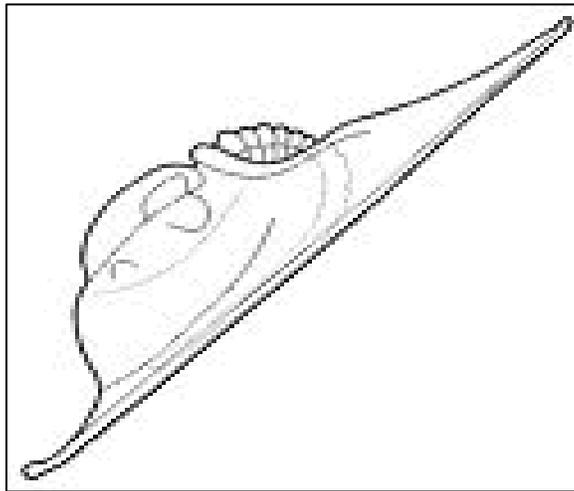


ILUSTRAÇÃO 11 Enrolamento Discoidal - *Harpes*
(HARPETIDA)

Fonte: Gom III (2004).

2.3 OUTROS POSSÍVEIS CASOS DE TANATOSE

Martins-Neto e Gallego (2006) incluem ainda outros possíveis casos de Paleotanatose, como aqueles observados na paleoartropodofauna da Formação Santana (Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe).

Uma interessante peculiaridade tafonômica da paleoartropodofauna da Formação Santana é o “efeito cinema”, isto é, todos os estágios do processo de morte de um organismo preservados no mesmo sítio deposicional (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006). Amostras selecionadas pelos autores exibem vários estágios da morte de uma aranha, como se fosse um filme (ILUSTRAÇÃO 12): um espécime parecendo caminhar em vida; começando a morrer (algumas pernas começando a se retrair); retraindo mais; totalmente retraídas e finalmente uma morte definitiva, em uma posição ventral natural. Cada uma dessas etapas evidentemente implica em tempos relativos distintos dentro de um tempo global, segundo os autores (o sítio deposicional). Algumas das explicações possíveis para esse efeito apresentadas pelos autores poderia ser vários espécimes distintos morrendo em seu habitat terrestre, a tempos distintos, e assim transportados juntos ao sítio deposicional. Martins-Neto e Gallego (2006) observaram que cada estágio específico de morte (de um total de cinco) foi “congelado” e o processo normal foi interrompido. O único modo de ocorrer isso, segundo os autores é uma “armadilha”, comum, por exemplo, em amostras de âmbar. O processo de morte por asfixia de uma aranha na água implica em uma morte “total”, isto é, a aranha chega viva ao corpo d’água e, se esse é o caso, morre ou não. Se morrer atingirá rapidamente o estágio V, quando então poderia ou não ser rapidamente soterrada, mas os estágios intermediários seriam impossíveis de ser preservados nessas condições.

Esse fato levou os autores a afirmar que uma armadilha (um soterramento rápido) e morte instantânea em terra são mais plausíveis, o que poderia explicar os espécimes excepcionalmente preservados de amostras de aranhas. A própria “armadilha” seria o estímulo inicial à tanatose, produzindo o “efeito cinema” (MARTINS-NETO e GALLEGO, 2006).

