



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOLOGIA

MILAGROS GABRIELA DA CRUZ CARDONA

**DESCRIÇÃO TAXONÔMICA DE CINCO NOVAS ESPÉCIES DE
BLATTODEA DO MEMBRO CRATO, FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO
ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL**

FORTALEZA

2016

MILAGROS GABRIELA DA CRUZ CARDONA

**DESCRIÇÃO TAXONÔMICA DE CINCO NOVAS ESPÉCIES DE BLATTODEA DO
MEMBRO CRATO, FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE
DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geologia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em Geologia. Área de concentração: Paleontologia e Geologia Histórica.

Orientador: Prof. Dr. Márcio Mendes.

FORTALEZA

2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

-
- C259d Cardona, Milagros Gabriela da Cruz.
Descrição taxonômica de cinco novas espécies de *Blattodea* do Membro Crato, formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil / Milagros Gabriela da Cruz Cardona. – 2016.
109f. : il., color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Geologia, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Fortaleza, 2016.
Área de Concentração: Paleontologia e Geologia Histórica.
Orientação: Prof. Dr. Márcio Mendes.
1. Bacias (Geologia). 2. Sedimentos lacustres. 3. Geologia - Mapas. I. Título.

MILAGROS GABRIELA DA CRUZ CARDONA

**DESCRIÇÃO TAXONÔMICA DE CINCO NOVAS ESPÉCIES DE BLATTODEA DO
MEMBRO CRATO, FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE
DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geologia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em Geologia. Área de concentração: Paleontologia e Geologia Histórica.

Aprovada em: ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Márcio Mendes (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Prof. Dr. Wellington Ferreira
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Prof. Dr. Paulo Cascón
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Aos meus queridos pais.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo apoio financeiro como bolsa de Mestrado Acadêmico, o qual foi muito útil às atividades desenvolvidas em Fortaleza e Nova Olinda, no Ceará.

À Universidade Federal do Ceará – (UFC) e ao Programa de Pós-Graduação em Geologia; a todo o corpo docente do referido programa, em especial ao Zeca por ter-me apresentado o projeto em Portugal, ter sido sempre uma pessoa excepcional e ter-me ajudado nas dificuldades que se apresentaram ao longo do meu percurso no Brasil. Ao Prof. Wellington por todas as conversas e risadas tanto no campo como no departamento e por estar sempre pronto a auxiliar no que fosse necessário.

Aos membros da minha banca de mestrado, Prof. Dr. Wellington Ferreira (UFC) e Prof. Dr. Paulo Cascón (UFC), pelo tempo concedido, colaborações e sugestões.

À Prof.^a Rosarinho e à Prof.^a Beatriz por terem sido uma fonte de conhecimento ao longo da minha graduação na Universidade de Aveiro, por me terem incentivado a embarcar nesta aventura e terem trazido todos aqueles “miminhos” de Portugal que tanta falta me faziam.

Ao Centro Regional para o desenvolvimento Técnico e Inovacao do Campus de Samambaia da Universidade Federal de Goiânia pelo tempo dispendido nas fotos de alguns dos exemplares descritos.

Aos meus amigos de sempre Fábio, Bia, Rita, Liliana, Diana, Tiago, Mariana e Patrícia por todas as conversas geológicas ou não, pelos momentos de alegria e partilha, por estarem sempre perto apesar da distância.

Aos “tugas” do coração Fábio, Liliana e Joni que vivenciaram comigo parte desta aventura, aconselharam e ajudaram sempre que lhes foi possível.

Às minhas meninas Melina e Lola por toda a amizade, por terem ouvido os meus desesperos e as minhas gargalhadas infinitas.

À RDM por todos os momentos vividos em especial a nossa partilha noturna de risadas, música e objetivos futuros. À Eli por ter sido sempre uma “mamãe” para todos.

Aos meus queridos companheiros de laboratório, Irineudo e Saurus pelos valiosos conselhos e troca de conhecimentos, assim como, pelas tardes divertidas no laboratório a tomar café e a comer pão de queijo.

A todas as pessoas maravilhosas que conheci no Brasil e que vou levar no meu coração: ao pessoal da sala do Zeca, aos meus meninos Baianos, ao povo do Pitombeira, do Vinil e demais lugares pelo convívio e companheirismo. À “Galera de luz” pelas boas energias, sobretudo ao Victor Caio por ter sido sempre uma fonte de positividade e ter-me ajudado quando mais precisei.

Por último (mas não menos importante) agradeço aos meus amados pais Rosalba e Gabriel, pela educação, conselhos, princípios, incentivos e compreensão; apesar das dificuldades e saudade imensa sempre estiveram presentes dando todo o seu apoio, fazendo o possível e o impossível para eu levar avante os meus objetivos e poder cumprir a minha meta. Obrigado por tudo!

“Insect origins beyond that point [the Carboniferous] are shrouded in mystery. It might almost seem that the insects had suddenly appeared on the scene.”

A.E Hutchins.

RESUMO

A riquíssima assembleia fossilífera encontrada na Formação Santana do Cretáceo da Bacia do Araripe, alberga uma grande quantidade de insetos fósseis, incluindo a ordem "Blattaria", especialmente no Membro Crato de idade Albiana-Aptiana. A alta taxa de preservação destes organismos e das suas partes mais frágeis, como as asas, acontece graças ao ambiente lacustre e de baixa energia em que foram depositados. As asas, também denominadas por tégminas, possuem um padrão de nervuras que permite avaliar exatamente a sua importância taxonômica no meio paleontológico.

No presente trabalho é realizado um estudo taxonômico, onde são descritas cinco novas espécies provenientes do calcário laminado da porção superior do Membro Crato da Mina Pedra Branca em Nova Olinda, Ceará. Os exemplares descritos encontram-se incluídos, um no gênero *Mesoblattinopsis* Pinto 1989, um no gênero *Blattulopsis* Pinto 1990 e três no gênero *Mesoblattina* Geinitz 1880. Para isso e para uma melhor organização dos critérios que permitiram incluí-las nos gêneros mencionados anteriormente foram elaboradas tabelas que mostram as principais diferenças entre os exemplares e as espécies já descritas.

Palavras-chave: Paleontologia, taxonomia, Insecta, baratas, tégmina fóssil.

ABSTRACT

The rich fossiliferous assembly found in the Santana Formation of Cretaceous of the Araripe Basin, home to a large amount of fossil insects, including the order "Blattaria", especially in the Crato Member of Albiana-Aptiana age. The high rate of preservation of these organisms and their most fragile parts such as wings, happens thanks to lacustrine environment and low energy in which they were deposited. The wings also called for tegmina, have a pattern of veins that allows to accurately assess their taxonomic importance in the middle of paleontology.

In this work it is carried out a taxonomic study in which it was described five new species from laminated limestone of the upper Crato Member of Mina Pedra in Nova Olinda, Ceará. The specimens described are included one in the genus *Mesoblattinopsis* Pinto 1989, other in the genus *Blattulopsis* Pinto 1990 and three in the genus *Mesoblattina* Geinitz 1880. For a better organization of the criteria that allowed to include them in the aforementioned genera were prepared tables to show the main differences between the specimens and the species already described.

Keywords: Paleontology, taxonomy, Insecta, cockroaches, tegmina fossil.

ÍNDICE DE FIGURAS

II. CONTEXTO GEOGRÁFICO, GEOLÓGICO E TEMPORAL	04
Figura 1 – Mapa Geológico da Bacia do Araripe.....	05
Figura 2 – Quadro comparativo das propostas litoestratigráficas para a Bacia do Araripe.....	07
Figura 3 – Coluna estratigráfica simplificada da Bacia do Araripe.....	11
Figura 4 – Seção cronoestratigráfica esquemática do Grupo Araripe da Bacia do Araripe.....	16
III. HEXÁPODES: INSETOS	17
Figura 5 – Relação entre crustáceos e hexápodes, ambiente e data de origem.....	19
Figura 6 – Nífa de efemeróptero atual com brânquias traqueais.....	22
Figura 7 – Brânquia traqueal duma nífa de efemeróptero atual.....	22
Figura 8 – Modelo hipotético da pata ancestral.....	23
Figura 9 – Nífa de efemeróptero do Permiano inferior. As asas meso e metatorácicas eram curvadas para trás, articuladas e provavelmente adaptadas à nataçãõ; as pequenas asas protorácicas estavam já fundidas ao pronoto. O abdómen possuía 9 pares de asas com nervaçãõ.....	24
Figura 10 – Comparaçãõ entre uma tégmina de <i>Gerablattina permanente</i> (esquerda) e uma folha de <i>Neuropteris odontopteroides</i> (direita).....	26
Figura 11 – Blattodea masculino.....	29
Figura 12 – Desenho esquemático de uma tégmina ressaltando as margens: ma (margem anterior), map (margem apical), mp (margem posterior) e mca (margem do campo anal)....	30
Figura 13 – Desenho esquemático ressaltando as áreas humeral e anal.....	31
Figura 14 – Tégmina de uma <i>Blattulalangfeldti</i> destacando as nervuras principais.....	32
Figura 15 – <i>Blattulopsis popovi</i> Pinto, 1990.....	37
Figura 16 – <i>Mesoblattina limai</i> Pinto & Puper, 1986.....	38
Figura 17 – <i>Mesoblattina fiuzai</i> Mendes, 2000.....	38
Figura 18 – <i>Mesoblattina damianii</i> Mendes, 2000.....	38
Figura 19 – <i>Mesoblattina souzai</i> Mendes, 2011.....	39
Figura 20 – <i>Mesoblattina labandeirai</i> Mendes, 2011.....	40
Figura 21 – <i>Mesoblattinopsis schneideri</i> Pinto, 1989.....	40
Figura 22 – <i>Mesoblattinopsis natani</i> Mendes, 2000.....	41

IV. MATERIAL, METODOLOGIA E ANÁLISE DE DADOS	45
Figura 23 – Estereoscópio binocular Olympus C011 (cima) e câmara clara acoplada ao microscópio estereoscópico binocular (baixo).....	47
V. RESULTADOS	48
Figura 24a – Holótipo LP/UFC CRT-656.....	49
Figura 24b – Desenho esquemático do holótipo: LP/UFC CRT-656. Vista dorsal.....	52
Figura 25a – Holótipo LP/UFC CRT-526.....	53
Figura 25b – Desenho esquemático do holótipo: LP/UFC CRT-526. Vista dorsal.....	56
Figura 26a – Holótipo LP/UFC CRT-653.....	57
Figura 26b – Desenho esquemático do holótipo: LP/UFC CRT-653. Vista dorsal.....	59
Figura 27a – Holótipo LP/UFC CRT-667.....	61
Figura 27b – Desenho esquemático do holótipo: LP/UFC CRT-667. Vista dorsal.....	64
Figura 28a – Holótipo LP/UFC CRT-692.....	65
Figura 28b – Desenho esquemático do holótipo: LP/UFC CRT-692. Vista ventral.....	68
Figura 29 – <i>Blattulopsis beckeri</i> Mendes, 2000.....	69
Figura 30 – <i>Mesoblattinopsis candidoi</i> Mendes, 2000.....	72
Figura 31 – <i>Mesoblattina martinsnetoi</i> Mendes, 2000.....	75

ÍNDICE DE TABELAS

III. HEXÁPODES: INSETOS	17
Tabela 1 – Alterações morfológicas das baratas.....	34
V. RESULTADOS	48
Tabela 2 – Quadro comparativo das espécies descritas para o gênero <i>Blattulopsis</i> Pinto, 1990.....	70
Tabela 3 – Quadro comparativo das espécies descritas para o gênero <i>Mesoblattinopsis</i> Pinto, 1989.....	73
Tabela 4 – Quadro comparativo das espécies descritas para o gênero <i>Mesoblattina</i> Geinitz 1880.....	76

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

<i>C</i>	Veia Costal
<i>Sc</i>	Veia Subcostal
<i>R</i>	Veia Radial
<i>Rs</i>	Setor Radial
<i>M</i>	Veia Mediana
<i>Ma</i>	Veia Mediana Anterior
<i>Mp</i>	Veia Mediana Posterior
<i>Cu</i>	Veia Cubital
<i>CuA</i>	Veia Cubital Anterior
<i>CuP</i>	Veia Cubital Posterior
<i>AA1</i>	Primeira Veia Anal
<i>CUP+AA1</i>	Ramo Posterior que delimita o Campo Anal
<i>AA</i>	Área Anal
<i>AH</i>	Área Humeral
<i>MA</i>	Margem Anterior
<i>MAP</i>	Margem Apical
<i>MP</i>	Margem Posterior
<i>MCA</i>	Margem do Campo Anal
<i>vd</i>	<i>Vena Dividens</i>
LP/UFC	Laboratório de Paleontologia/Universidade Federal do Ceará
CRT	Coleção Reserva Técnica

ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO	01
1.1 Objetivos	02
II. CONTEXTO GEOGRÁFICO, GEOLÓGICO E TEMPORAL	04
2.1 A Bacia do Araripe	05
2.1.1 Sequência Pré-Rifte	07
2.1.1.1 <i>Formação Cariri</i>	07
2.1.2 Sequência Sin-Rifte	08
2.1.2.1 <i>Formação Brejo Santo e Missão Velha</i>	08
2.1.2.2 <i>Formação Abaiara</i>	08
2.1.3 Sequência Pós-Rifte I	09
2.1.3.1 <i>Formação Barbalha</i>	09
2.1.3.2 <i>Formação Santana</i>	10
2.1.4 Sequência Pós-Rifte II	10
2.1.4.1 <i>Formação Exu</i>	10
2.2 Formação Santana: considerações geológicas e paleoambientais	12
2.2.1 <i>Membro Crato</i>	12
2.2.2 <i>Membro Ipubi</i>	14
2.2.3 <i>Membro Romualdo</i>	14
2.2.4 <i>Fossilagerstätten Santana</i>	16
III. HEXÁPODES: INSETOS	17
3.1 A origem dos insetos	18
3.2 As asas dos insetos, origem e evolução	20
3.2.1 <i>Teoria dos lobos paranotais</i>	21
3.2.2 <i>Teoria termorregulatória</i>	21
3.2.3 <i>Teoria da placa protetora das brânquias</i>	22
3.2.4 <i>Teoria do apêndice pleural</i>	23
3.3 Ordem Blattodea	25
3.3.1 <i>Origem e evolução</i>	25
3.3.2 <i>Morfologia geral</i>	28

3.3.3 <i>A tégmina</i>	29
3.3.4 <i>Importância da tégmina na sistemática de baratas fósseis e a sua relação tafonomica</i>	33
3.4 <i>Blattodeas fósseis da América do Sul</i>	35
3.5 <i>Família Blattidae Stephens, 1829</i>	41
3.6 <i>Família Blattulidae Vishnyakova, 1982</i>	42
3.7 <i>Família Mesoblattinidae Handlirsch, 1906</i>	43
IV. MATERIAL METODOLOGIA E ANÁLISE DE DADOS	45
4.1 <i>Métodos de preparação, desenhos e fotografias dos exemplares</i>	46
V. RESULTADOS	48
5.1 <i>Taxonomia</i>	49
Exemplar LP/UFC CRT-656.....	49
Exemplar LP/UFC CRT-526.....	53
Exemplar LP/UFC CRT-653.....	57
Exemplar LP/UFC CRT-667.....	61
Exemplar LP/UFC CRT-692.....	65
5.2 <i>Tabelas</i>	69
Gênero <i>Blattulopsis</i> Pinto, 1990.....	69
Gênero <i>Mesoblattinopsis</i> Pinto, 1989.....	72
Gênero <i>Mesoblattina</i> Geinitz, 1880.....	75
5.3 <i>Considerações finais</i>	81
VI. BIBLIOGRAFIA	82

I. INTRODUÇÃO

A paleontologia, por meio da capacidade e do potencial de responder questões-chave sobre a Evolução, assume uma posição quanto à proposição de mecanismos que tentam explicar as transformações de organismos ao longo do tempo geológico (SOARES *et al.*, 2013).

A origem dos insetos é controversa. As Baratas são um grupo de insetos que dominaram o Carbonífero Superior, se tornaram raros durante o Triássico e tiveram uma grande diversificação no Cretáceo (SCHNEIDER, 1983; VRŠANSKÝ, 2002; GRIMALDI & ENGEL, 2013). Embora estejam representadas em várias bacias por todo mundo, estas têm uma representatividade de 4% na diversidade dos insetos fósseis encontrados no Membro Crato (SOARES *et al.*, 2013). Esta unidade geológica encontra-se inserida na base da Formação Santana da Bacia do Araripe, que está compreendida entres os estados do Ceará, Pernambuco e Piauí, tendo a sua maior extensão no primeiro; se encontra intimamente ligado ao evento de abertura do Oceano Atlântico Sul e a fragmentação do Gondwana (PONTE & PONTE FILHO, 1996). Caracteriza-se pela preservação excepcional de fósseis com uma abundante e diversificada paleontofauna (SOARES *et al.*, 2013). Este período pertencente ao Cretáceo é importante para o estudo sobre a evolução dos insetos, pois representa a continuação da tendência iniciada no Triássico de recuperação da diversidade afetada pela extinção em massa ocorrida no Permiano-Triássico (EBLE, 2000). Já foram identificadas cerca de 21 ordens em que estão incluídas várias famílias, gêneros e espécies, sendo algumas destas famílias endêmicas e até mesmo inéditas para a América do Sul (MENDES, 2002).

Os fósseis das Blattodea na sua grande maioria consistem em restos ou impressões das asas, principalmente o padrão de nervuras que revela comumente a presença de caracteres que permitem classificar espécies e gêneros. Este fato permite avaliar a sua importância taxonômica e reconhecer possíveis transformações no padrão das nervuras dos espécimes ao longo do tempo (RODENDORF, 1948). É de salientar assim, que só se pode conservar a biodiversidade, de hoje e do passado, descrevendo-a, mapeando-a e medindo-a (MARGULES & PRESSEY, 2000).

1.1 Objetivos

Para a elaboração deste trabalho, definiram-se os seguintes objetivos principais:

- Pesquisa e enumeração das espécies fósseis da Ordem Blattodea descritas para a América do Sul.

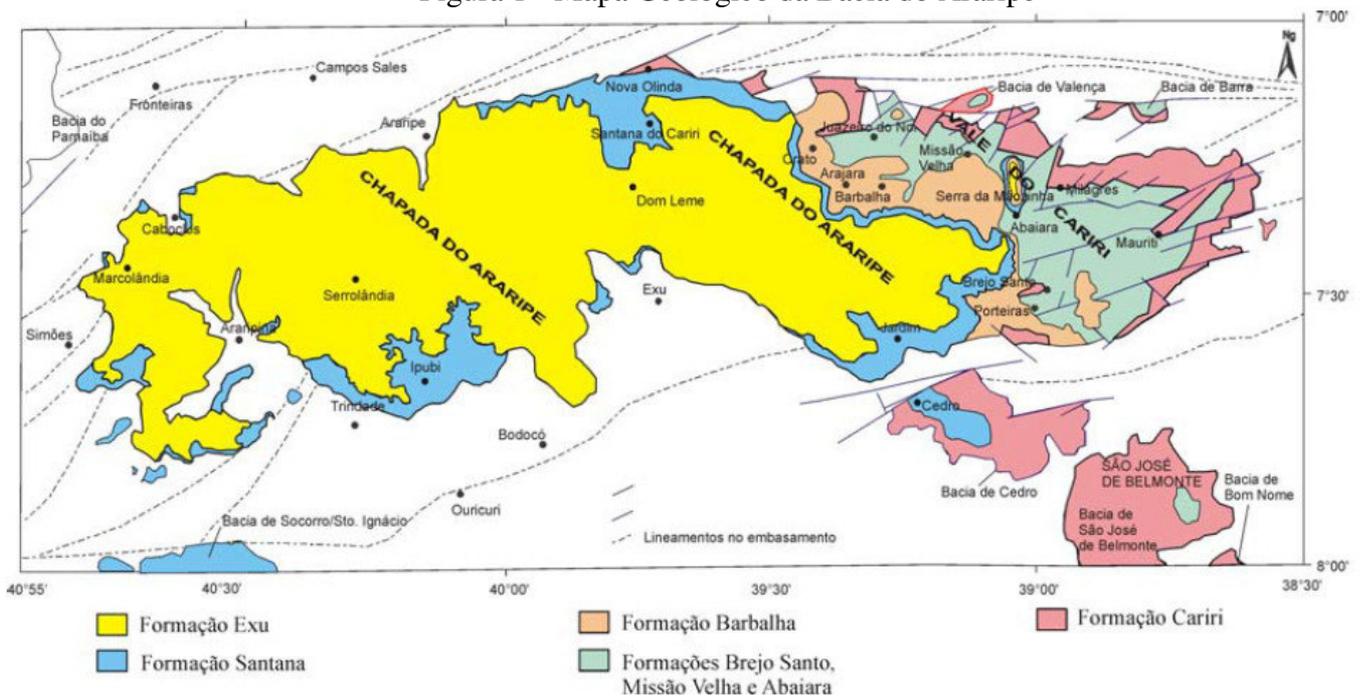
- Análise de diferentes corpos fósseis da Ordem com potencial taxonômico.
- Limpeza e elaboração de desenhos esquemáticos para evidenciar caracteres de identificação de novas espécies.
- Descrição detalhada dos vários aspectos morfológicos dos exemplares com o fim de definir relações taxonômicas com famílias e gêneros.
- Elaboração de tabelas que permitam evidenciar de forma resumida as características que diferenciam os holótipos analisados com as espécies já descritas.
- Enriquecimento do conhecimento na taxonomia de baratas fósseis no seio paleontológico em publicações futuras.

II. CONTEXTO GEOGRÁFICO, GEOLÓGICO E TEMPORAL

2.1 A Bacia do Araripe

Estendendo-se pelas regiões dos estados do Piauí, Pernambuco e Ceará, tendo a sua maior extensão neste último, a Bacia do Araripe possui aproximadamente 10.000km² de área (ASSINE, 2008) e a sua geometria retangular e alongada esta disposta no sentido Leste-Oeste por cerca de 180 km e no sentido Norte-Sul por cerca de 70 km (BRITO, 1990). A região é limitada pelas coordenadas geográficas 38°30'W a 40°55'W de longitude e 7°07'S a 7°49'S de latitude (Fig. 1). A própria se encontra intimamente associada ao evento de abertura do Oceano Atlântico Sul e á fragmentação do Paleo-continente Gondwana e, também, pela formação de rifts mesozoicos do interior do nordeste (PONTE & PONTE FILHO, 1996). A Bacia do Araripe é a mais extensa das bacias da região, estabelecida em terrenos Pré-cambrianos da zona transversal da Província Borborema (BRITO NEVES *et al.*, 2000), apresentando a história geológica mais complexa.

Figura 1 - Mapa Geológico da Bacia do Araripe



Fonte: modificado de Assine, 1990.

A intensa atividade da Plataforma Sul-Americana criou grandes depressões o que permitiu a formação de centros de deposição, com uma estrutura típica de riftes juvenis, preenchidos por sedimentos terrígenos de idade Jurássica a Neocretácica. Segundo Ponte & Ponte Filho (1996) os ciclos de deposição da Bacia são: o Pré-rifte que corresponde a um

estágio anterior à separação, o Sin-rifte a um estágio simultâneo ao esforço de fragmentação dos blocos continentais e o Pós-rifte a um estágio posterior à fragmentação. Nestes depósitos são encontrados calcários laminados, bancos de gipsita, folhelhos e arenitos finos (SARAIVA *et al.*, 2007). Esta representada por um planalto ou chapada com uma altitude de 900m e limitada por escarpas abruptas de origem erosiva (MARTINS-NETO, 1990). De acordo com Brito (1979), a chapada outrora ocupou uma área bem maior, podendo hoje ser observada principalmente na parte Sul, através de pequenas relíquias isoladas, que contém a mesma sequência estratigráfica. Small (1913), realizou a primeira descrição em detalhe da coluna estratigráfica do Araripe, dividindo a sua estratigrafia em quatro unidades: conglomerado basal, arenito inferior, calcário Santana e arenito superior. Desde então, até o fim da década de cinquenta, poucos trabalhos focalizados na geologia da bacia foram produzidos, embora muitos tenham sido os de cunho essencialmente paleontológico (CHAGAS, 2006). Ao longo dos anos várias propostas foram feitas para a estratigrafia da Bacia. Assine (2007), propôs para o Araripe uma sequência paleozoica constituída por uma única unidade litoestratigráfica, denominada por Beurlen (1962), de Formação Cariri. Embora esta unidade tenha sido modificada posteriormente por Gasparly e Anjos (1964) e Ponte e Appi (1990) para Formação Mauriti, devido ao Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica (SBG,1996) foi proposta a manutenção da denominação de Formação Cariri. Esta é seguida por uma supersequência Pré-Rifte composta pelas formações Brejo Santo e Missão Velha, logo depois por uma supersequência rift correspondente à Formação Abaiara, uma supersequência pós-rift constituída pelas formações Barbalha e Santana e uma última sequência separada em duas unidades com características litológicas distintas e por discordância erosiva, são estas a formações Araripina e Exu (Fig. 2).

Figura 2 - Quadro comparativo das propostas litoestratigráficas para a Bacia do Araripe

SMALL 1913	BEURLEN 1962	BARROS 1963	BEURLEN 1963	ANJOS 1964	BRAUN 1966	SILVA SANTOS & VALENÇA 1981	BEURLEN 1971a	MABESOOONE & TINOCO 1973	MORAES ET AL. 1975	LIMA 1978a 1979a	SILVA 1993 198c a, b	PONTE & APPI 1990	ASSINE 1994	NEUMANN 1999
ARENITO SUPERIOR	FM. EXU	FM. ARAJARA	FM. EXU	FM. FEIRA NOVA	FM. EXU	FM. FEIRA NOVA	FM. EXU	FM. EXU	FM. EXU	FM. EXU	FM. EXU	FM. EXU	FM. EXU FM. ARAJARA	FM. EXU FM. ARAJARA
CALCÁRIO SANTANA	FM. SANTANA	FM. SANTANA	FM. SANTANA FM. CRATO	FM. SANTANA	FM. SANTANA	FM. SANTANA MB. SUP. MB. INF.	FM. SANTANA MB. IPUBI MB. CRATO	MB. ROMU- ALDO FM. SANTANA MB. IPUBI MB. CRATO	FM. SANTANA Fác. Agilo- silt- evap. Fác. Card.	FM. SANTANA MB. CRATO	FM. SANTANA FM. ARARIPINA	FM. SANTANA MB. IPUBI MB. CRATO	FM. SANTANA MB. CRATO	FM. SANTANA FM. CRATO
ARENITO INFERIOR	FM. MISSÃO VELHA	FM. MISSÃO VELHA	FM. MISSÃO VELHA	FM. MISSÃO VELHA	FM. SERGI	FM. MISSÃO VELHA	FM. MISSÃO VELHA	FM. SERGI	FM. MISSÃO VELHA	FM. SERGI	FM. SERGI	FM. SERGI	FM. SERGI FM. ABAIARA	FM. SERGI FM. ABAIARA
CONGLO- MERADO BASAL	FM. CARIRI	FM. CARIRI	FM. CARIRI	FM. MAURITI	FM. TARACATÚ	FM. CARIRI	FM. CARIRI	FM. TARACATÚ	FM. CARIRI	FM. TARACATÚ	FM. TARACATÚ	FM. TARACATÚ	FM. CARIRI	FM. MAURITI

Fonte: modificado de Assine, 1990

2.1.1 Sequência Pré-Rifte

2.1.1.1 Formação Cariri

Esta unidade basal aflora na porção leste definindo os contornos do Vale do Cariri com uma espessura fina que pode alcançar até 46 m. Na sua litologia encontram-se arenitos imaturos de granulação média a muito grossa que remetem para um sistema fluvial entrelaçado. Níveis de conglomerados também afloram maioritariamente na base, onde fragmentos líticos do embasamento e clastos de feldspatos róseos bem preservados, ocorrem, dando à unidade uma monotonia litológica (ASSINE, 2007).

Ao longo do tempo foram realizados alguns trabalhos que atribuíram diferentes idades para a Formação Cariri, começando com Braun que em 1966 atribuiu idade paleozoica a unidade devido a sua similaridade litológica com a Formação Tacarau (Bacia Tucano-Jatobá) e por ser considerada afossilífera. Carvalho *et al.* (1995), questionaram a idade que tinha sido atribuída por Braun e proporam que a unidade estaria posicionada no Cretáceo Inferior devido ao reconhecimento de pegadas de dinossauros que se encontrariam nestes estratos. No entanto, estas pegadas nunca foram encontradas por outros pesquisadores, o que fez cair esta hipótese no esquecimento. Assine (1992) e Ponte e Ponte Filho (1996) com a análise do padrão de paleocorrentes, constantes ao longo da bacia, indicam que a sedimentação não teve relação alguma com a geometria dos sítios em que os depósitos da unidade estão preservados

e mantiveram a idade paleozoica atribuindo um intervalo Ordoviciano superior/Devoniano inferior, ou, idade neo-ordoviciana/siluriana aventada pelos autores anteriormente mencionados.

2.1.2 Sequência Sin-Rifte

2.1.2.1 Formação Brejo Santo e Missão Velha

Com espessura máxima de cerca de 450m, a Formação Brejo Santo é constituída litologicamente por folhelhos e lamitos vermelhos. Esta Formação corresponde a uma primeira sequência principal com argilitos esverdeados a cinza-esverdeados de sistema lacustre (até 300 m de espessura) que transicionam lateral e verticalmente para argilitos e folhelhos castanho-avermelhados a arroxeados com intercalações de arenitos finos, e siltitos intercalados ritmicamente (~150 m). A nível fossilífero foram encontrados ostracodes descritos por Braun (1966) como *Bisulcoocypris pricei* e *Darwinula oblongahoemer*, típicos de um ambiente não-marinho indicando uma sedimentação lacustre em ambientes compostos por arenitos, siltitos e xistos, que são predominantemente de cor vermelha devido à presença de óxidos de ferro, ou mais conhecidas por *red beds* (ASSINE, 2007).

Concordante à Formação Brejo Santo e com espessura de aproximadamente 200m surge a Formação Missão Velha, esta unidade, segundo Fambrini *et al.* (2011), representa o início da sedimentação continental no preenchimento da Bacia do Araripe após os fenômenos geológicos que ocasionaram a ruptura e fragmentação do Gondwana. Engloba arenitos e conglomerados, amalgamados ou interdigitados com folhelhos, constituídos por abundantes fósseis de troncos silicificados. Em termos de sistema deposicional, a unidade é subdividida em duas sequências: uma primeira sequência destaca-se por uma sucessão constituída por depósitos pelíticos fluviolacustres na base (Formação Brejo Santo), sobrepostos por arenitos finos a médios depositados por canais fluviais efêmeros e, subordinadamente, dunas e lençóis de areia eólicos (porção inferior da Formação Missão Velha). A sequência 2 (S2) acha-se limitada com a Sequência 1 por uma discordância erosiva assinalada pela presença de conglomerados e arenitos conglomeráticos de sistema fluvial entrelaçado de alta energia sobre arenitos médios a finos de sistema fluvial meandrante. Esta formação é portadora de abundantes troncos fósseis silicificados assim como fragmentos de madeira atribuídos à conífera *Dadoxylon benderi*.

Segundo Coimbra *et al.* (2002), estas duas formações com presença de associações palinológicas indicativas da Zona *Dicheiropollis sp. A/Leptolepidites ssp.* permite posicioná-las no Andar Dom João, andar local do Jurássico superior.

2.1.2.2 Formação Abaiara

Esta unidade datada do Neocamiano corresponde ao início do estágio rifte da Bacia e apresenta uma litologia própria que a distingue claramente do estágio anterior. O registro fossilífero segundo Coimbra *et al.*, (2002) é de pouca diversidade e número, tendo uma abundância reduzida na parte inferior e aumentando a quantidade de organismos fósseis em direcção ao topo, sendo estes fósseis essencialmente ostracodes. A sua geologia é predominantemente constituída por folhelhos silticos e siltitos vermelhos com intercalações descontínuas de arenitos finos a muito grossos com níveis conglomeráticos que possuem fragmentos de madeira silicificada (ASSINE, 2007).

Ao relacionar o conteúdo fóssil com as associações faciológicas, segundo Assine (2007), estes indicam sedimentação de origem continental, onde lagos rasos existiam e frequentemente eram substituídos por planícies fluviais de canais entrelaçados.

2.1.3 Sequência Pós-Rifte I

Esta sequência assenta com discordância angular das anteriores. Constituída pela Formação Barbalha e Santana, ocorre no sopé das escarpas contornando a Chapada do Araripe.

2.1.3.1 Formação Barbalha

A Formação Barbalha tem na sua constituição essencialmente fácies arenosas finas a médias com arenitos subarredondados a subangulares, com intercalações de folhelhos vermelhos e níveis finos de conglomerados. Esta formação possui dois ciclos fluviais, o primeiro se caracteriza por encerrar folhelhos pirobetuminosos pretos ricos em laminações carbonáticas algálicas. Na sua composição são encontrados também, coprólitos, ostracodes e restos de peixes, *Dastilbe elongatus*, assim como, fragmentos vegetais carbonizados. É de salientar que neste intervalo encontra-se uma camada decimétrica de calcário brechóide mineralizado em sulfetos, de idade, segundo o seu conteúdo palinológico, neoaptiana (LIMA & PERINOTO, 1974; HASHIMOTO *et al.*, 1987), denominada de “Camadas Batateira” que

constituem um marco estratigráfico de importância regional na Bacia do Araripe devido a sua grande extensão e por representar o primeiro sistema lacustre na bacia caracterizado por condições de anoxia, que teve como consequência uma elevada preservação de matéria orgânica (ASSINE, 2007). O segundo ciclo inicia com arenitos grossos e conglomerados fluviais sobrepostos as Camadas Batateira em contacto erosivo (CHAGAS *et al.*, 2006) e termina com calcários micríticos do Membro Crato da Formação Santana.

2.1.3.2 Formação Santana

Das unidades litoestratigráficas que compreendem a Bacia do Araripe (Fig. 3), a Formação Santana é a mais complexa. De idade Aptiano-Albiana (112 m.a), esta é dividida em três membros, Crato, Ipubi e Romualdo com base em critérios ambientais (BEURLEN, 1971), e constitui um dos principais sítios paleontológicos do Brasil por possuir um registo fóssilífero abundante e muito diversificado (MABESONE & TINOCO, 1973), estando presentes insetos, ostracodes, crustáceos, aracnídeos, peixes, quelônios, lagartos e pterossauros. Esta sequência mostra um ciclo transgressivo-regressivo, reflexo de subsidência térmica e de eventos eustáticos a nível global de elevação do mar, o que permitiu uma deposição e preservação de depósitos marinhos no interior do Nordeste (ASSINE, 2007).

2.1.4 Sequência Pós-Rifte II

2.1.4.1 Formação Exu

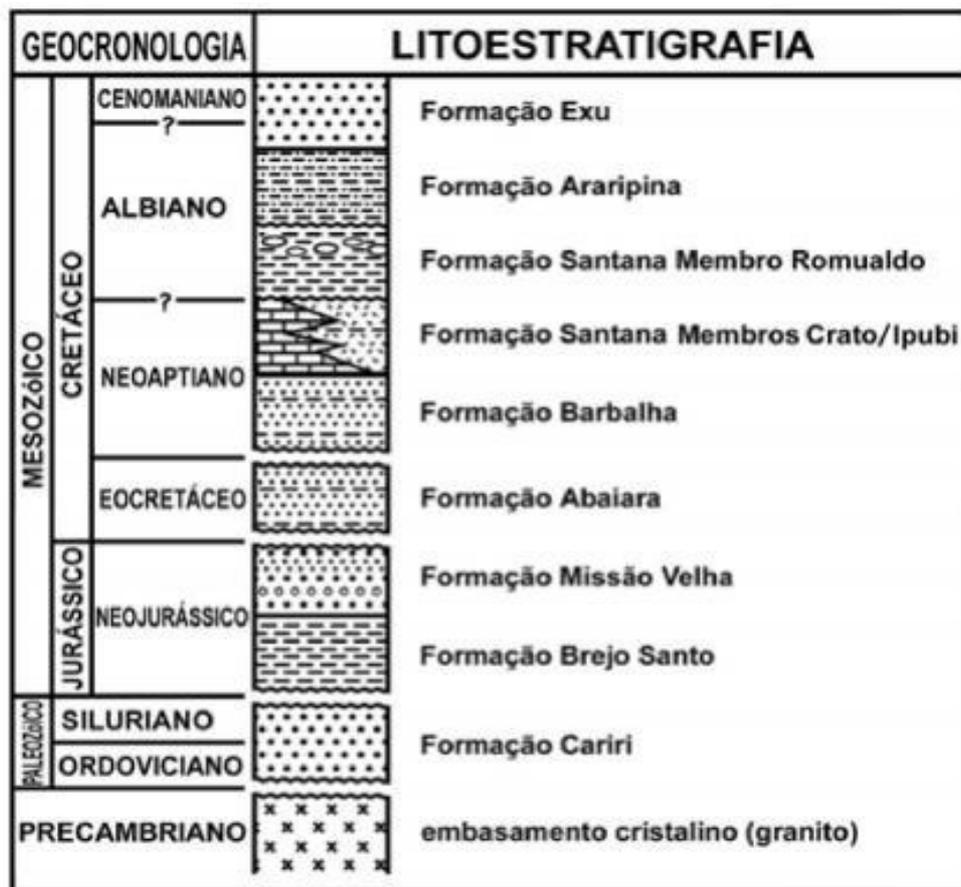
Segundo Assine (2007), comparando com a primeira fase do pós-rifte os depósitos aluviais neocretáceos da Bacia não são caracterizadas por condições marinhas transgressivas, fazendo parte desta sequência duas unidades com características litológicas distintas, com discordância erosiva, que foram designadas por Mabessone & Tinoco (1973) por membros inferior e superior da Formação Exu.

O Membro inferior não apresenta correlação estratigráfica com o topo da Formação Santana e é designada, devido a sua localização (melhor exposição nos arredores de Araripina) e por constituir uma unidade distinta e mapeável que contribui para o entendimento da evolução da Bacia, por Formação Araripina (ASSINE, 2007). Esta é constituída por níveis de arenitos argilosos finos a muito finos e lamitos de coloração avermelhada com laminização cruzada cavalgante que, quando sobrepostos a litologias argilosas, geram estruturas de

sobrecarga como pseudonódulos e almofadas e estruturas em chama. Segundo Lima (1978) ocorrem 141 espécies das quais 18 são exclusivas correspondendo sobretudo a pólen triclopado que são considerados como o primeiro aparecimento de angiospermas na área. Através da análise palinológica, Lima (1978) considerada esta Formação distinta e mais evoluída que a Formação Santana, afirmando que o seu clima seria quente e árido e de idade mesoalbiana.

O Membro superior assenta sobre a Formação Araripina em discordância erosiva. Na porção leste da Bacia apresenta arenitos grossos com níveis conglomeraticos com estratificação cruzada numa associação de fácies que indicam um sistema fluvial entrelaçado. Por outro lado, na região a oeste ocorrem ciclos de granodecrescência ascendente caracterizados por níveis seixosos na base e seguidos de arenitos grossos com estratificação cruzada tabular a acanalada (ASSINE, 2007).

Figura 3 - Coluna estratigráfica simplificada da Bacia do Araripe



Fonte: modificado Ponte & Appi (1990)

2.2 Formação Santana: considerações geológicas e paleoambientais

Quase na fronteira, mais a sudeste perto da pequena cidade de Jardim no distrito dos Cariris Novos, ocorre uma formação extensa de margas, na qual se encontram inúmeros peixes petrificados (SPIX & MARTIUS, 1823-31). Em 1938, Gardner & Agassiz, após o estudo feito nos peixes coletados na formação atribuíram idade Cretacea, sendo assim a primeira vez que um terreno brasileiro era datado geologicamente (BRITO, 1985).

Os processos de formação do jazigo foram interpretados por Martill (1990). Este correlacionou as características de preservação, diagenéticas e tafonômicas da Formação Santana com outros importantes depósitos de *lagerstätte*, considerando essas ocorrências como excepcionais devido a alta qualidade de preservação do conteúdo fóssil. Esta biodiversidade corresponde a um evento raro com acentuado índice de macroevolução marcado pelo surgimento de novos gêneros entre as populações e eventualmente de novas famílias, o que sugere que haveria condições especiais, não só favorecendo a vida, mas, uma pós-morte que possibilitou uma preservação singular dos fósseis (CARVALHO & SANTOS, 2005).

A formação Santana tem sido associada a um sistema lagunar-evaporítico e marinho, segundo Pontes *et al.* (1990), de idade Meso-Albiano. Beurlen (1963) sugere uma influência marinha na formação, em que a chegada do mar teria sido através da Bacia do Parnaíba. O comportamento litológico e paleontológico corrobora esta hipótese documentando uma bacia intra-continental com ingressões marinhas, esporádicas e transitórias, onde teria predominado um ambiente de água doce ou salobra, devido a um clima seco, que permitiria passar a supersalina, tal acontecimento seria explicado pela presença de deposição de gipsita (BEURLLEN & MABESOONE, 1969).

Litologicamente a formação Santana é dividida em três membros: Crato, Ipubi e Romualdo (LIMA, 1978).

2.2.1 Membro Crato

Segundo Beurlen (1971), o Membro Crato constituía a parte inferior da Formação Santana sendo caracterizado pela presença de calcários laminados, folhelhos e siltitos. Os calcários de natureza micrítica apresentam cor amarela a creme com estratificação plano

paralelo horizontal e uma laminação milimétrica a centimétrica, que albergam no seu interior abundantes e diversificados fósseis (NEUMANN *et al.*, 2002). Este membro, segundo Ponte (1992) foi depositado num ambiente lacustre de águas doces em condições de baixa energia numa bacia relativamente restrita, fato que é explicado pela presença de fósseis pouco fragmentados, além de possuir indícios de ordem sedimentar (laminação). A presença de peixes que não suportam largas faixas de variação de salinidade, *Dastilbe*, anfíbios anuros e um quelônio considerado dulceaquícola acrescenta suporte para esta ideia. Neumann (2002) admite que este sistema teria ainda influxos terrígenos e turvação da água paulatinamente decrescente, sendo comum carbonatos com presença de filamentos algálicos. Segundo Lima (1978) a raridade ou inexistência de pólen e esporos nos calcários laminados poderia ser explicada pela oxidação do meio já que este tipo de ambiente não favorece a sua preservação.

Neumann *et al.* (2001, 2003) propõe para o Membro Crato uma deposição em sistema lacustre salino com certa influência de águas doces como planícies de inundação e pântanos. Por ocorrência esporádica de tormentas e enchentes fluviais, as águas da bacia lacustre (BEURLIN, 1971) tornavam-se menos salinas, hipótese sustentada pela presença de folhelhos com bivalvíos, conchostráceos e explosões bióticas de algas *Botrycoccus sp.* Outro fato é a presença nos calcários de alguns representantes de *Cladocylus gardneri* que viviam no ambiente lacustre e por não suportarem variações na salinidade morriam quando a água se tornava doce e havia proliferação algálica o que reduzia a disponibilidade de oxigênio no ambiente. No substrato a confirmação da hipótese é dada pela predominância de calcários que indicam um menor aporte fluvial, sobre folhelhos que indicam um maior aporte afluviado sendo constituídos por organismos eurihalinos como o *Dastilbe crandalli*. Assim não fica comprovado que organismos tipicamente marinhos viviam no ambiente de deposição do Membro Crato.