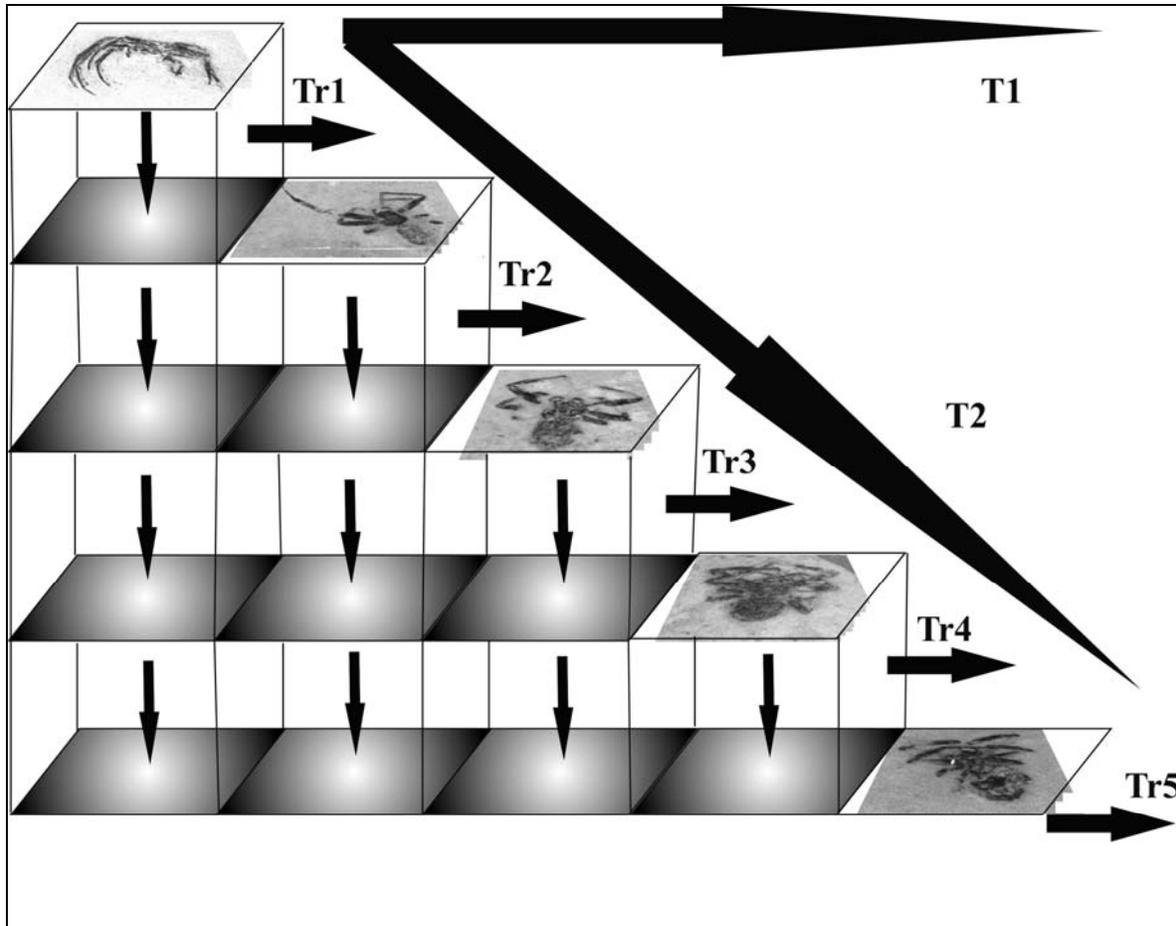


ILUSTRAÇÃO 12 O “efeito cinema” em aranhas da Formação Santana: a morte passo a passo.

Tr, tempo relativo; T, tempo global.

Fonte: Martins-Neto e Gallego (2006).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dentre os diversos ramos do estudo do comportamento animal, a Paleontologia e, mais especificamente, a Paleotanatose é um estimulante, fértil e novo campo de pesquisa.

Tendo como ferramentas a Paleoecologia, a Paleoicnologia, a Paleobiomecânica e a Tafonomia, subdisciplinas da Paleontologia, é possível inferir aspectos paleocomportamentais e, dentro deste escopo, aliado à riqueza de nossos jazigosossilíferos e excelência de preservação, principalmente em inclusões em âmbar, é possível, como demonstrado, inferir Paleotanatose em artrópodes.

A capacidade de enrolamento em artrópodes atuais é fator gerador de inúmeros padrões comportamentais, entre eles, a tanatose, ou a capacidade de fingir-se de morto. A mesma capacidade presente em ancestrais, permite, por homologia, inferir que tais como outros comportamentos usuais, como padrão de coloração, capacidade de produzir som e o de saltar, a Paleotanatose tem também uma longa história geológica.