A profundidade do depósito também não é exata. Condições meromíticas, em que a circulação não ocorre em toda a coluna de água ficando a camada inferior estagnada devido à alta concentração de substâncias, junto com condições de pouco oxigênio (anoxia) e boa preservação da laminação e dos corpos fósseis indicam condições de profundidade elevada, no entanto devido a complexidade em estabelecer esta profundidade de idade aptiano-albiana, admite-se a partir dos estudos já efetuados uma profundidade aproximadamente de duas dezenas de metros (Neumann, 2002).

2.2.2 Membro Ipubi

Segundo Assine (1992) sobre a seção de calcários laminados em associação com folhelhos verdes e/ou pretos observam-se os evaporitos da Formação Santana. Rochas formadas pela precipitação química de sais dissolvidos na água, as camadas de gipsita que corresponde a sulfato de cálcio hidratado apresentam-se localmente, sobretudo na porção oeste da bacia, com cores esbranquiçadas a cinza, maciças e fibrosas com espessura máxima de aproximadamente 30 metros.

O ambiente de formação dos evaporitos aponta para uma origem em ambientes costeiros, sujeitos a variações do nível do mar e em condições de clima árido a semi-árido e não a existência de uma bacia evaporítica marinha ampla e contínua. A descontinuidade das camadas, a existência de folhelhos entremeados portadores de conchostráceos e folhelhos pirobetuminosos pretos ricos em ostrácodes não-marinhos e fragmentos vegetais carbonizados corroboram esta afirmação (ASSINE, 2007). A sua deposição é semelhante às modernas salinas do sul da Austrália caracterizadas por ambientes costeiros subaquosos, sem conexão com o mar com dimensões individuais que vão das dezenas às centenas de quilômetros quadrados e com espessuras de gipsita na ordem das dezenas de metros (WARREN & KENDALL, 1985).

2.2.3 Membro Romualdo

A base desta unidade é constituída segundo Chagas (2006) por arenitos interstratificados com folhelhos. Em direção ao topo, os arenitos sedem lugar a folhelhos verdes ricos em ostracodes. Nestes folhelhos é possível encontrar uma assembleia fóssil caracterizada por esporos, ostracodes, foraminíferos, grãos de pólen e moluscos de ambientes mixohalinos, como estuários e lagunas, sendo a influência marinha evidente devido a presença do gênero *Spiniferites Mantell* e *Subtilisphaera Jain* e *Milleped* (ARAI & COIMBRA, 1990). Os folhelhos vão adquirindo gradativamente uma cor mais escura e culminam num intervalo de 20m com coloração entre cinza escuro a preto, com presença de um nível de concreções fossilíferas carbonáticas que indicam um marco estratigráfico importante e possível evento de mortandade em massa (ASSINE, 2007).

O principal jazigo paleontológico do Araripe ocorre alguns metros acima do topo dos evaporitos, as concreções carbonáticas encerram rica paleoictiofauna considerada marinha

(SILVA SANTOS & VALENÇA, 1968). Ocorrem também, entre outros vertebrados, dinossauros (LEONARDI & BORGOMANERO, 1981), tartarugas marinhas (PRICE, 1973) e pterossauros (PRICE, 1971; CAMPOS & KELLNER, 1985). Esta deposição fossilífera abundante é representada predominantemente por peixes como *Araripelepidotes*, *Calamopleurus* e *Notelops* considerados tolerantes a variações de salinidade, *Vinctifer comptoni*, *Rhacolepsis buccalis* e *Tharrhias* reconhecidos como marinhos-litorâneos e os *Axelrodichthys araripensis* e *Mawsonia gigas* como não-marinhos, equinóides, moluscos, quelônios, e organismos planctônicos de origem vegetal (LIMA, 1978). Segundo Martill (1988), as características da preservação dos peixes nas concreções (pequenas escamas e barbatanas articuladas) indicam águas muito calmas, estando em causa a mortandade em massa destes organismos neotônicos associada a uma mudança catastrófica da química (flutuação da salinidade) ou da temperatura nas águas superficiais. Beurlen (1971) já tinha observado que a conservação da fauna dos peixes era em geral muito boa e os fósseis quase sempre encontrados em concreções, concluindo assim, que a água era calma e que não houve muito transporte dos corpos.

Os depósitos do membro Romualdo estão associados a uma origem marinha (CAVALCANTI & VIANA, 1990; MEDEIROS, 1990; PONTE, 1992b). No entanto, um ambiente lagunar com períodos de ingressões marinhas também é citado como possível (ASSINE, 2007). Os equinodermos de Beurlen (1966), foraminíferos e dinoflagelados (DINO & VIANA, 2001) indicam que houve influência marinha em algum tempo da deposição do membro, o que é corroborado pela presença de espécies de equinóides irregulares (*Pygirus tinocoi* e *P. araripensis*) pouco estudadas, como o caranguejo *Araripecarcinus ferreirai* de águas doces e os peixes tidos como não-marinhos. Della Fávera (1987) sugeriu que na época teriam havido grandes tempestades, capazes de revolver o fundo rico em matéria orgânica em decomposição, envenenando as águas e por conseguinte causando mortalidade da fauna. Nestas condições periódicas, eventuais barreiras podem ter sido interrompidas, havendo aumento de salinidade pela ingressão de um maior volume de águas marinhas (no golfo) trazendo organismos que viviam normalmente em mar aberto. Para o topo, interdigitados aos folhelhos, ocorre novamente a presença de siltitos e arenitos com fósseis de água doce, como conchostráceos e moluscos (BEURLEN, 1971), que indicam condições regressivas ao final da sequência, que nem sempre se encontra presente devido a erosão durante a geração de discordância com as sequências que estão sobrepostas (ASSINE, 2007).

Figura 4 - Seção cronoestratigráfica esquemática do Grupo Araripe da Bacia do Araripe.



Fonte: Modificado de Campos, 2011

2.2.4 *Fossilagerstätten* Santana

Segundo Kellner (1998), a formação Santana estaria dividida na realidade em dois *Lagerstätten* distintos devido ao tipo de rochas e ao processo de fossilização. O membro Crato considerado um ambiente lacustre de água doce, apresenta fósseis que são normalmente preservados comprimidos, cobertos *pos mortem* por uma fina camada de carbonato de cálcio. Enquanto o membro Romualdo, representante de um corpo de água salgada, mas não de mar aberto, tem uma preservação fossilífera em três dimensões no interior de concreções calcárias. Estas ocorrem em condições muito específicas e pouco abundantes, em que CaCO_3 precipita em torno das carcaças. Este fato pode ser explicado pela liberação de amônias e amidas, resultantes da decomposição do organismo, que aumenta o Ph do meio, iniciando a precipitação de carbonato de cálcio sobre os tecidos moles, mesmo antes da desarticulação ou mesmo da deterioração significativa do organismo. Estaria formado assim o núcleo inicial para a agregação de minerais que continuamente se agregam nos poros do sedimento envolvente.

III.HEXÁPODES: INSETOS

3.1 A origem dos insetos

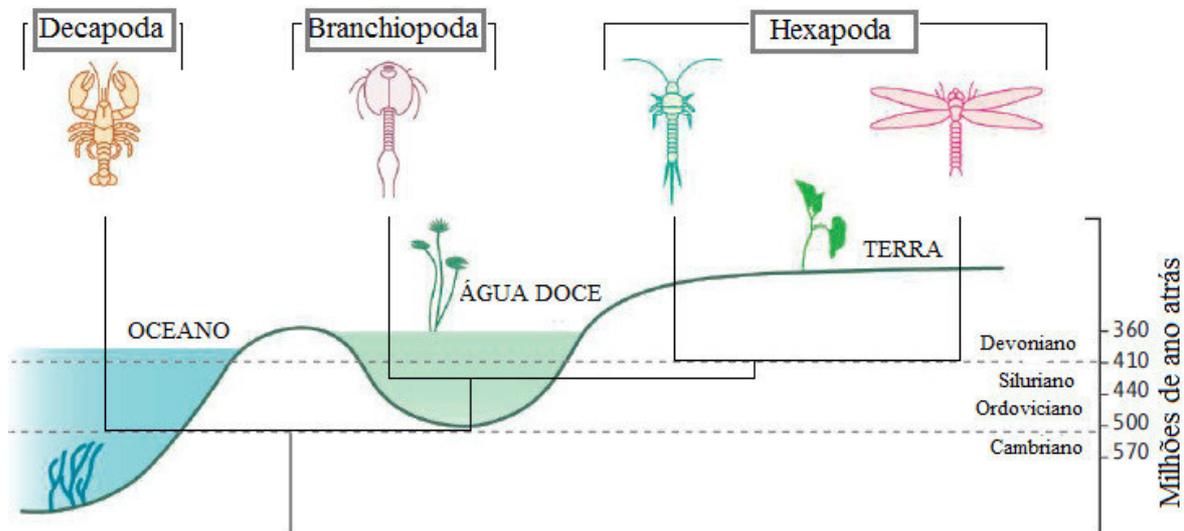
Os insetos possuem um surpreendente e extenso registro fóssil. A compilação geocronológica de famílias de insetos demonstra a sua diversidade, excedendo a de vertebrados tetrápodes preservados durante cerca de 91% da sua história evolutiva. A grande diversidade de insetos foi conseguida não por altas taxas de especiação, mas sim, por reduzidas taxas de extinção comparáveis às baixas e lentas taxas de evolução dos grupos de invertebrados marinhos (SOARES *et al.*, 2013).

Os insetos pertencem a um grupo de artrópodes, hexápodes, que têm como características principais um corpo dividido em cabeça, tórax e abdómen, traqueias e principalmente por possuir seis pernas (LABANDEIRA, 1999). Segundo Giribet & Ribera (2000) é o grupo mais diversificado e contemporâneo de animais em termos de nichos biológicos e em número de espécies, sendo a sua origem um tema altamente debatido que tem como problema-chave a quase completa ausência de fósseis que conectam hexápodes com outros grandes subfilos artrópodes, como Crustacea, Myriapoda e Chelicerata. Embora a presença de asas na fase adulta seja característica da maioria dos insetos, que correspondem à maior parte dos representantes do subfilo Hexapoda, existem outras quatro classes, Collembola, Diplura, Protura e Thysanura nas quais as asas estão ausentes e que ao longo dos anos foram ligadas a este taxón. Essas classes representam linhagens que divergiram dos demais hexápodes antes do surgimento das asas; a condição áptera nessas linhagens é, portanto, primitiva. Algumas ordens de insetos também não apresentam asas como os piolhos (Ordem Phthiraptera) e as pulgas (Ordem Siphonaptera), estes organismos descendem de ancestrais alados e a condição áptera é secundária devido ao seu estilo de vida parasitário (COMSTOCK, 1967; BRUSCA & BRUSCA, 2003).

Hexápodes e miriápodes foram unidos num só grupo chamado Atelocerata com base nas semelhanças de suas morfologias: a respiração traqueal, apêndices e cabeça (GLENNER *et al.*, 2006). Contudo, recentes análises filogenéticas de sequências moleculares a partir de uma variedade de genes, assim como os mais recentes trabalhos sobre a sua morfologia, apontam para uma relação entre hexápodes e crustáceos conhecidos como Tetraconata (Fig. 6). Além disso, estudos sobre o desenvolvimento neurológico nos principais grupos de artrópodes têm apontado semelhanças entre os miriápodes e cheliceratas (Dove & Stollewerk,

2003).

Figura 5 - Relação entre crustáceos e hexápodes, ambiente e data de origem.



Fonte: Modificado de Glenner, *et al.* 2006.

Os crustáceos são registrados no Cambriano Superior, há cerca de 511 milhões de anos, tendo sido encontrados em sedimentos marinhos (BUDD *et al.*, 2001). Por outro lado, segundo Engel & Grimaldi (2004) todos os restos mortais dos hexápodes são encontrados apenas em água doce ou estratos terrestres do Devoniano (410 milhões de anos). Isto deixa uma diferença de 100 milhões de anos no aparecimento dos primeiros crustáceos. Esta lacuna é explicada geralmente pela ausência de vestígios fósseis de hexápodes anteriores, e pelo fato de grandes grupos terrestres também terem ancestrais próximos marinhos. Embora os estudos morfológicos favoreçam esta ligação, estudos moleculares recentes sugerem que os insetos se encontram estreitamente relacionados com branquiópodes (REGIER & SHULTZ, 1997; REGIER *et al.* 2005; MALLAT & GIRIBET, 2006). O aparecimento tardio dos branquiópodes de água doce corresponde com o surgimento dos hexápodes sugerindo que o seu ancestral comum nadou em torno de uma lagoa de água doce em algum momento no Siluriano ou no início do Devoniano. Se correto, o ancestral marinho dos hexápodes pode ter sido semelhante ao *Rehbachella kinnekullensis* do Cambriano Superior (WALOSEEK, 1993). Durante o Devoniano, períodos de seca extrema, podem ter obrigado aos animais a adaptarem-se ao ambiente terrestre. A explicação para os insetos não terem se adaptado nem diversificado com êxito no ambiente marinho, embora possuam características que lhes permitam ocupar qualquer habitat, é o fato de seus antepassados (crustáceos) já terem

diversificado neste ambiente e ocuparem todos os nichos existentes (GLENNER, *et al.* 2006).

As asas dos insetos primitivos também modificaram, asas protorácicas existiram em insetos paleozoicos, mas são desconhecidas em espécies atuais (COMSTOCK, 1967). Estas eram duplamente fortificadas devido a uma rede de nervuras bifurcadas e conectadas e, possuíam ainda, nervuras transversais formando áreas fechadas, mais conhecidas como células.

3.2 As asas dos insetos, origem e evolução

As asas e o vôo dos insetos têm fascinado as pessoas desde há muito, admirando o colorido em borboletas, a delicadeza da estrutura em crisopídeos, a manobrabilidade das libélulas e velocidade das moscas. Na verdade, as asas são uma das principais inovações que fizeram os Insecta tão bem-sucedidos em números de espécies e habitats conquistados (HAAS, 2006).

As asas dos insetos definem-se como dois pares de apêndices membranosos, um par ligado ao mesotórax e um ligado ao metatórax. A asa é composta por duas camadas epidérmicas, uma dorsal e uma ventral, que surgem a partir da parede do corpo e se tornam intimamente justapostas na maior parte da extensão da asa, parecendo ser uma única e delicada membrana (GRIMALDI & ENGEL, 2005). No entanto, ao longo de certas linhas é possível observar que as paredes continuam separadas e se tornam mais espessas, formando a firme estrutura da asa. Essas linhas espessas e ocas são chamadas de veias e seu arranjo é descrito como a venação da asa (COMSTOCK, 1967).

A sua origem e funcionalidade é um dos temas que mais gera discussão na comunidade paleontológica (LABANDEIRA, 1999). O surgimento de asas capazes de vôo ativo e controlado que caracteriza a maioria dos insetos, deve ter constituído o acontecimento evolutivo mais relevante da notável irradiação adaptativa, bem como da própria história de vida na Terra (QUARTAU, 1994).

Segundo Toms (1984) é possível considerar as hipóteses e teorias sobre a origem das asas dos insetos em dois grandes grupos. O primeiro grupo envolve um modelo terrestre, com

algumas variações, mas fundamentalmente ilustrado pela teoria paranotal (HAMILTON, 1971; QUARTAU, 1986) e o segundo postula um conjunto de hipóteses, que associam as asas a estruturas, que desde a sua origem eram móveis e que surgiram em protopterigotos aquáticos (CARLE, 1982; BRODSKY, 1994; KUKALOVÁ-PECK, 1978, 1983, 1985 e 1987, 1991, 1997).

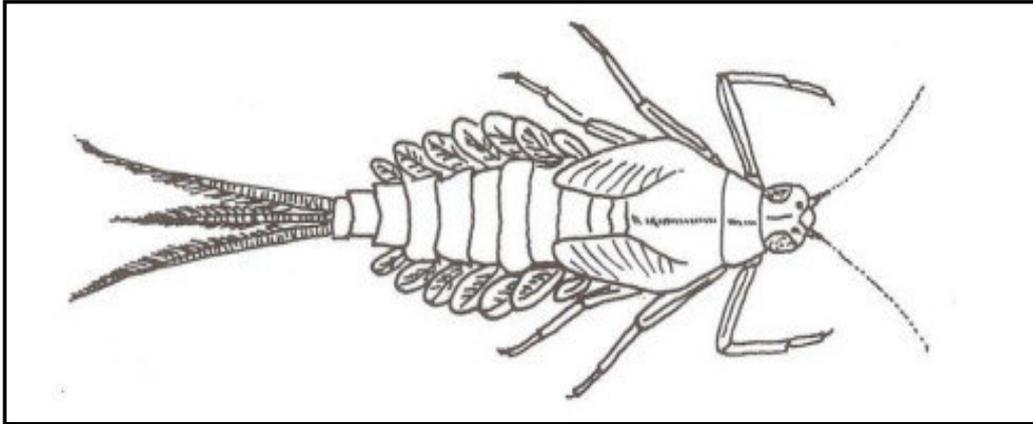
3.2.1 Teoria dos lobos parantais

Segundo Hamilton (1971) a origem da asa provinha de lobos parantais. Este estudo baseado na análise morfológica de *Thysanura* e outros insetos fósseis mostrou que o aumento da nervação e articulação junto com o tórax, permitiram os organismos fazerem uso da capacidade de vôo. Quartau (1986, 1994) por sua vez interpreta as asas como neoformações, essencialmente tergais, primitivamente fixas e que terão surgido em protopterigotos terrestres com sistemas traqueais abertos. No entanto, esta teoria cai por terra devido ao fato de ainda não terem sido encontrados fósseis dos antepassados diretos dos atuais pterigotos, isto é, os protopterigotos.

3.2.2 Teoria termorregulatória

Há cerca de quarenta anos, Wigglesworth (1973, 1976), sugeriu que as asas dos insetos teriam se originado a partir de brânquias traqueais de antepassados tisanuróides secundariamente aquáticos, em tudo semelhantes às placas branquiais que ainda hoje ocorrem no abdómen das ninfas de alguns efemerópteros (Fig. 6). Estas placas móveis, por vezes com nervação, possuem musculatura e podem assumir a função de «ventilar» as superfícies respiratórias, bem como participar na natação. A ideia proposta por Carle (1982) vai de encontro com esta teoria, acrescentando ainda, que as asas teriam se desenvolvido no estágio de ninfas (Fig. 7) com função de termorregulação ou natação e que só na forma adulta estas seriam usadas para voar. Esta troca de funções ao longo do crescimento do inseto seria explicada por uma adaptação secundária que lhes permitiria uma eficaz deslocação durante a migração.

Figura 6 - Ninfa de efemeróptero atual com brânquias traqueais.

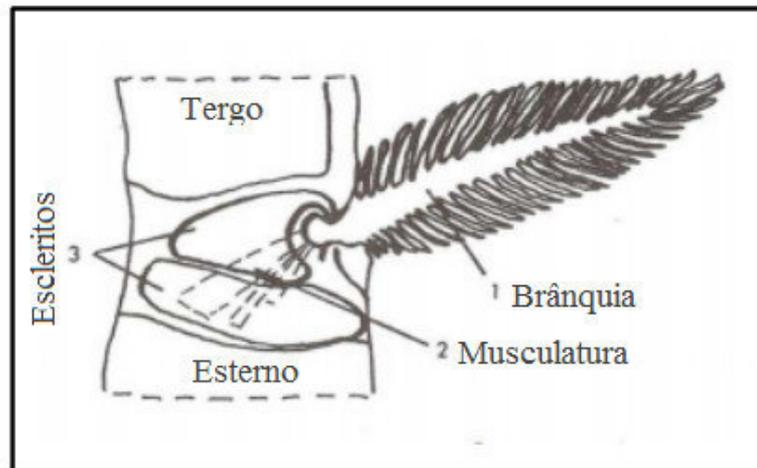


Fonte: adaptado de Reik, 1970.

3.2.3 Teoria da placa protetora das brânquias

Woodworth (1906), através do estudo comparado da nervação das asas dos insetos propõe a “teoria branquial”. O autor defendia que a origem das asas provinha de um antepassado aquático em que estas eram interpretadas como brânquias traqueais transformadas (Fig. 8). Estas asas teriam uma função protetora nas ninfas e a sua esclereotização e vôo seriam de uma adaptação secundária. Após a esclereotização o padrão das nervuras seguiu diferentes linhagens evolutivas (BRODSKY, 1994; KINGSOLVER & KOEHL, 1994).

Figura 7 - Brânquia traqueal de uma ninfa de efemeróptero atual.



Fonte: adaptado de Snodgrass. 1935.

3.2.4 Teoria do apêndice pleural

Robertson *et al.* (1982), designou esta teoria e Kukulová-Peck (1978, 1983, 1985, 1987, 1991, 1994), através de dados paleontológicos e no suporte de outras disciplinas, pressupõe a existência de protopterigotos primitivamente aquáticos. As ideias desenvolvem-se em quatro alicerces (QUARTAU, 1994). O primeiro é construído na ideia de que as asas são estruturas segmentares, laterais, livres e móveis desde o início da sua formação, baseando-se no desenvolvimento ametabólico das ninfas de efemerópteros do Paleozoico (*Kukuloviidae*), em que as asas já eram articuladas desde os primeiros estágios, possuíam nervação e eram usadas na natação. O segundo baseia-se no fato das asas serem estruturas pleurais e não terciais. A ontogenia dos insetos atuais mostra que em diversos casos, como nos odonatos e nos efemerópteros (BOCHAROVA-MESSNER, 1959), bem como em hemípteros, ortópteros, blatódeos e coleópteros (TOWER, 1903), que os esboços alares ocorrem na parede pleural, só mais tarde se fundindo aos tergos. O terceiro alicerce fundamenta que as asas seriam derivadas de um hipotético e arcaico apêndice localizado acima da subcoxa, a epicoxa, bem como do seu exito móvel (Fig. 9). Kukulová-Peck (1983) identificou exitos anelados na base das patas de diversos fósseis do Paleozoico (diafanópteros, paleodictiópteros e efemerópteros). Essas protoasas se desenvolveram lateralmente aos segmentos do tórax e abdômen.

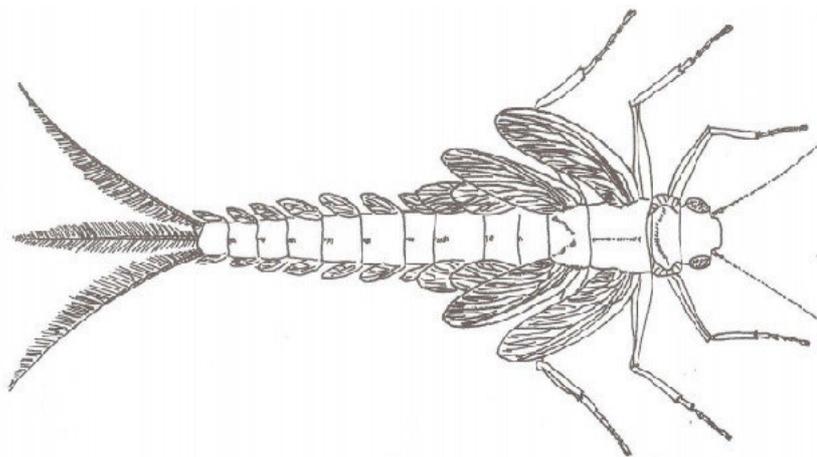
Figura 8 - Modelo hipotético da pata ancestral



Fonte: adaptado de Kukulová-Peck, 1987.

Por último, a teoria atesta que as asas primitivas eram segmentadas, existindo três pares no tórax e nove nos primeiros segmentos abdominais (Fig. 10). Embora nos efemerópteros atuais existam apenas de quatro a sete pares de placas branquiais no abdômen, no Paleozoico foram encontrados nove pares (Kukalová-Peck, 1983, 1985).

Figura 9 - Ninfa de efemeróptero do Permiano inferior. As asas meso e metatorácicas eram curvadas para trás, articuladas e provavelmente adaptadas à natação; as pequenas asas protorácicas estavam já fundidas ao pronoto. O abdome possuía 9 pares de asas com nervação



Fonte: adaptado de Kukalová-Peck, 1978.

Segundo Quartau (1994) a “Teoria do apêndice pleural” baseia-se numa lógica simples que apesar de especulativa em alguns pontos, é a que melhor se ajusta aos dados que ultimamente se têm acumulado. Porém, não está isenta de dificuldades nem é inquestionável. O mesmo propõe que várias teorias defendem que as proasas desenvolveram em protopterigotos secundariamente aquáticos, durante o Devoniano, a partir de lamelas branquiais associadas à base da pata ancestral. Com a invasão secundária dos habitats aquáticos as lamelas desenvolveram tendo sido selecionadas para respiração debaixo da água, para a agitação da mesma e para a própria natação. Em seguida estas lamelas assumiram um papel importante nos adultos como órgãos adaptados ao salto já que estes começaram a explorar as partes emersas de vegetação semiaquática. Com o passar do tempo o seu papel tornou-se fundamental em movimentos de dispersão pelos ventos e correntes de convecção que caracterizam temporariamente os habitats da Era Paleozoica. Enquanto pouco desenvolvidas e ainda sem vantagens aerodinâmicas, estas estruturas teriam também estado envolvidas na termorregulação, sobretudo pelo estabelecimento das primeiras árvores

terrestres, durante o Devoniano superior. Este fato terá trazido consideráveis vantagens adaptativas em quedas e saltos de ramo para ramo o que, maioritariamente nos adultos, proporcionou o desenvolvimento progressivo das asas no mesotórax e no metatórax, deixando de ser abdominais e protorácicas. Finalmente, ao adquirirem assimetria e outras pré-adaptações ao vôo e com uma margem costal bem definida, é que surgiram as verdadeiras asas torácicas capazes de voos rápidos e controlados, sendo que, posteriormente as asas passaram a estar envolvidas em outras novas funções como emissão de sinais tanto acústicos como químicos, estridulação e feromonas respetivamente.

3.3 Ordem Blattodea

3.3.1 Origem e evolução

Assim como a maioria dos insetos fósseis a origem das baratas é controversa, isto devido ao fato de quase todos os fósseis do Paleozoico possuírem tégminas. Hendlirsch (1920, 1921) propôs através do padrão das nervuras que as famílias Eoblattidae da ordem Protoblattoidea do Carbonífero Superior provenientes da América do Norte seriam os candidatos mais fortes para o ancestral.

A grande explosão das baratas deu-se durante o Carbonífero, diminuindo durante o Permiano e aumentando novamente no Mesozoico, o que permitiu a Carpenter (1934) considerar que o grande domínio por parte deste grupo seria uma característica da fauna dos insetos durante o primeiro período, que é considerado como a “Idade das Baratas”. É de salientar, que segundo Henning (1981), o termo barata é muito generalizado e a maior parte das espécies do Paleozoico não são na realidade baratas verdadeiras e sim grupos irmãos de Pauromerabola, considerado-o como um ramo lateral. Sendo assim, a primeira ocorrência de um verdadeiro Blattodea dá-se no Westphaliano Superior, e foi descoberta no Norte da França e identificada através de uma ooteca.

Laurentiaux (1960) acredita que a diferença fundamental entre as baratas atuais e as do passado está nas nervuras das asas. No Paleozoico a asa posterior possuía uma cubital posterior bem ramificada enquanto que nas recentes essa nervura é quase sempre simples, no máximo uma breve bifurcação apical que foi compensada pelo aumento das nervuras da

cubital anterior (*CuA*).

Segundo Hanning (1981), existem duas características plesiomórficas fundamentais:

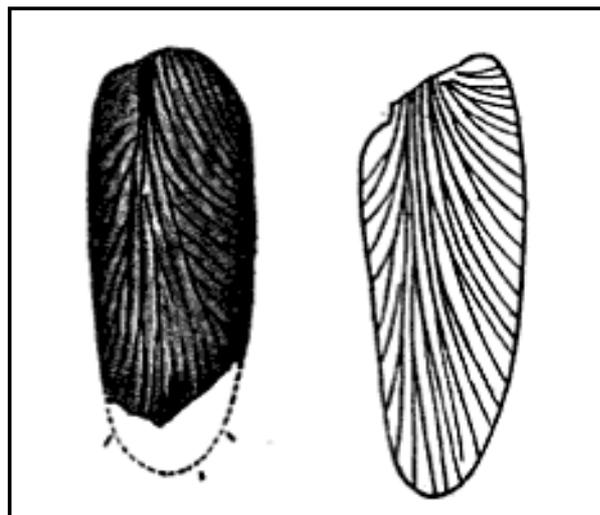
-A Subcostal curta.

-Algumas nervuras anais anteriores, atingindo o suco apical antes de alcançarem a margem posterior.

Estas características são observadas em *Neorthoblattinidae*, *Dictyomylacridae*, *Neomylacridae*, *Poroblattinidae* e *Diechoblattinidae*, mas não em *Poroblattinidae*, pois todas as nervuras anais atingem a margem posterior (RODENDORF, 1962). Este fato pode ser explicado pela possibilidade de que uma ou ambas as características tenham aparecido independentes e em varias ocasiões, paralelismo (HENNING, 1981).

Scudder (1895) sugere a “Hipótese da folha mimética” associando a tégmina com uma pínula de uma samambaia (fig. 11) dos depósitos Permianos de Cassville. O autor verifica que estas eram muito semelhantes. Analisou também as estruturas morfológicas das baratas do Paleozoico concluindo que eram fitófagas e que o mimetismo observado serviria para proteção.

Figura 10 - Comparação entre uma tégmina de *Gerablattina permanenta* (esquerda) e uma folha de *Neuropteris odontopteroides*(direita)



Fonte: modificada de Scudder, 1985.

Por outro lado, Jarzembowski (1994) refuta esta hipótese alegando que a semelhança com as samambaias é apenas superficial, embora as asas sejam alongadas e com rica venação. Este enumera quatro pontos que suportam a sua ideia:

1. As asas das baratas do Paleozoico apresentam uma fina crenulação na margem anterior da asa e uma fina superfície articulada.
2. Nas baratas as nervuras se dirigem para quatro nervuras principais, enquanto que, na pínula as nervuras convergem para uma única nervura principal
3. As pínulas são na sua maioria simétricas, já a venação alar das baratas é bilateralmente assimétrica sobre o eixo longitudinal da asa.
4. Presença de um sulco apical que separa a porção anterior do restante da asa.

A hipótese cai por terra por não considerar a proteção da planta contra predadores. No Mesozoico não se observa esta semelhança entre baratas e angiospermas.

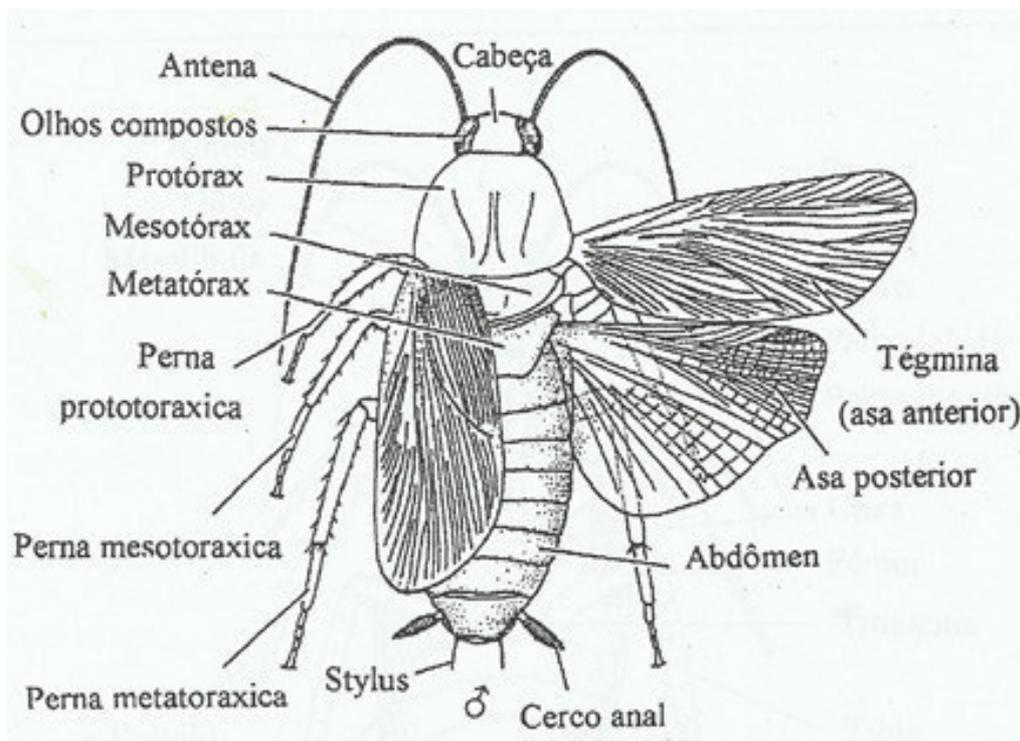
Embora a principal característica dos Blattodea seja o fato de possuir ooteca, cápsula onde as fêmeas depositam os seus ovos, há 359 milhões de anos nem todas as baratas eram assim, algumas depositavam os seus ovos isoladamente através de um ovopositor (HENNING, 1981). Laurientaux (1951) afirma que no Carbonífero já existiam baratas tanto com ovopositor como com ooteca e estavam estabelecidos já no Westphaliano Superior: as famílias *Archimylacridae* com ovopositor e as famílias *Mylacridae*, *Poroblattinidae* e *Mesoblattinidae* com ooteca. Henning (1981) admite que este fato permitiu um avanço das Neoblattodeas sobre as Eoblattodeas na ocupação de florestas subtropicais e na sobrevivência das condições adversas do Permiano, permitindo assim a permanência do grupo ao longo do tempo e dando origem as baratas da atualidade. Porém, a ausência de registo fóssil de um abdómen de Neoblattodea do Paleozoico e a duvidosa interpretação da ooteca no Carbonífero impossibilitam assegurar que baratas com um ovopositor bem desenvolvido seja o ancestral das Blattodeas.

3.3.2 Morfologia geral

As baratas são insetos que sofrem transformações graduais na sua forma e na sua fisiologia até atingirem a fase adulta (Figura 11) e, possuem um corpo ovalado e achatado dorsoventralmente. A cabeça é hipognata, ou seja, os seus apêndices bucais estão direcionados para baixo e a cabeça está alinhada com o tronco; possui peças bucais mandibuladas. Os olhos são compostos e podem ser grandes, pequenos ou ausentes. As suas antenas podem ser longas, filiformes e multiarticuladas. O protórax tem um pronoto desenvolvido em forma de escudo expandido que pode cobrir, ou não, a cabeça; meso e metatórax retangulares e subiguais. As asas anteriores ou tégminas são esclerotizadas e as asas posteriores são membranosas. Possui três pares de pernas robustas, essencialmente similares entre si e espinhosas, sendo os espinhos comuns nas coxas e mais frequentemente na tíbia; tarsos articulados em cinco segmentos. Abdômen dividido em dez segmentos com presença de cercos multiarticulados e também, nos machos, de estiletos (Figura 12). Os ovos são envolvidos por uma cápsula chamada ooteca e podem ser depositados logo após sua formação, transportados no interior do corpo ou na extremidade do abdômen da fêmea até sua eclosão, por todo o período de gestação (GULLAN & CRANSTON, 2012; TRIPLEHORN & JOHNSON, 2011).

As baratas dobram as suas asas por razões simples. As asas flexionadas e dobradas tornam mais fácil ao indivíduo encontrar um esconderijo, usando pequenas fendas ou abrigos contra o impacto do clima, por exemplo, vento e chuva, e também, para escapar de predadores.

Figura 11 – Blattodea masculino.



Fonte: alterado de Brusca & Brusca, 1990.

3.3.3 A Tégmina

As asas mesotorácicas são denominadas de tégminas. Estas são espessas e coriáceas nas ordens Blattodea, Dermaptera e Orthoptera (GULLAN & CRANSTON, 2012).

Nas baratas as tégminas variam na forma, textura, venação e função. Estas são basicamente ovaladas e alongadas podendo apresentar variações, assumindo formas subtriangulares, subretangulares e subquadradas. Essas variações estão relacionadas com os graus de redução da asa. Primitivamente a sua função não estaria relacionada somente ao voo, mas também a proteção do abdômen e das asas metatorácicas membranosas quando estas estavam em repouso. Em formas mais avançadas, a função protetora das tégminas pode ultrapassar a função de voo. A textura da tégmina é semelhante à da asa posterior diferindo na sua espessura e cor (REHN, 1951).

A terminologia utilizada nas asas das baratas é adaptada de Tillyard (1919), Rehn (1951), Comstock (1967), Schneider (1983) e Kukulová-Peck (1991), e está dividida em margens, áreas ou campos e nervuras (Fig. 13).

MARGENS

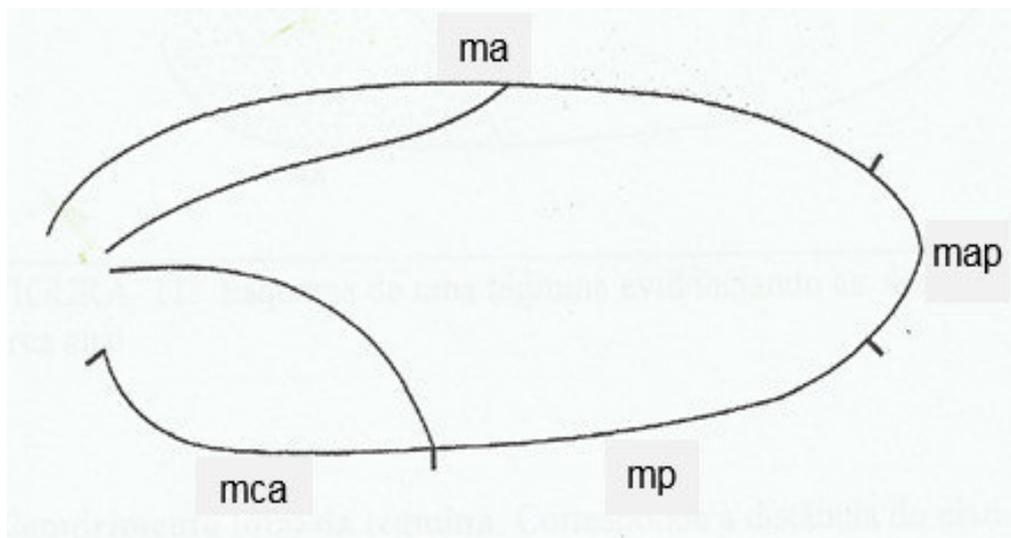
Margem anterior - Corresponde ao trajeto percorrido pela nervura costal (C)

Margem apical - Corresponde ao ápice da margem anterior com a posterior. Conhecido como campo apendicular, se bem desenvolvido, divide em porção anterior e posterior.

Margem posterior - Corresponde à margem delimitada pelos campos apendicular e anal.

Margem do campo anal - Corresponde à margem posterior do campo anal.

Figura 12 - Desenho esquemático de uma tégmina ressaltando as margens : ma (margem anterior), map (margem apical), mp (margem posterior) e mca (margem do campo anal).



Fonte: Mendes,2002

MEDIDAS

Comprimento da área humeral - Corresponde à distância da base da asa até o encontro da Subcostal com a margem anterior (Fig. 14).

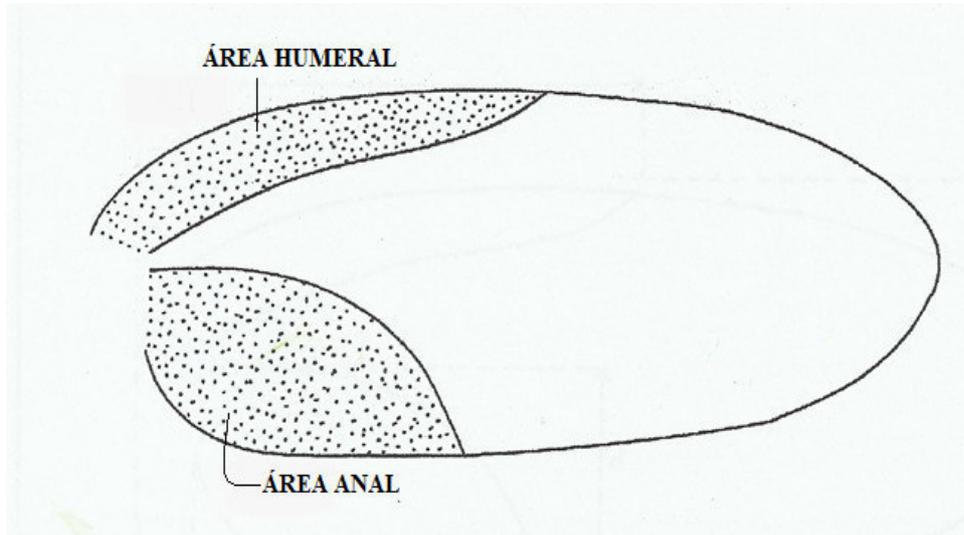
Comprimento total da tégmina - Corresponde à distância do eixo longitudinal da asa.

Largura máxima da tégmina - Corresponde à distância do eixo transversal da asa.

Altura máxima do campo anal - Corresponde à distância do eixo transversal do campo anal.

Comprimentos da área humeral - Corresponde à distância da base da asa até o encontro da $CuP+AAI$ com a sua margem posterior.

Figura 13 - Desenho esquemático ressaltando as áreas humeral e anal.



Fonte: Mendes, 2002.

NERVURAS

Costal (*C*) - Nervura longitudinal que forma a margem anterior. Não possui ramificações.

Subcostal (*Sc*) - Primeira nervura longitudinal. Pode ser simples ou bifurcada, com ramos anteriores e posteriores (Fig. 15).

Radial (*R*) - Terceira nervura longitudinal da asa, dividida em *R1* e Setor Radial (*Rs*).

R1 - Esta nervura no geral é livre da restante radial próxima da base. Pode estar presente ou não

Rs - Engloba os restantes da radial. Os seus ramos podem ser simples ou com dicotomias, atingindo a margem anterior.

Mediana (*M*) - Quarta nervura longitudinal podendo ser simples ou bifurcada. Quando ocorre a primeira dicotomia, o ramo anterior é designado por *MA* e o posterior por *MP*.

MA - Simples ou ramificada pode atingir a margem apical da asa.

MP - Ramo posterior simples ou bifurcado. Normalmente atinge a margem posterior.

Cubital (*Cu*) - Quinta nervura longitudinal sempre dividida em dois ramos, o anterior e o posterior, *CuA* e *CuP* respetivamente. O ultimo é representado por *CuP+AA1* pois

encontra-se fundido com a primeira anal *AA1*.

CuA - Ramo anterior geralmente muito ramificado podendo atingir a margem posterior.