O presente é a chave do passado e compreender o passado é prever o futuro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRAFICAS

BERNER, R. A.; LANDIS, G. P. Gas bubbles in fossil amber as possible indicator of the major gas compositions of ancient air. **Science**, v. 239, p. 1406-1409, 1988.

CASSAB, R. C. T. Objetivos e Princípios. In: CARVALHO, Ismar de Souza (Ed.) Paleontologia. Rio de Janeiro: **Interciência**, 2004, v. 1, n.1, cap. 1, p. 3-11.

CLARKSON, E.N.K; WHITTINGTON, H.B. Enrollment and coaptative structures. in: R.L. Kaesler, ed. **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part O: Arthropoda 1, Trilobita, Revised. Lawrence, Kansas, p. 67-74, 1997.

EFREMOV, J. A. Taphonomy: A new branch of paleontology. **Pan-American Geologist**, v. 74, p. 81-93, 1940.

GON III, S.M. 2004. **A guide to the orders of Trilobites** . Disponível em: <<http://www.trilobites.info>>. Acesso em: 23 dez. 2006.

HANNIBAL, J. T. Pill millipedes from the Coal Age. **Field.. Mus. Nat. Hist. Bull**, v.55, p.12-16,1984.

HARRINGTON, H.J.. Enrollment. In: Moore, R.C. (Ed). **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part O: Arthropoda 1. Lawrence, Kansas, p. O102-O107, 1959.

<http://trilobites.com>. Disponível em:
<http://trilobites.com/site/index.cfm?action=dsp_prod&level=2&catid1=33>.
Acesso em: 17 dez. 2006.

KIDWELL, S. M; BOSENCE, D. W. J. Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record. In: ALLISON, P. A. & Briggs (Ed). New York: **D. E. G. Plenum**, p. 115–209, 1991.

MARTINS-NETO, R. G.. Sistemática dos Ensifera (Insecta, Orthopteroida) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Acta Geológica Leopoldensia**, v. 32, n.14, p. 3-162, 1991.

MARTINS-NETO, R. G. Como estudar o comportamento de animais fósseis - paleoetologia. In: DEL CLARO, K; PREZOTO, F. (Org.). **As distintas faces do comportamento animal**. Jundiaí: Sociedade Brasileira de Etologia e Livraria e Editora Conceito, 2003. p. 174-181.

MARTINS-NETO, R. G; GALLEGO, O. F. "Death Behaviour" (Thanatoethology new term and concept): A Taphonomic Analysis providing possible paleoethologic inferences – special cases from Arthropods of the Santana Formation (Lower Cretaceous, Northeast Brazil). **Geociências**, v. 25, n. 2, p. 241-254, 2006.

MEDEIROS, M. A. Fossildiagênese In: CARVALHO, Ismar de Souza. (Ed.). Paleontologia. Rio de Janeiro: **Interciência**, 2004, v. 1, n. 4, cap. 4, p. 47-59.

RODRIGUES, R. Fósseis Químicos. In: CARVALHO, Ismar de Souza. (Ed.). Paleontologia. Rio de Janeiro: **Interciência**, 2004, v. 1, n. 13, cap. 13, p. 207-219.

SILVA, C. F.; FONSECA, V. M. M. Hábitos de vida dos Trilobitas das Formações Maecuru e Ererê, Devoniano da bacia do Amazonas, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, n.1, p. 73-82, 2005.

SIMÕES, M. G.; HOLZ, M. Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. In: CARVALHO, Ismar de Souza. (Ed.). Paleontologia. Rio de Janeiro: **Interciência**, 2004, v. 1, n. 3, cap. 3, p. 19-45.

VILELA, C. G. Foraminíferos. In: CARVALHO, Ismar de Souza. (Ed.). Paleontologia. Rio de Janeiro: **Interciência**, 2004, v. 1, n. 1, cap. 17, p. 269-284.