CuP+AA1 - Ramo posterior, simples que delimita a área anal ao encontrar-se com a margem posterior. Esta vena é conhecida com *vena dividens*.

Anais (*AA*) - Estas nervuras encontram-se dentro da área anal, podem ser simples ou compostas. Recebem uma numeração segundo a posição em relação à *vena dividens*.

AA2 - Primeiro ramo posterior à *CuP+AA1*.

AA3 - Segundo ramo posterior à *CuP+AA1*.

AA4 - Terceiro ramo posterior à *CuP+AA1*.

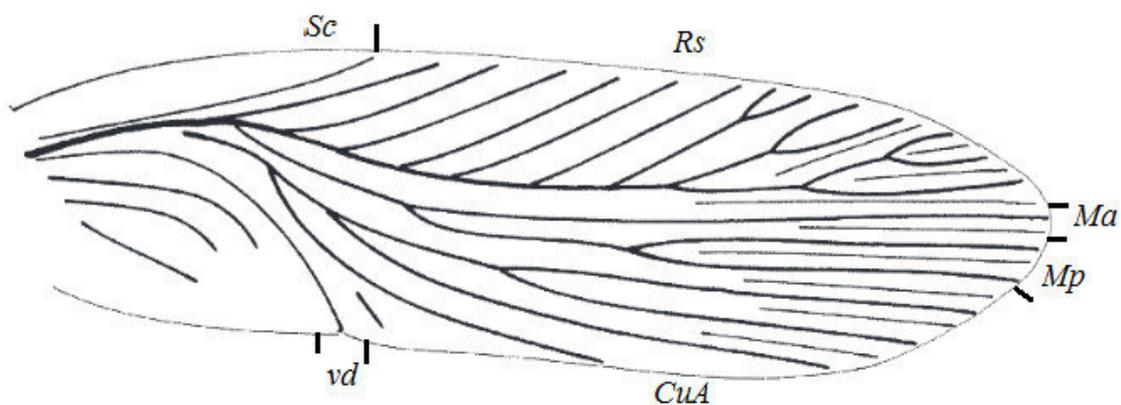
AA5 - Quarto ramo posterior à *CuP+AA1*.

Nervuras intermediárias - Encontram-se entre as nervuras longitudinais sem estar ligadas as mesmas.

Nervuras transversais - Unem as longitudinais as adjacentes.

Conforme Tillyard (1919), as veias transversais são aparentemente uma especialização dos Paleodictyoptera, Protorthoptera e Protoblattodea. Veias intermediárias raramente são encontradas desenvolvidas nas baratas do Paleozoico, mas com frequência são encontradas nas baratas do Mesozoico, porém com as transversais pouco desenvolvidas. Nas baratas atuais, as veias intermediárias são bem desenvolvidas e as transversais pouco.

Figura 14 - Tégmina de uma *Blattulalangfeldti* destacando as nervuras principais.



Fonte: Modificado de Geinitz, 1880.

3.3.4 Importância da tégmina na sistemática de baratas fósseis e a sua relação tafonômica

Rodendorf *et al.* (1961), chamaram de “Pterologia” a ciência de identificação de insetos através da tégmina. Estes defendiam que o estudo dos diferentes grupos fósseis devia estar correlacionado entre si, verificando o padrão de nervuras que estes possuíam e verificando o seu comportamento ao longo do tempo, sobretudo na representação fóssil em que por vezes só a impressão é preservada. À medida que as asas se aperfeiçoavam o comportamento das nervuras mudou, sendo a maior transformação evolutiva, a redução do seu número (RODENDORF, 1948). Esta redução no número de nervuras alares ocorre de duas formas: primeiro, por atrofiamento de nervuras e em segundo lugar, pela junção de duas ou mais nervuras adjacentes. A primeira forma é observada na maior parte das ordens dos insetos, inclusive nos Blattodea, em que uma redução foi causada pela atrofia, mais ou menos completa, de uma ou mais nervuras estando correlacionada com uma diminuição da extensão da área anal. A segunda forma de redução identifica-se quando o número de nervuras é menor do que as que são tipicamente observáveis na asa do indivíduo. Isso também ocorre de duas formas: quando duas veias se separam cada vez mais perto da margem da asa, e ao ser atingida a margem apenas uma única veia permanece onde antes havia duas e, quando as pontas de duas nervuras se aproximam sobre a margem da tégmina até se unirem, e em seguida, a coalescência prossegue em direcção à baseada asa (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898).

As baratas fósseis são identificadas na sua maioria devido à preservação da sua tégmina ou simples impressão desta, e embora, a fragilidade seja um fator determinante, existem muitos outros como as características tafonômicas, isto é, a forma como o organismo morreu e os processos até a sua fossilização. Cerca de 60% destes fósseis são encontrados no calcário laminado, articulados e com as suas asas abertas, indicando que foram enterrados antes de começar o processo de desarticulação. Um estudo tafonômico usando dois aquários com água doce com a base coberta por calcários do Membro Crato tentou reproduzir as condições do ambiente da época para tentar descobrir qual o tempo máximo de permanência das baratas na coluna de água e o porque das asas estarem abertas. Foram usados três indivíduos de *Periplaneta americana* para cada. Foi adicionado o gás amoníaco nos dois aquários imitando os gases vulcânicos produzidos pela actividade geológica do Albiano/Aptiano. As baratas demoraram 10/15 segundos para cair na água e 30/40 minutos para morrer. Na simulação do aquário com profundidade de 5 cm duas delas morreram de asas

abertas enquanto na outra (1cm) todas elas morreram com as asas fechadas e fragmentaram primeiro, concluindo que a profundidade do lago seria superior a 1cm. Os indivíduos foram observados em intervalos de 24h e segundo os resultados as baratas da Bacia do Araripe teriam sido enterradas no máximo após 48h de terem morrido afogadas (Tabela. 1). A hipótese de uma nuvem de gás tóxico é reforçada pela presença de Pterossauros no mesmo nível de calcário onde as baratas são encontradas (MENDES, 1999). Portanto, a velocidade de decomposição passa a ser um fator fundamental na preservação dos fósseis. Os ambientes que inibem a decomposição aumentam o nível de preservação (BRETT & BAIRD, 1996).

Tabela 1 – Alterações morfológicas ocorrida em baratas de acordo com o tempo pós-morte

DIAS DEPOIS DA MORTE	<i>SIMULAÇÃO 01</i>	<i>SIMULAÇÃO 02</i>
0	Sem alterações	Sem alterações
1	Sem alterações	Sem alterações
2	Abdómen deformado	Abdómen deformado
3	Abdómen deformado	Abdómen deformado
4	Abdómen deformado	Abdómen deformado
5	Abdómen deformado	Abdómen deformado
6	Fragmentação das antenas	Fragmentação das antenas
7	Fragmentação dos membros	Fragmentação das antenas
8	Fragmentação do abdómen	Fragmentação do abdómen
9	Fragmentação do abdómen	Fragmentação do abdómen
10	Fragmentação do abdómen	Fragmentação do abdómen
11	Fragmentação do abdómen	Fragmentação do abdómen
12	Fragmentação do abdómen	Fragmentação do abdómen
13	Fragmentação da tégmina	Fragmentação do abdómen
14	Fragmentação do pronoto	Fragmentação do abdómen
15	Fragmentação do pronoto	Fragmentação do abdómen
16	Fragmentação do pronoto	Fragmentação do abdómen
17	Fragmentação do pronoto	Fragmentação do abdómen
18	Fragmentação do pronoto	Fragmentação do abdómen
19	Fragmentação total do corpo	Fragmentação da tégmina

Fonte: Modificado de Mendes, 1998.

3.4 Blattodeas fósseis da América do Sul

Segundo Martins-Neto (1990) o primeiro relato sobre um inseto fóssil no Brasil data de 1884 por Gorceix da Bacia de Gandarela em Minas Gerais, mas pertence a Carpenter (1930) a identificação da primeira barata fóssil: *Phyloblatta oliveirai*. Iniciam-se assim os estudos das baratas fósseis do Brasil e das Américas que compreendem o Paleozóico, o Mesozóico e o Cenozóico (MENDES, 2000, 2011; PINTO & MENDES, 2002; MENDES & COELHO, 2007; MARTINS-NETO, 2005; MARTINS-NETO *et al.*, 2005)

3.4.1 PALEOZOICO

Familia Archimilacridae – Handlirsch, 1906

Phyloblatta oliveirai Carpenter, 1930 – Cambriano Superior Bacia do Paraná

Phyloblatta roxoi Petri, 1945 – Cambriano Superior Bacia do Paraná

Phyloblatta pauloi Mezzalira, 1948 – Cambriano Superior Bacia do Paraná

Phyloblatta langei Pinto & Purper, 1979 – Cambriano Superior Bacia do Paraná

Phyloblatta sommeri Pinto & Purper, 1979 – Cambriano Superior Bacia do Paraná

Archangelskyblatta vishniakovae Pinto, 1972 – Permiano Inferior Argentina

Aissoblatta sp. Pinto, 1972 – Permiano Bacia do Paraná

Anthracoblattina oliveirai (Carpenter) Schneider, 1930

Anthracoblattina mendesi Pinto & Sedor, 2000 – Cambriano Superior Bacia do Paraná

Anthracoblattina archangejskyi Pinto & Mendes, 2002 – Cambriano Superior Argentina

3.4.2 MESOZÓICO

Familia Poroblattinidae Handlirsch, 1906

Triassoblatta cargini Pinto & Ornellas, 1974 – Triássico Superior Bacia do Paraná

Família Argentinoblattidae Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina

Argentinoblatta herbsti Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina

Condorblatta lutzae Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina

Família Mancusoblattidae Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina

Mancusoblatta pulchella Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Hermosablatta pectinata Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Hermosablatta crassatella Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Lariojablatta Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Lariojablatta chanarensis Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Família Mesoblattinidae Handlirsch, 1906
Triassoblatta argentina Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Samaroblatta gualoensis Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Samaroblatta corrientesina Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Pulchellablatta nana Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Família Blattulidae Vishnykova, 1982
Argentinoblattula revelata Martins-Neto & Gallego, 2005 – Triássico Superior Argentina
Blattulopsis popovi Pinto, 1990 – Cretáceo Inferior Argentina (Fig. 16)
Blattulopsis beckeri Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe
Família Blattidae Stephens, 1829
Mesoblattina cretacea Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe
Mesoblattina limai Pinto & Puper, 1986 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe (Fig. 17)
Mesoblattina fiuza Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe (Fig. 18)
Mesoblattina damianii Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe (Fig. 19)
Mesoblattina matinsnetoi Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe
Mesoblattina souzai Mendes, 2011 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe (Fig. 20)
Mesoblattina labandeirai Mendes, 2011 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe (Fig. 21)
Mesoblattinopsis schneideri Pinto, 1989 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe (Fig. 22)
Mesoblattinopsis candidoi Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe
Mesoblattinopsis natani Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe (Fig. 23)

Araripeblatta brevis Mendes, 2000 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe

Araripeblatta oliveirai Mendes & Coelho, 2007 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe

Araripeblatta bolzoni Mendes & Coelho, 2007 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe

Araripeblatta toledo Mendes & Coelho, 2007 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe

Araripeblatta dornellesi Mendes & Coelho, 2007 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe

Araripeblatta simplex Mendes & Coelho, 2007 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe

Araripeblatta barberenai Mendes, 2011 – Cretáceo Inferior Bacia do Araripe

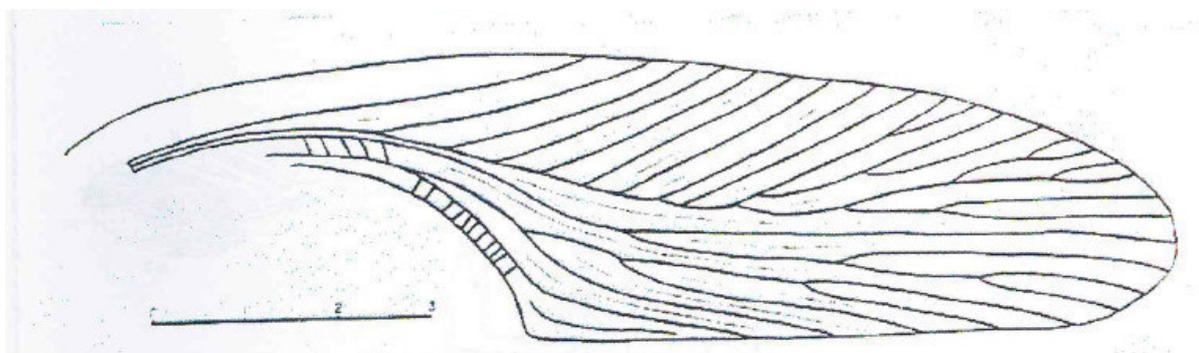
3.4.3 CENOZÓICO

Família Blattidae Stephens, 1829

Amazonina purperae Pinto, 1991 – Pleistoceno Série Rio das Velhas

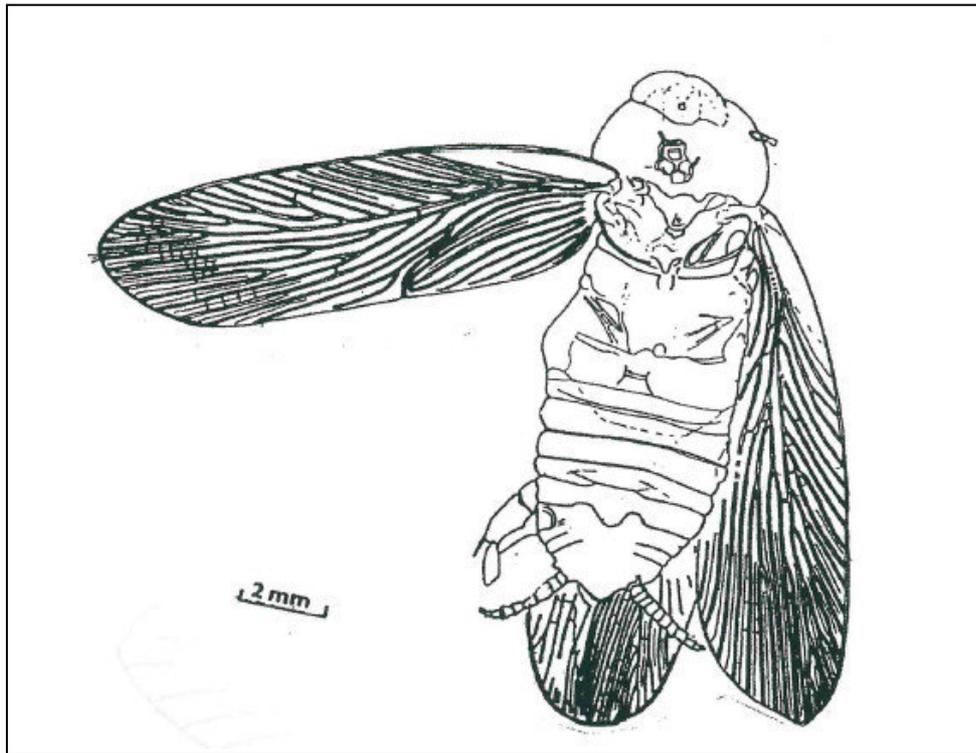
Fonsecablatta patricioi Mendes & Pinto, 2001 – Oligoceno Bacia Fonseca

Figura 15 - *Blattulopsis popovi* Pinto, 1990.



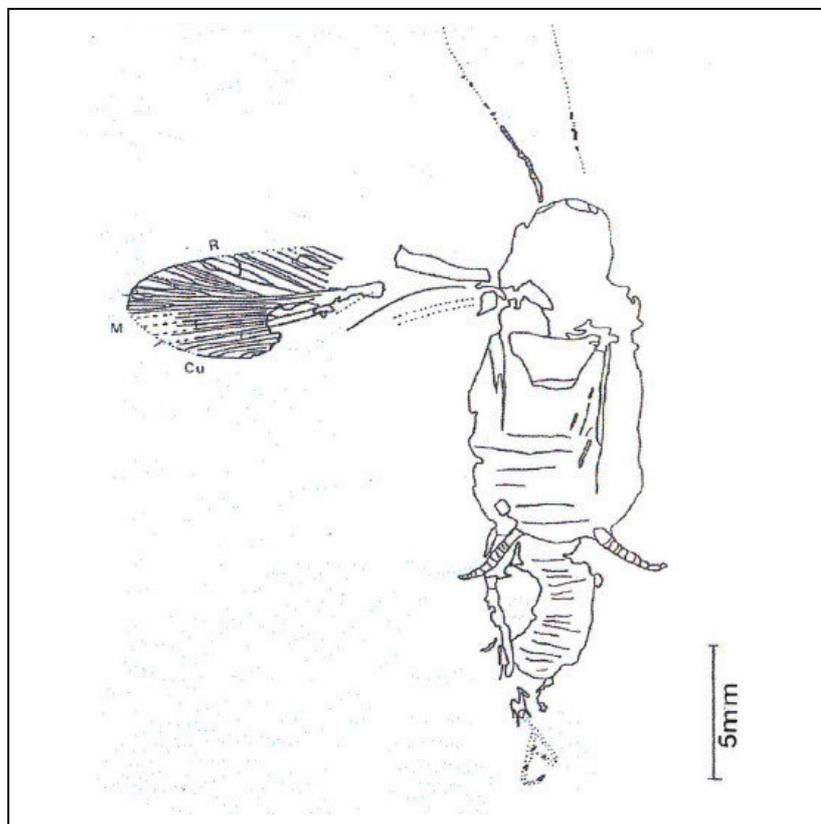
Fonte: Pinto, 1990.

Figura 16 - *Mesoblattina limai* Pinto & Puper, 1986.



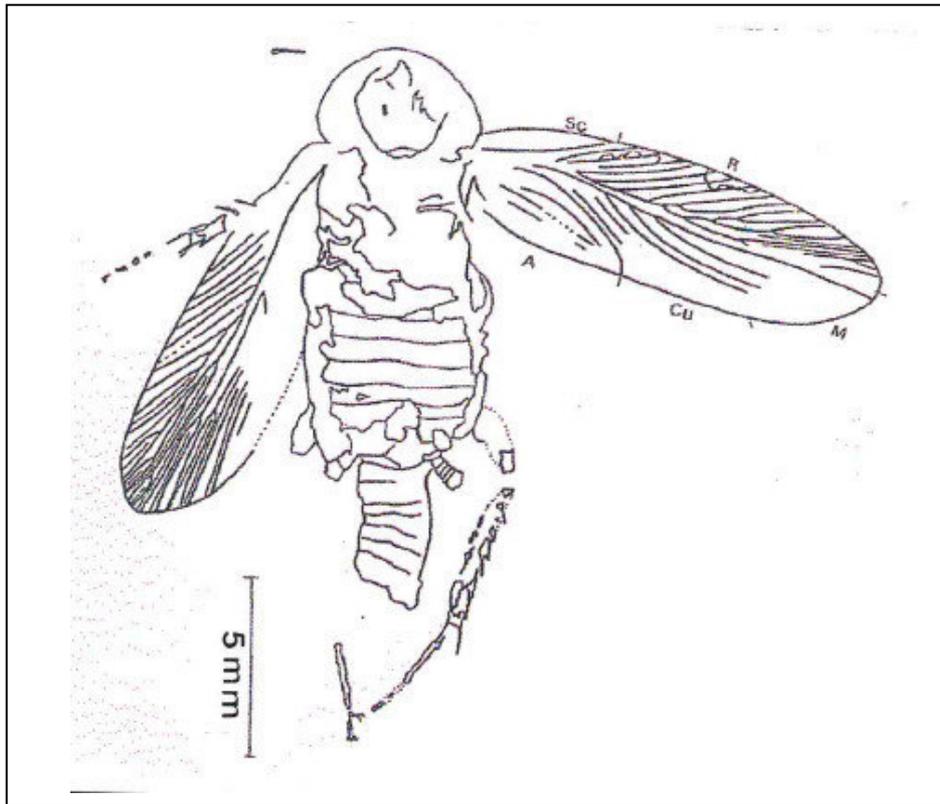
Fonte: Pinto & Puper, 1986.

Figura 17 - *Mesoblattina fiuzai* Mendes, 2000.



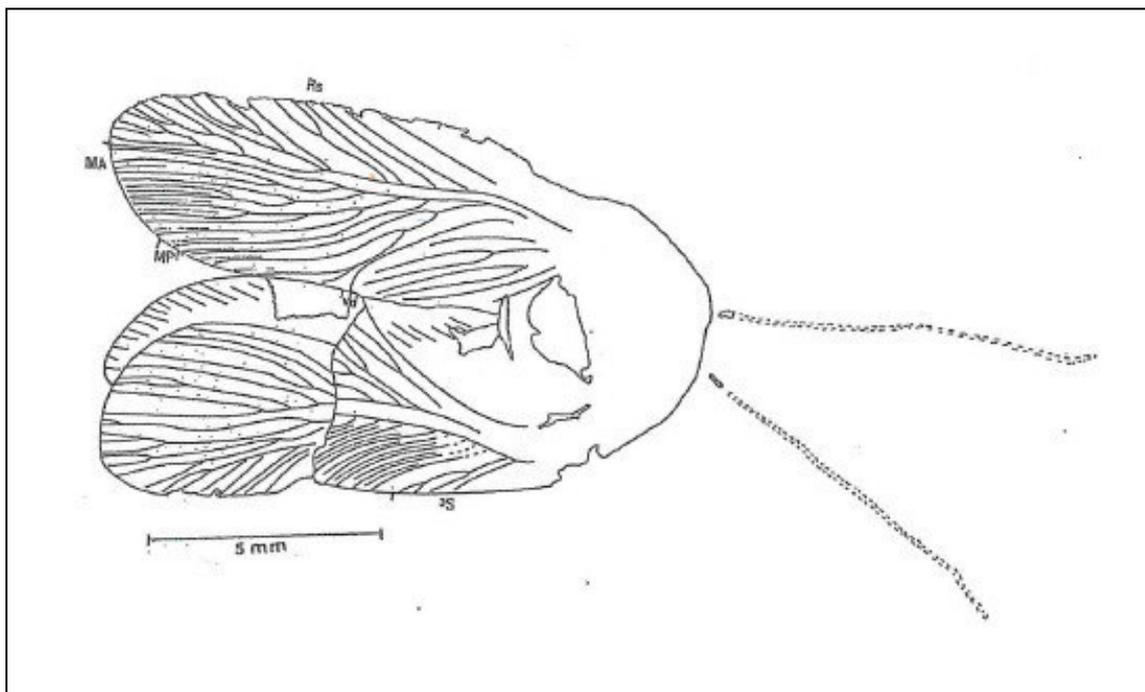
Fonte: Mendes, 2000.

Figura 18 - *Mesoblattina damianii* Mendes, 2000.



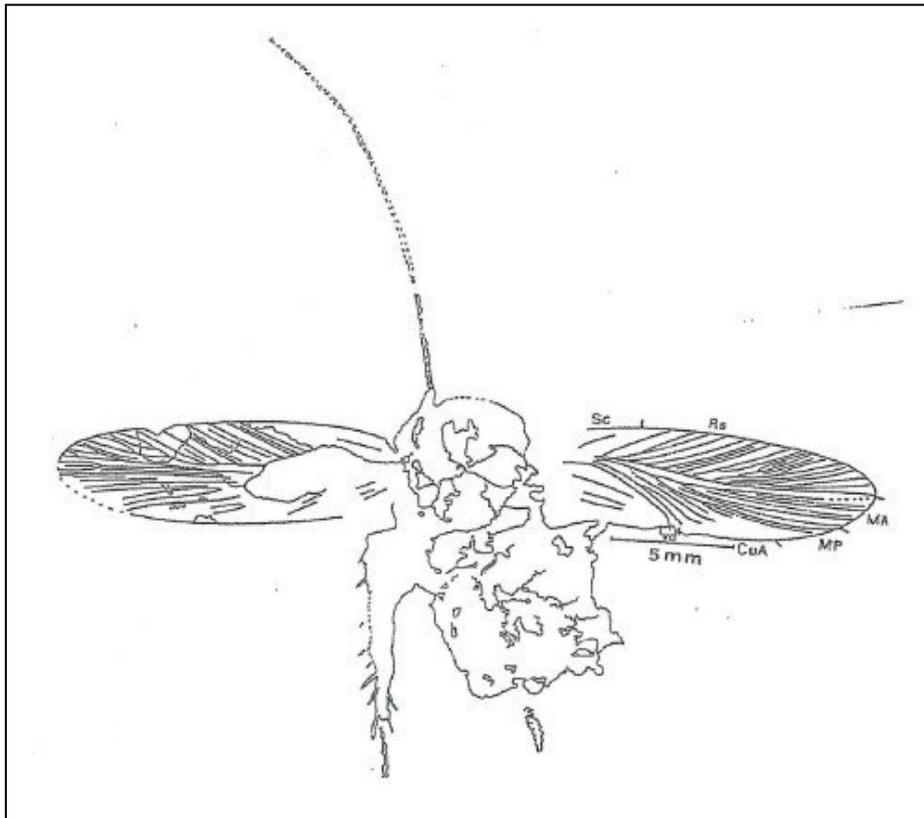
Fonte: Mendes, 2000.

Figura 19 - *Mesoblattina souzai* Mendes, 2011.



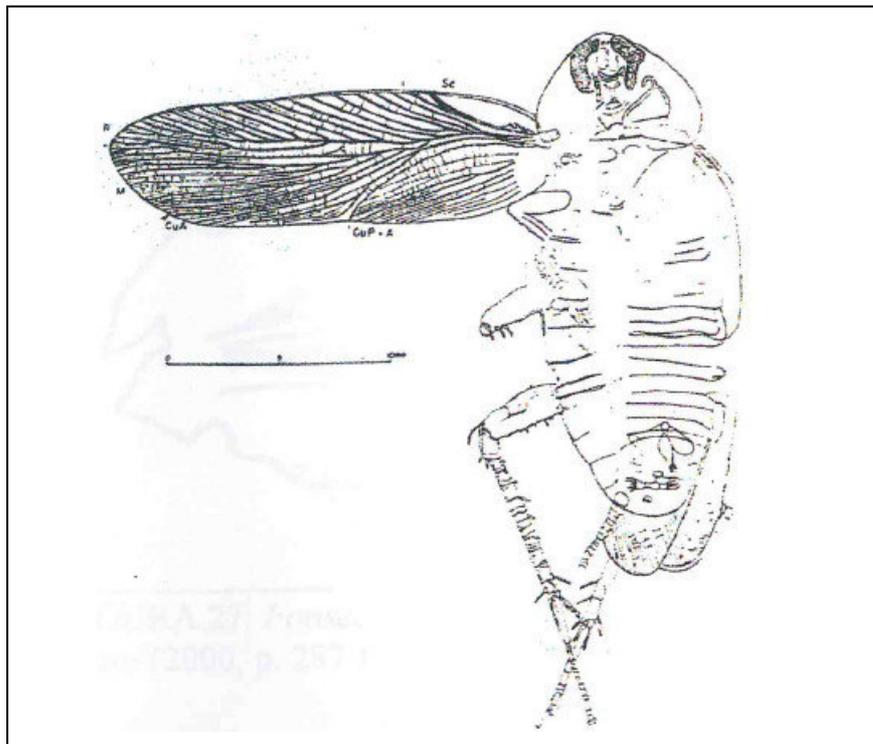
Fonte: Mendes, 2011.

Figura 20 - *Mesoblattina labandeirai* Mendes, 2011.



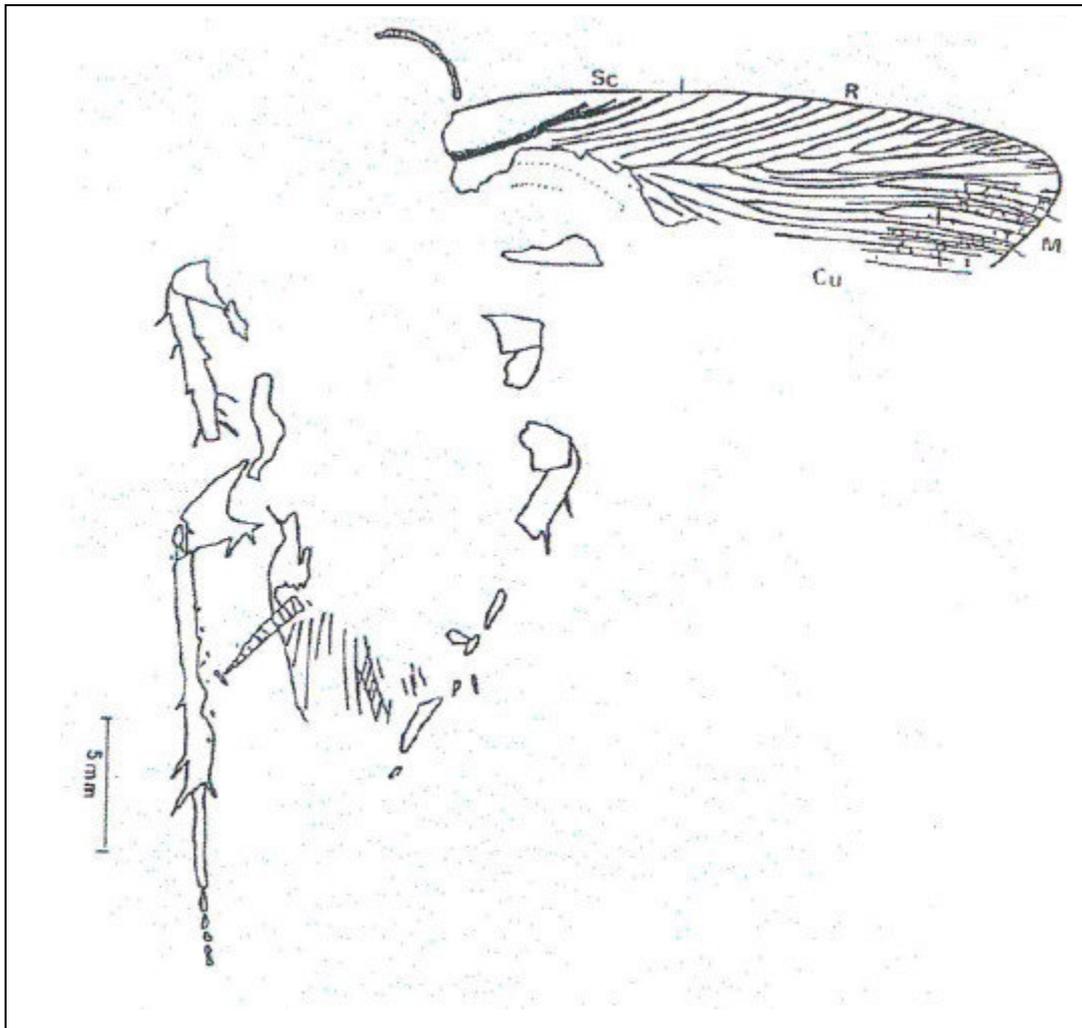
Fonte: Mendes, 2011.

Figura 21 - *Mesoblattinopsis shneideri* Pinto, 1989.



Fonte: Pinto, 1989.

Figura 22 - *Mesoblattinopsis natani* Mendes, 2000.



Fonte: Mendes, 2000.

3.5 Família *Blattidae* Stephens 1829

A família Blattidae, segundo Rehn (1951), possui os tipos de venação mais primitiva e um número de nervuras altamente especializada. É a maior e mais homogênea das famílias das Blattodea (MENDES & COELHO, 2007).

O registo fóssil mais antigo de Blattidae data do Cretáceo e foi indicada por Jell & Duncan como *Methania* (ROSS & JARZEMBOWSKI, 1993). Até 2001, no Brasil, apenas duas espécies tinham sido descritas para o Cenozoico, a *Amazonina purperae* Pinto 1991, do Pleistoceno e a *Fonsecablatta patricioi* Mendes & Pinto 2001, do Oligoceno, ambas de Minas Gerais. Os membros desta família são distinguíveis da maioria das outras pelas suas asas, estas têm uma forma de sustentação dobrando as suas asas; região anal em leque (MENDES & PINTO, 2001).

As características que permitem uma identificação através da venação alar resumem-se em três:

- 1- *M* ligada à *R* na metade do comprimento próximo ao encontro da *CuP+AA1* com a margem posterior;
- 2- *CuA* livre;
- 3- Nervuras anais direccionadas ao encontro da *CuP+AA1* com a margem posterior.

Segundo Ross & Jarzembowski (1993), a distribuição temporal desta família vai do Cretáceo Inferior até ao presente (Fig. X). De acordo com Rehn (1951), na actualidade a família Blattidae tem nove divisões em subfamílias provenientes de quatro linhagens de desenvolvimento; Brachycolinae, Blaberinae e Epilamprinae derivam de um complexo básico, Pseudopinae, Ecobiinae, Ceutobiinae e Anaplectinae derivam de um estoque único e finalmente, Blattinae e Nyctiborinae de estoques distintos (Fig x).

Rehn (1951), afirma ainda, que a subfamília Blattinae possui os membros mais primitivos da família Blattidae. Dentro da linhagem apresentam características que foram se modificando ao longo do tempo, tais como, uma área humeral bem desenvolvida, *Sc* com ramos anteriores, *M* ramificada e livre da *CuA*, *CuA* com mais de uma origem e tendendo a ser paralela à margem posterior. Outra subfamília que se destaca é a Epilamprini, ela é a mais especializada das Blattidae por apresentar uma área humeral preenchida pelos ramos da *Sc*, esta apresenta uma base expandida e regular, área anal alongada, *M* origina próxima ao Setor Radial possuindo entre um a quatro ramos e *CuA* com ramos paralelos à *CuP+AA1*.

Rodendorf (1962) afirma que sesenta oito gêneros já foram descritos para esta família e em alguns deles já foram descritas mais de cem espécies. Em 2007, Mendes & Coelho, descreveram cinco espécies novas para o gênero *Araripeblatta*, tornando-se mais diversificado.

3.6 Família *Blattulidae* Vishnyakova, 1982

Proposta por Vishnyakova (1982) esta família foi descrita considerando as similaridades das nervuras alares; morfologia do corpo não conhecida. Os primeiros achados são provenientes dos depósitos da região de Fergana do Liássico Inferior. Nove gêneros compõem esta família: *Blatulla*, *Mesoblattula* e *Namoblattula* Handlirsch (1906), *Parablattula*, *Peloblattula*, *Ectinoblattula* e *Metablattula* (1939), *Blattulites* Vishnyakova

(1982) e *Blattulopsis* Pinto (1990).

Ross & Jarzembowski (1993) propõem uma distribuição temporal restrita ao Jurássico. Esta distribuição temporal estende-se até o Cretáceo Inferior com a descrição do gênero *Blattulopsis* (Pinto, 1990).

As características que diferenciam esta família resumem-se às seguintes:

- Baratas de porte pequeno;
- Cabeça não coberta pelo pronoto;
- Tégmina elíptica, estreitando apicalmente;
- *R* reta ou curvada atingindo a margem anterior e o ápice com ramos proximais simples;
- *CuA* curvada e sigmoidal com simples ou poucos ramos;
- Área anal pequena, contendo entre 4 a 6 veias anais simples.

Segundo Vishnyakova (1982), o apomorfismo da venação foi funcional, com a redução de *Sc* para uma nervura oblíqua e simples e redução da *M*, provavelmente ambas resultantes da fusão dos seus ramos. Algumas características como *Sc* simples, *R* com ramos proximais simples, *M* pouco desenvolvida e *CuA* curvada são compartilhadas com a família Mesoblattinidae mas diferem pela forte redução do ovopositor, coxopodito fundido ao nono segmento e a área anojugal da tégmina não desenvolvida.

3.7 Família Mesoblattinidae Handlirsch, 1906

Segundo Tyllard 1919, a tégmina de reduzido tamanho, *M* livre e com a base pouco curvada e um marcado desenvolvimento da área anal são as características chave para o enquadramento dentro desta família, no entanto, possuem algumas outras que estendem-se às seguintes:

- Formas de tamanho pequeno a médio;
- *Sc* simples ou com ramos chegando a margem anterior;
- *Sr* extenso e fortemente desenvolvido com numerosos ramos em direção à margem anterior, quase atingindo o ápice;
- *CuA* livre com ramos direcionados para a margem posterior;
- Veias intermediárias e transversais podem ou não estar presentes.

A presença de órgãos genitais externos nas fêmeas indica as formas mais antigas e arcaicas da família, o que permite supor que a evolução seja refletida principalmente neste órgão, conseqüentemente, na própria reprodução das baratas (VISHNYAKOVA, 1968).

Além disso, a família, segundo Handlirsch (1906), compreende formas do Carbonífero Superior, o Permiano, e o Liássico, assim, as novas formas do Triássico Superior são incluídas na família, no que diz respeito à sua idade geológica, bem como aos seus caracteres morfológicos. As alterações ocorridas ao longo do tempo na tégmina em que *Sc* não é reduzida em toda sua extensão, e nem todos os ramos de *Cu* são direcionados para a margem posterior permitem que formas sejam mantidas no seio da família, isto também indica que a presença de veias transversais não é tão excepcional como se imaginou que fosse.

A família contém um total de 15 gêneros e 33 espécies. É pouco representada no Carbonífero Superior, mas torna-se importante no Permiano e assume uma posição dominante nos Blattodea durante o Liássico (HANDLIRSCH, 1906).

IV.MATERIAL, METODOLOGIA E ANÁLISE DE DADOS

4.1 Métodos de preparação, desenhos e fotografias dos exemplares.

A coleta dos exemplares não foi acompanhada, uma vez que estes fósseis foram cedidos pelo Acervo Paleontológico da Universidade Federal do Ceará e pelo prof. Dr. Márcio Mendes. Não entanto, devido às características do substrato, o procedimento em campo segue o mesmo descrito por Mendes & Pinto (2001).

Numa fase inicial, cada corpo fóssil foi submetido a uma análise prévia e breve sob um microscópio estereoscópico binocular (Olympus C011) para constatação do valor taxonômico e importância paleontológica. Em seguida foi efetuada uma limpeza minuciosa e padrão consistindo na retirada do excesso de matriz que recobria o espécime com auxílio de agulhas, estiletes e pincéis concluindo assim o preparo dos exemplares, mesmo havendo dois tipos de fossilização, permineralização e preservação autogênica.

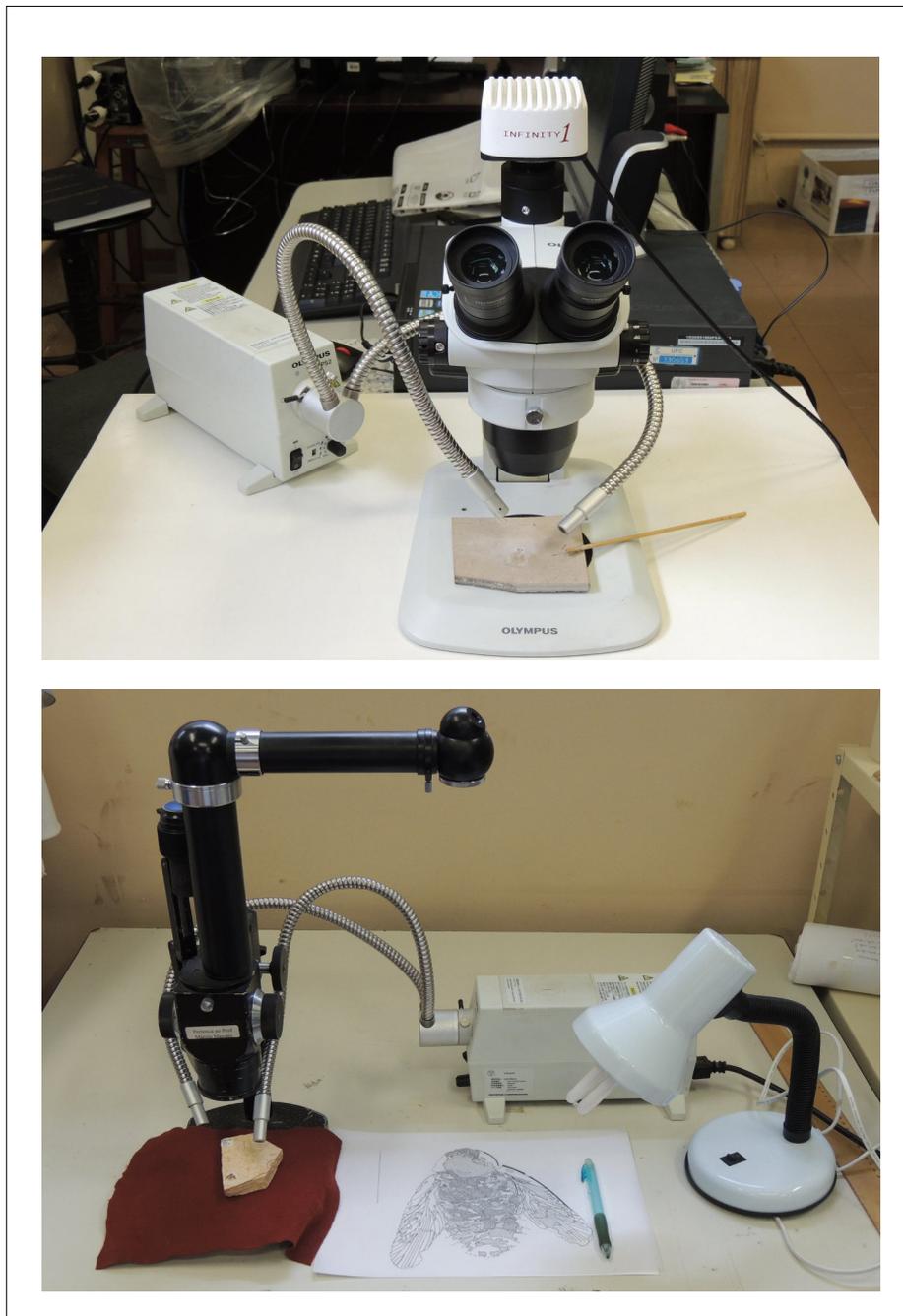
Após o tratamento inicial, cada exemplar foi desenhado com auxílio de uma câmara clara acoplada ao microscópio estereoscópico binocular (Fig. 23). A etapa posterior consistiu no desenhado em papel vegetal acompanhado de escala.

Os desenhos finais foram digitalizados e as imagens foram corrigidas utilizando o programa de edição de imagens Photoshop.

As fotografias efetuadas em alguns exemplares foram realizadas no laboratório de Paleontologia da Universidade Federal do Ceará através de uma máquina semi-profissional modelo nº. DMC-FZ48 da marca *Nikon*, sempre com escala e alteradas em contraste e brilho para uma melhor percepção das características preservadas no sedimento..

Por último os exemplares foram comparados, com os espécimes já descritos, na realização de tabelas segundo a família e gênero em que se encontram inseridas com o fim de resumir e facilitar a percepção de características semelhantes ou que as diferenciam.

Figura 23 – Estereoscópio binocular Olympus C011 (cima) e câmara clara acoplada ao microscópio estereoscópico binocular (baixo)



Fonte: o autor.

V. RESULTADOS

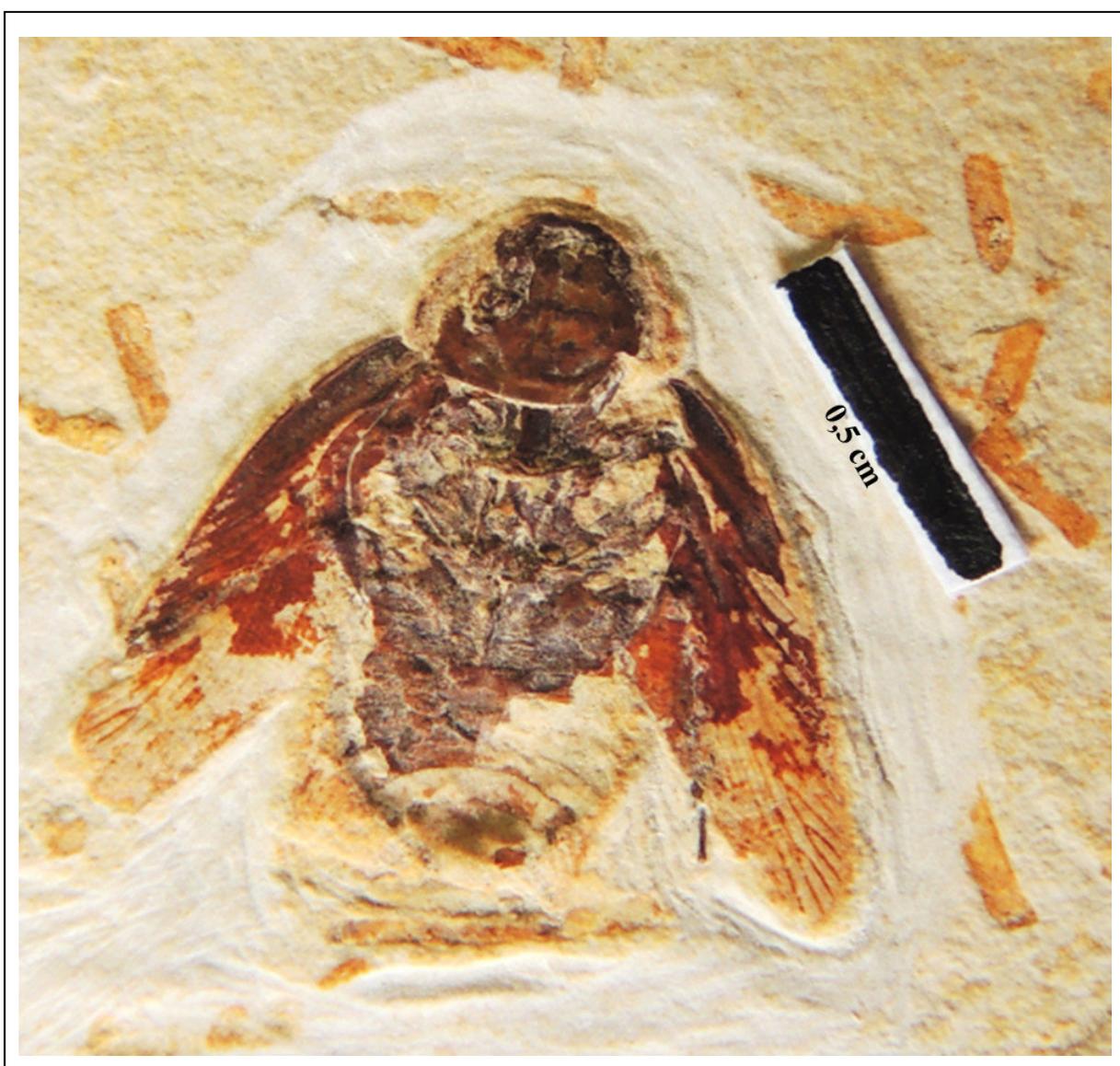
5.1 Taxonomia

Ordem Blattodea Brunner, 1882

Família Blattulidae Vishnyakova, 1982

Gênero *Blattulopsis* Pinto, 1990

Figura 26a - Holótipo LP/UFC CRT-656.



Holotypus – LP/UFC CRT-656 (Fig. 26a, 26b)

Locus Typicus – Mina Pedra Branca, Nova Olinda, Ceará, Brasil.

Stratum typicum – Nível de calcário laminado, topo do Membro Crato, unidade inferior da Formação Santana, Bacia do Araripe, Aptiano/Albiano. Cretáceo Inferior, Cenozóico.

Diagnose – Vista dorsal. Corpo de pequeno porte. Cabeça parcialmente coberta pelo pronoto. Margem anterior quase reta. *Sc* ramificada. *CuA* curvada, sigmoidal e com poucos ramos. Área anal reduzida.

Descrição

Corpo – Corpo de pequeno porte, aproximadamente, 7mm de comprimento e 4mm de largura. Cabeça parcialmente coberta pelo pronoto. Antena esquerda setiforme, isto é, diminui em espessura da base para o ápice. Parte da perna mesotorácica preservada, com porção do fêmur possuindo três espinhos finos e pouco alongados. Porção abdominal incompleta com aproximadamente sete tergitos ou segmentos.

Tégmina:

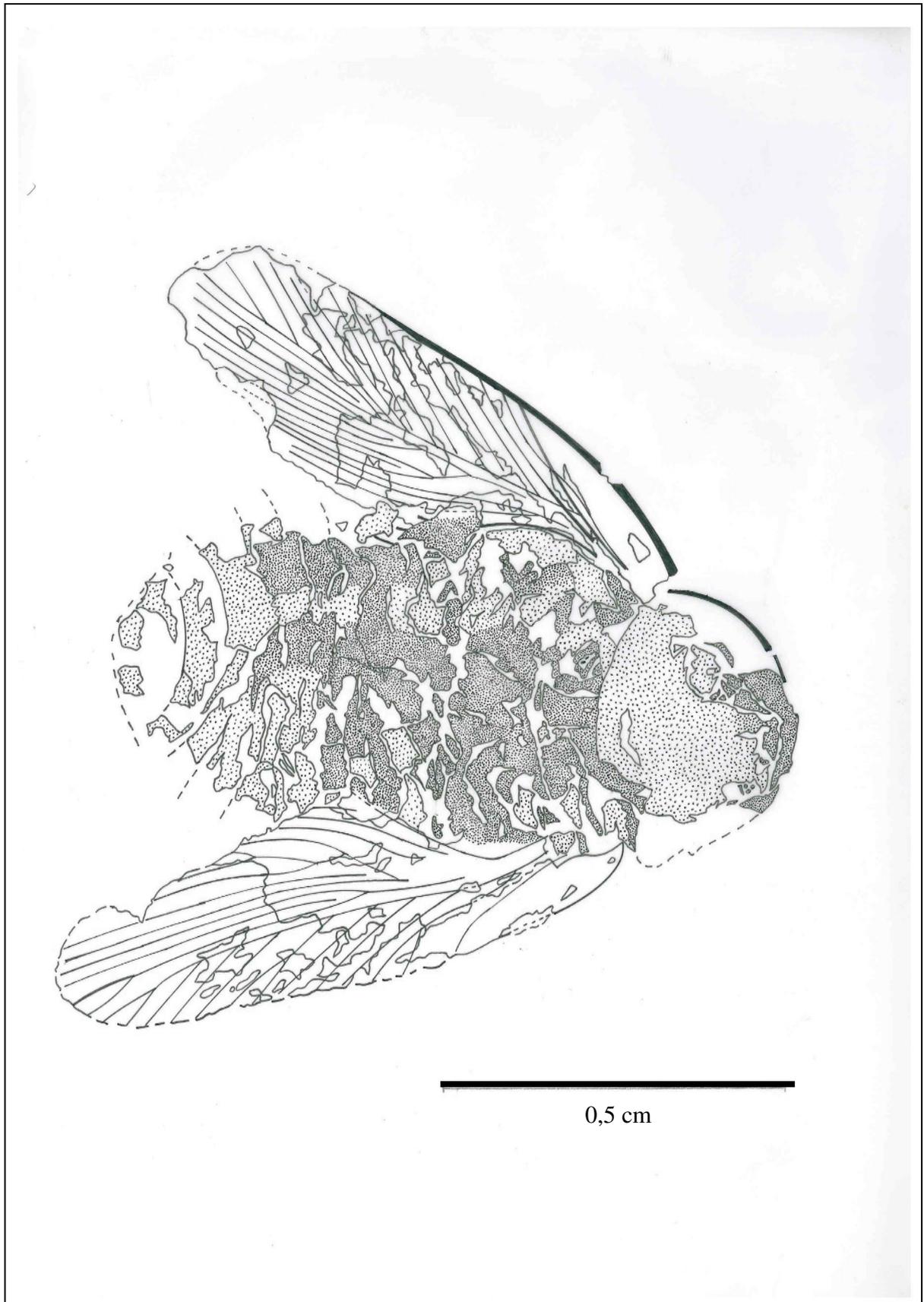
Direita – Tégmina com comprimento aproximado de 7,7mm de comprimento e 2,5mm de largura. Margem anterior e posterior não preservadas. *Sc* fina e simples, delimita uma área humeral de menor tamanho que a área anal. Setor radial ocupa quase metade da largura da asa. *Rs* com o primeiro ramo com uma divisão, o segundo, terceiro e quarto simples, o quinto com uma dicotomia, sexto, sétimo e oitavo simples e nona com uma bifurcação. Mediana divide apenas uma vez, *Ma* e *Mp* simples: presença de uma nervura intermediária. A *CuA* divide antes do encontro da *CuP+AA1* e da primeira bifurcação da *M*, em quatro ramos; presença de uma nervura intermediária. *Cup+AA1* ligeiramente reta no início, curvando em direção a margem posterior. Nervuras anais ausentes ou não preservadas. Não apresenta nervuras transversais.

Esquerda – Comprimento de 7,8mm e largura 2,4mm. Apenas a margem anterior esta preservada, mas incompleta: margem posterior e apical ausentes. Área humeral menor que a área anal. *Sc* atingindo a margem anterior com uma bifurcação. *Sr* com os treze ramos. Os sete primeiros ramos são simples, oitavo com uma divisão, e os seguintes todos simples. Nervura intermediária no décimo ramo do setor radial. Mediana divide em *Ma* e *Mp* no quarto ramo do *Rs* e antes do encontro entre a *CuP+AA1*. *Ma* com duas dicotomias; presença de uma nervura intermediária na primeira divisão. *Mp* com apenas uma bifurcação; nervura

intermediária. *CuA* divide antes da *vena dividens*, uma dictomia; presença de uma nervura intermediária. *Cup+AA1* fortemente curvada aproximadamente num ângulo de 90°. Sem nervuras anais.

Discussão – O enquadramento no gênero *Blattulopsis* Pinto 1990 se dá por possuir uma *Sc* simples e alongada, ramos iniciais do *Sr* simples e *M* dividindo depois do limite da área anal. Difere da *Blattulopsis popovi* Pinto 1990 na medida em que *Sc*, longa e com apenas uma dicotomia, percorre aproximadamente 1/3 do comprimento da tégmina e não 1/2, os ramos terminais de *Rs* são simples e não bifurcados e *M* com apenas uma bifurcação e não três. A *Blattulopsis beckeri* Mendes 2000 apresenta uma *Sc* mais grossa que as restantes nervuras, ao contrário da *Sc* simples do exemplar. Diverge também pelo *Sr* ocupar menos de metade da largura da asa e não mais de metade, por não apresentar veias transversais ao longo de toda a tégmina, incluindo a área anal; ausência de nervuras anais.

Fig. 26b - Desenho esquemático do holótipo. LP/UFC CRT-656. Vista dorsal.



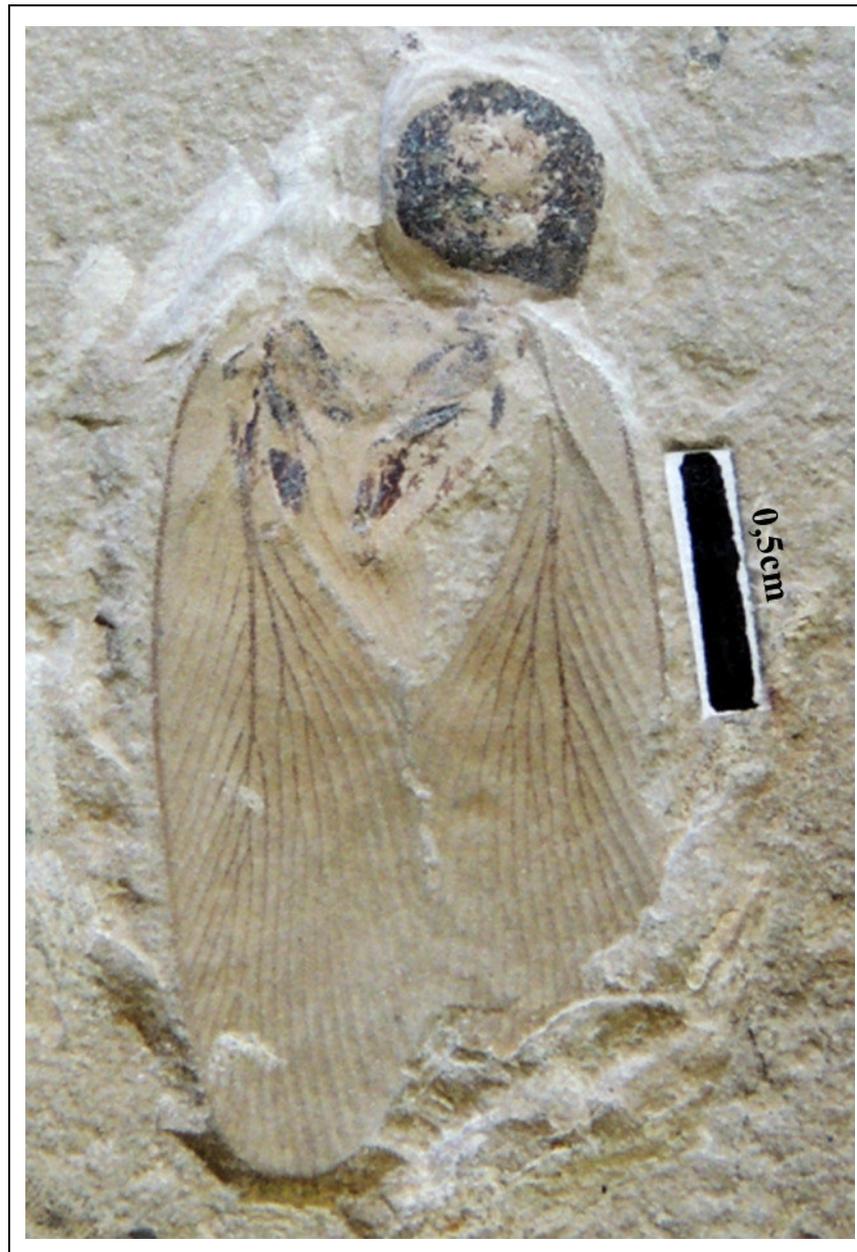
Ordem Blattodea Brunner, 1882

Família Blattidae Stephens, 1829

Subfamília *Mesoblattinopsinae* Pinto, 1989

Gênero *Mesoblattinopsis* Pinto, 1989

Figura 24 – Holótipo LP/UFC CRT-526.



Holotypus – LP/UFC CRT-526 (Fig. 24a, 24b)

Locus Typicus – Mina Pedra Branca, Nova Olinda, Ceará, Brasil.

Stratum typicum – Nível de calcário laminado, topo do Membro Crato, unidade inferior da Formação Santana, Bacia do Araripe, Aptiano/Albiano. Cretáceo Inferior, Cenozóico.

Diagnose – Barata de porte médio. Cabeça coberta pelo pronoto; pronoto circular. Área humeral muito mais curta que a área anal. Sc alongada com uma dicotomia. M ligada à R. Área anal com nervuras anais direcionadas ao encontro da *Cup+AA1* com a margem posterior.

Descrição

Corpo: Vista dorsal. Cabeça coberta pelo pronoto; pronoto circular. Restante do corpo não preservado.

Tégmina:

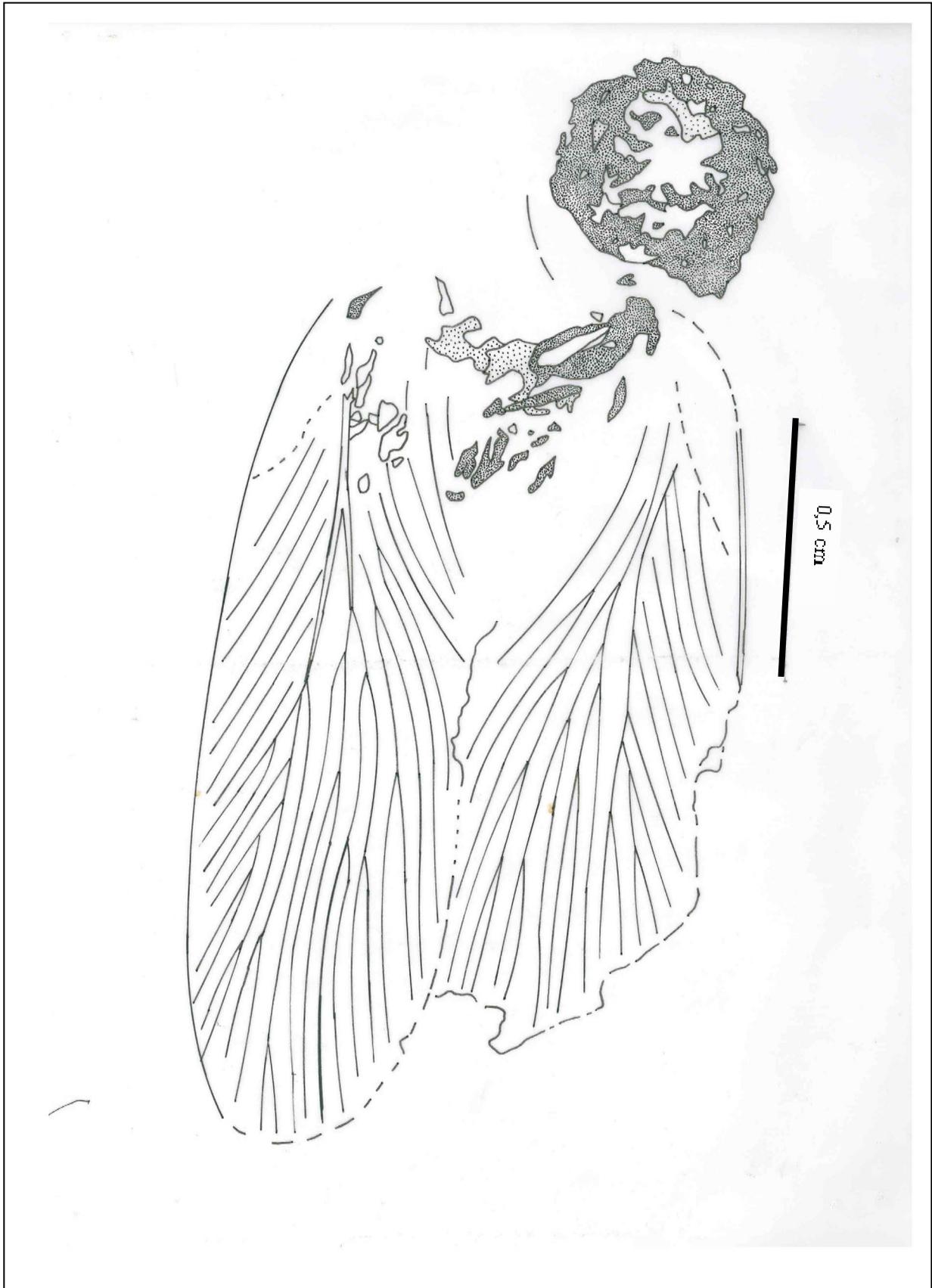
Direita – Tégmina alongada com comprimento de 13,5mm e largura 4,7mm. Margem anterior espessa e ligeiramente convexa, parcialmente preservada; margem posterior não preservada. Sc ausente. O sector radial (*Rs*) ocupa 1/3 da asa. Possui as sete primeiras nervuras simples, a oitava e a nona com uma bifurcação, décima nervura simples, décima primeira com duas divisões e décima segunda com uma. Mediana (*M*) ligada à radial no ¼ proximal da asa. *M* divide antes do encontro da *CuP+AA1* em dois ramos principais. A Mediana anterior (*Ma*) e posterior (*Mp*) dividem três vezes cada, todos os ramos atingem a margem apical. Cua simples e sigmoidal com uma bifurcação. A *vena dividens* parcialmente preservada não atinge a margem posterior da asa. A área anal possui quatro nervuras anais simples sendo a *AA2* côncava, a única paralela à *CuP+AA1*; *AA3*, *AA4* e *AA5* paralelas entre si, semi-côncavas, todas em direção à margem anterior e parcialmente preservadas.

Esquerda – Assimétrica da asa direita. Comprimento 17mm e largura 5,2mm. Margem anterior espessa, parcialmente preservada e quase reta; margem posterior não preservada. Sc parcialmente preservada com uma bifurcação. Área humeral menor que a área anal. Sector radial com os primeiros seis ramos simples, o sétimo com duas dicotomias e oitavo com uma divisão. Mediana muito bifurcada; divide antes do encontro entre a *Cup+AA1*. *Ma* com seis

divisões e *Mp* com três divisões. *CuA* com apenas uma única bifurcação, divide logo depois da primeira divisão da *M* e antes da *vena dividens*. *CuP+AA1* fina, parcialmente preservada, ligeiramente côncava. Área anal sem nervuras anais. Nervuras intermediárias e transversais ausentes em ambas as tégminas.

Discussão – O exemplar acima descrito, embora incompleto, pode ser enquadrado no gênero *Mesoblattinopsis* Pinto 1989, por possuir tégmina longa com a borda anterior quase reta, área humeral muito mais estreita que a área anal, *Sc* com ramificação, *M* ligada ao *Rs* e área anal com algumas veias diretas ao encontro da *Cup+AA1* com a margem posterior. Difere da *Mesoblattinopsis natani* Mendes 2000, por ser constituída por uma *Sc* fina e alongada com apenas uma divisão e pela ausência de veias transversais e intermediárias. Da *Mesoblattinopsis candidoi* Mendes 2000, por esta ser composta por uma *M* com cinco dicotomias, em que os seis ramos atingem o ápice da tégmina e por alguns ramos do *Sr* terem divisões, nomeadamente, o primeiro, segundo, quinto e sexto. Diverge da *Mesoblattinopsis schneider* Pinto 1989, por possuir o terceiro ramo do *Rs* simples, pela ausência de nervuras transversais e intermediárias e *M* com entre 9 a 11 ramos.

Fig. 24b - Desenho esquemático do holótipo LP/UFC CRT-526. Vista dorsal



Ordem Blattodea Brunner, 1882

Família Mesoblattinidae Handlirsch, 1906

Subfamília *Mesoblattininae* Handlirsch, 1906-1908

Gênero *Mesoblattina* Geinitz, 1880

Figura 25a – Holótipo LP/UFC CRT-653



Holotypus – LP/UFC CRT-653 (Fig. 25a, 25b)

Locus Typicus – Mina Pedra Branca, Nova Olinda, Ceará, Brasil.

Stratum typicum – Nível de calcário laminado, topo do Membro Crato, unidade inferior da Formação Santana, Bacia do Araripe, Aptiano/Albiano. Cretáceo Inferior, Cenozóico.

Diagnose – Corpo de porte médio. Área humeral muito mais reduzida que a área anal. *Sc* simples e alongada. *Sr* ocupa 1/3 da tégmina. A área anal ocupa mais de metade da asa. Sete nervuras anais.

Descrição:

Corpo – Corpo de tamanho médio, com um comprimento de 10mm aproximadamente. A cabeça não está coberta pelo pronoto. Não é possível identificar as divisões abdominais. Preservação parcial das duas pernas mesotorácicas, nomeadamente o fêmur e parte da tibia.

Tégmina:

Direita – Comprimento 9,3mm e largura 2,9mm. Margem anterior ligeiramente curvada e fina, margem posterior aproximadamente recta e margem apical não preservada. *Sc* fina, simples e alongada; área humeral muito menor que a área anal. Setor radial composta por pelo menos treze ramos, os doze primeiros simples e o décimo terceiro com apenas uma bifurcação; ocupa 1/3 da tégmina. *M* divide antes do encontro da *CuP+AA1* e depois da primeira divisão da *CuA*. *Ma* com uma bifurcação e *Mp* simples; ramos em direção à margem apical. *CuA* com pelo menos três dicotomias, divide antes do aparecimento da *R1*, ramos sigmoidais e paralelos; preservação de uma nervura intermediária. *CuP+AA1* fina e côncava encontra a margem posterior na altura do quinto ramo do setor radial. Área anal ocupando mais de metade da asa composta por sete nervuras anais, *AA2* paralela à vena *dividens* e em direção à margem posterior; restantes anais praticamente retas e em direção ao encontro da *CuP+AA1* com a margem posterior.

Discussão – O enquadramento no gênero *Mesoblattina* Geinitz 1880 se dá por possuir uma tégmina de pequeno porte, *M* livre e com base pouco curvada e um acentuado desenvolvimento da área anal. Difere da *Mesoblattina damianii* Mendes, 2011 e da *Mesoblattina fiuzai* Mendes, 2000 por estas apresentarem uma margem anterior fortemente curvada. Ao contrário da *Mesoblattina souzai* Mendes, 2011 que apresenta três divisões da *Sc*, da *Mesoblattina limai* Pinto & Puper, 1986 que é bifurcada uma vez e da *Mesoblattina martinsnetoi* Mendes, 2000 com três ramos sendo um deles espesso, o exemplar apresenta uma *Sc* alongada e simples. Diverge da *Mesoblattina labandeirai* Mendes, 2011 na medida em que *Sr* apresenta apenas dez ramos, da *souzai* Mendes, 2011 por possuir só oito, por a *Ma* ter quatro e oito dicotomias respetivamente e *Mp* ser simples em ambas. Difere também da

martinsnetoi Mendes, 2000 por ter *Ma* com cinco bifurcações e *Mp* apenas com uma e da *fiuzai* Mendes, 2000 por *Ma* ser simples e *Mp* com duas divisões. Ao contrário da *souzai* Mendes, 2011 em que *CuA* se encontra ligada à *M* no exemplar esta é livre. Diverge da *limai* Pinto & Puper e da *damianii* Mendes, 2000 por possuírem nervuras transversais.

Figura 25b - Desenho esquemático do holótipo LP/UFC CRT-653. Vista ventral



Ordem Blattodea Brunner, 1882

Família Mesoblattinidae Handlirsch, 1906

Subfamília *Mesoblattininae* Handlirsch, 1906-1908

Gênero *Mesoblattina* Geinitz, 1880

Figura 27a – Holótipo LP/UFC CRT-667.



Holotypus – LP/UFC CRT-667 (Fig. 27a, 27b)

Locus Typicus – Mina Pedra Branca, Nova Olinda, Ceará, Brasil.

Stratum typicum – Nível de calcário laminado, topo do Membro Crato, unidade inferior da Formação Santana, Bacia do Araripe, Aptiano/Albiano. Cretáceo Inferior, Cenozóico.

Diagnose – Margem anterior da tégmina quase reta. *Sc* bifurcada uma única vez. Área anal bem desenvolvida, nervuras anais simples.

Descrição

Corpo – Não é possível de identificar os fragmentos preservados.

Tégmina:

Direita – Asa alongada de comprimento 16mm e largura 7mm. Margem anterior quase reta e parcialmente preservada. *Sc* não preservada. Área humeral menor que a área anal. Setor radial com os primeiros seis ramos simples, o sétimo com uma divisão, oitavo, nono e décimo simples, décimo primeiro com quatro bifurcações, décimo segundo apenas uma, décimo terceiro simples e décimo quarto com uma divisão. *M* muito bifurcada, divide antes do encontro da *Cup+AA1*. Ocupa 1/3 da asa. *Ma* com dez dicotomias e *Mp* com apenas uma. *CuA* simples? *Vena dividens* côncava ocupando quase 1/3 da largura da asa. Nervuras anais não preservadas ou ausentes. Nervuras intermediárias e transversais ausentes.

Esquerda – Asa de comprimento e largura, 16,3mm e 5,7mm, respectivamente. Margem anterior muito pouco preservada; ausência da margem posterior e apical. *Sc* fina e com uma dicotomia, delimita uma área humeral menor que a área anal. *Sr* possui sete primeiros ramos simples; terceiro, quarto, quinto e sexto parcialmente preservados. Oitavo e nono ramo com uma bifurcação cada, décimo primeiro, segundo e terceiro, simples. Todos os ramos em direção à margem anterior. Presença de uma nervura intermediária. *M* ligada ao setor radial, divide antes do encontro da *CuP+AA1*. *Ma* divide em sete ramos, presença de uma nervura intermediária na divisão do terceiro ramo. *Mp* com duas dicotomias, ramos sigmoidais, divide depois da *Ma*. *CuA* com quatro bifurcações, divide depois da Mediana. Possui três dicotomias; presença de uma nervura transversal aquando a primeira divisão. Todos os ramos em direção à margem posterior. *Cup+AA1* côncava. Área anal ocupando

quase metade da largura da asa; três nervuras anais, AA2, AA3, AA4, fracamente preservadas e paralelas à *vena dividens*. Ausência de nervuras transversais.

Discussão – O espécime se encontra enquadrado no gênero *Mesoblattina* Geinitz 1880, por possuir M livre e base pouco curvada, acentuado desenvolvimento da área anal e tégmina de pequeno porte. Difere da *Labandeirai* Mendes 2011 por ser constituída por uma *Sc* simples, da *Souzai* Mendes 2011 e da *Martinsnetoi* Mendes 2000 por ter uma *Sc* com três dicotomias, na última um dos ramos é espesso. Ao contrário do *Sr* do espécime em que os sete primeiros ramos são simples, a *Labandeirai* Mendes 2011 possui de nove a dez ramos, o segundo e sétimo dividindo e a *Souzai* Mendes 2011 possui oito ramos como quinto, sexto e sétimo bifurcados. Diverge da *Limai* Pinto & Puper 1986 por esta possuir *M* com uma única divisão e *Ma* com duas; da *Fiuzai* Mendes 2000 com *Ma* simples e da *Damianii* Mendes 2000 com duas dicotomias. Difere da *Labandeirai* Mendes 2011 pela *CuA* ter apenas uma única divisão.

Fig. 27b - Desenho esquemático do holótipo LP/UFC CRT-667. Vista dorsal



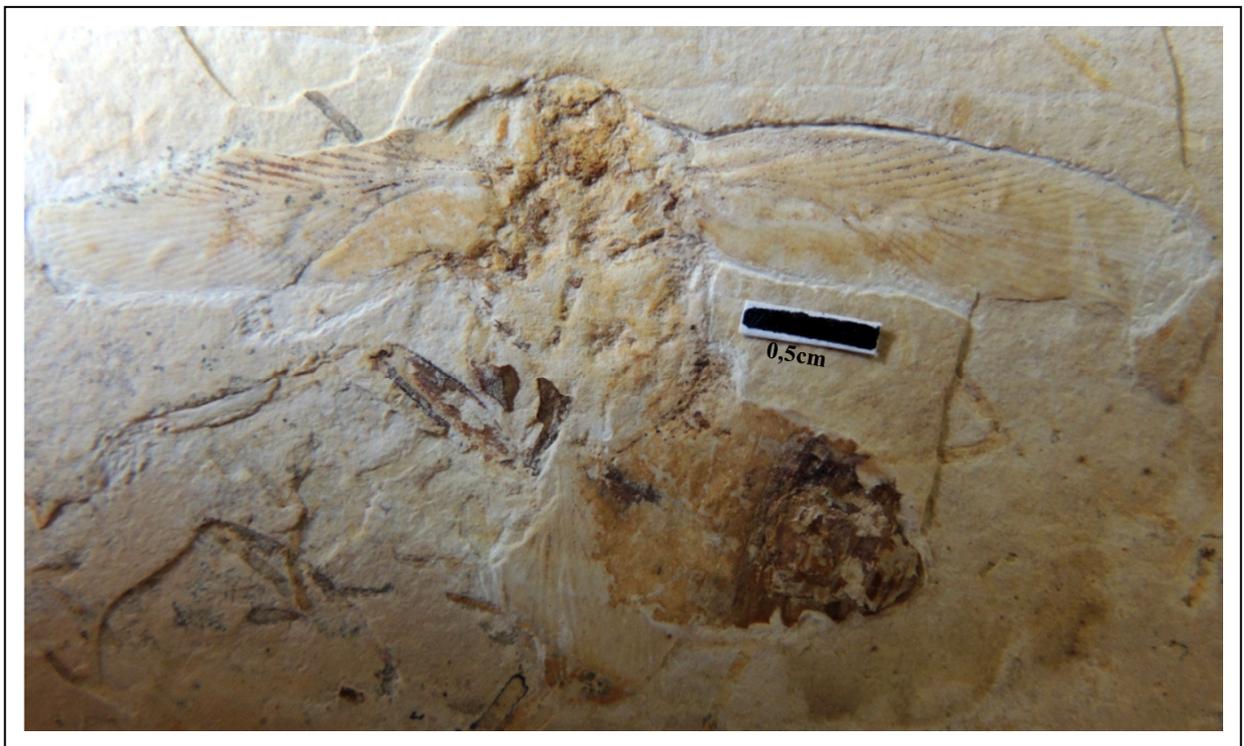
Ordem Blattodea Brunner, 1882

Família Mesoblattinidae Handlirsch, 1906

Subfamília *Mesoblattininae* Handlirsch, 1906-1908

Gênero *Mesoblattina* Geinitz, 1880

Figura 28a – Holótipo 692



Holotypus – LP/UFC CRT-692 (Fig. 28a, 28b)

Locus Typicus – Mina Pedra Branca, Nova Olinda, Ceará, Brasil.

Stratum typicum – Nível de calcário laminado, topo do Membro Crato, unidade inferior da Formação Santana, Bacia do Araripe, Aptiano/Albiano. Cretáceo Inferior, Cenozóico.

Diagnose – Barata de tamanho médio. Vista ventral. Cabeça não está coberta pelo pronoto. Fêmur com três espinhos longos. Área humeral muito mais reduzida que a área anal. *M* e *CuA* livres. *M* dividida em vários trajetos e *CuA* com os ramos direcionados para a margem posterior.

Descrição:

Corpo – Barata de tamanho médio. A cabeça não está coberta pelo pronoto. Porção torácica muito pouco preservada; não são identificáveis as suas divisões. As pernas mediana e posterior esquerdas estão parcialmente preservadas, na mediana encontra-se parte do fêmur e da tíbia com três espinhos longos; na posterior observa-se o fêmur e a impressão da tíbia. O abdômem encontra-se desarticulado do resto do corpo; uma hipótese é o tempo de soterramento ter sido mais demorado. Tem nove segmentos distinguíveis.

Tégmina:

Direita – Asa com comprimento aproximado de 18mm de comprimento e 5mm de largura. Margens não preservadas. *Sc* com uma bifurcação delimita uma área humeral de pequeno tamanho. O setor radial conta com doze dicotomias; seis primeiros ramos simples, sétimo com uma divisão próxima à margem apical, oitavo ramo simples, nono com duas bifurcações, décimo com apenas uma e décimo primeiro e décimo segundo simples. *M* tem a sua primeira dicotomia antes do encontro da *CuP+AA1*, *Ma* com oito bifurcações e *Mp* simples em direção à margem posterior. A *CuA* com duas divisões, sendo a primeira provavelmente na mesma altura da primeira divisão de *Ma* e a segunda no encontro da *CuP+AA1* com a margem posterior. A *vena dividens* delimita uma área anal que ocupa mais de metade da largura da asa. Área anal com onze ramos, os três primeiros côncavos e paralelos entre si em direção ao encontro da *CuP+AA1* com a margem posterior, ramos *AA4*, *AA5* e *AA6* retos e paralelos entre si e os demais côncavos, também paralelos entre si; provavelmente paralelos à margem posterior.

Esquerda – Nenhuma das margens foi preservada. Presença de *Sc* fina e simples, que delimita uma área humeral muito menor que a área anal. Tem um comprimento de 18,3mm e largura de 5,5mm. O setor radial é constituído pelo menos por treze ramos, todos eles aproximadamente paralelos entre si. Os seis primeiros ramos simples, o sétimo com duas dicotomias próximas à margem apical, oitavo, nono, décimo e décimo primeiro ramos simples, décimo segundo e décimo terceiro com uma bifurcação cada. *M* divide-se antes do encontro da *CuP+AA1*. A porção anterior possui sete dicotomias enquanto que a posterior têm apenas duas; todas provavelmente atingindo a margem apical. A *CuA* divide duas vezes em direção à margem posterior. A área anal ocupa mais de metade da largura da tégmina e possui pelo menos cinco nervuras, todas elas paralelas e convergindo para a margem posterior.

Discussão – O enquadramento no gênero *Mesoblattina* Geinitz 1880 se dá por possuir *M* livre e pouco curvada e um acentuado desenvolvimento da área anal; área humeral muito reduzida. Difere da *Mesoblattina martinsnetoi* Mendes 2000 e da *Mesoblattina souzai* Mendes 2011 por estas possuírem a *Sc* com três dicotomias e da *Mesoblattina labandeirai* Mendes 2011 por *Sc* ser simples. Diverge da *Mesoblattina damianii* Mendes 2000 na medida em que, *M* possui no mínimo nove bifurcações e não três. Da *Mesoblattina fiuzai* Mendes 2000 pela *Ma* dividir sete vezes e *Mp* duas. Da *Mesoblattina souzai* Mendes 2011 por esta possuir *CuA* ligada à *M* ao contrário do exemplar em que *CuA* é livre. Anais bifurcadas e não simples. Ao contrário da *Mesoblattina limai* Pinto & Puper 1986 não são encontradas nervuras transversais na tégmina.

Figura 28b - Desenho esquemático do holótipo LP/UFC CRT-692. Vista ventral.



5.2 Tabelas

Gênero *Blattulopsis* Pinto, 1990

O gênero *Blattulopsis* Pinto, 1990 enquadra-se dentro das seguintes características:

- *Sc* longa e simples atingindo metade do comprimento da tégmina;
- Ramos iniciais do *Sr* simples, ramos terminais varias vezes bifurcados;
- *M* dividida após o limite da área anal.

Figura 30 - *Blattulopsis beckeri* Mendes, 2000.



Fonte: Mendes, 2000.

Tabela 2 – Quadro das espécies descritas para o gênero *Blattulopsis* Pinto, 1990.

	<i>Blattulopsis povoi</i> , Pinto 1990	<i>Blattulopsis beckeri</i> , Mendes 2000	Holótipo LP/UFC CRT - 656
Cabeça e Pronoto	Cabeça parcialmente coberta pelo pronoto Pronoto de formato elíptico	S/I	Cabeça parcialmente coberta pelo pronoto
Margem anterior e posterior	S/I	Ligeiramente convexa Reta	MA anterior quase reta e espessa
AH e AA	S/I	AH < AA Nervuras transversais	AH < AA
Sc	Longa, simples, atingindo metade do comprimento da tégmina	Simple e mais grossa que as restantes nervuras, percorrendo cerca de 1/3 do comprimento e terminando na altura do ápice do fim da CuP	Sc fina e com uma bifurcação
Rs	Oito ramos simples e os ramos principais bifurcados	Forma sigmoide ocupa mais de metade da largura Sete primeiros ramos simples, 8º e 9º com duas dicotomias	Pelos menos treze ramos, sete primeiros simples, restantes simples ou com apenas uma dicotomia. Ocupa menos da metade da largura da asa
M	Bifurcada depois do limite da área anal O ramo anterior simples e o posterior duas vezes ramificado, direcionado para a margem apical	Paralela à borda posterior, com uma ramificação na altura do encontro da CuP com a margem Todos os ramos atingem o ápice da tégmina	Divide apenas uma vez, na altura do 4to ramo do Rs e antes do encontro da CuP+AA1
CuA	Cinco ramos inclinados para a frente e para a margem posterior	Descreve uma curva com forma sigmoide e ramifica-se duas vezes, formando três ramos paralelos A 1ª ramificação ocorre imediatamente anterior à bifurcação da M	CuA com quatro ramos, divide antes do encontro da CuP+AA1 e da primeira divisão de M
CuP + AA1	S/I	CuP fortemente	Fortemente curvada,

Nervuras Anais		inclinada, atingindo a margem posterior em um ângulo menor a 60° Cinco anais simples que não chegam até à margem	ligeiramente reta no início. Direcionada para a margem posterior Sem nervuras anais
Espinhos	Fêmur mediano com espinhos na borda posterior Tíbia mediana e posterior com espinhos grandes nas duas bordas	S/I	S/I

Gênero *Mesoblattinopsis* Pinto, 1989

O gênero *Mesoblattinopsis* Pinto, 1989 enquadra-se dentro das seguintes características:

- Tégmina longa e estreita, margem anterior e posterior quase reta e paralela;
- Comprimento da área humeral muito mais curta que área anal;
- *Sc* com ramificação;
- Origem de *R* quase reta com alguns ramos paralelos anteriores e longo ramo posterior apical;
- *M* ligada à *R* no $\frac{1}{4}$ proximal da asa, ramificando várias vezes;
- *CuA* independente ramificando justamente antes da *M*;
- *CuP* pronunciada e curvada;
- Área anal com algumas veias diretas à *CuP* e outras à margem posterior;
- Veias transversais e nervuras intermediárias presentes.



Figura 29 - *Mesoblattinopsis candidoi* Mendes, 2000.

Tabela 2 – Quadro das espécies descritas para o gênero *Mesoblattinopsis* Pinto, 1989.

	<i>Mesoblattinopsis candidoi</i> , Mendes 2000	<i>Mesoblattinopsis natani</i> , Mendes 2000	<i>Mesoblattinopsis schneideri</i> , Pinto 1989	Hólotipo LP/UFC CRT - 526
AH e AA	AH muito mais curta que AA	AH muito mais curta que AA	AH muito mais curta que AA	AH muito mais curta que a AA
Sc	Bastante espessa Uma ramificação A base é mais espessa que o resto	Espessa com quatro ramificações	Não é espessa Uma ramificação	Fina com uma ramificação
Rs	1°, 2°, 5° e 6° ramos bifurcados	3° ramo simples	Apenas o 3° ramo tem dicotomia	Primeiros seis ramos simples, o resto com pelo menos uma dicotomia
M	Seis ramos atingem o ápice da tégmina Ligada à R	Seis ramos chegando à margem posterior Ligada à R	Doze ramos Ligada à R	Pelo menos nove ramos direcionados para o ápice da tégmina Ligada à R
Ma e Mp	S/I	MA quase reta	S/I	<i>Ma</i> e <i>Mp</i> com pelo menos três divisões
CuA	S/I	S/I	S/I	Sigmoidal com uma bifurcação Quatro nervuras anais paralelas entre si.
CuP + AA₁ Nervuras Anais	S/I	S/I	S/I	Fina, ligeiramente côncava
Transversais e Intermediárias	Presentes	Presentes	Presentes	Não preservadas

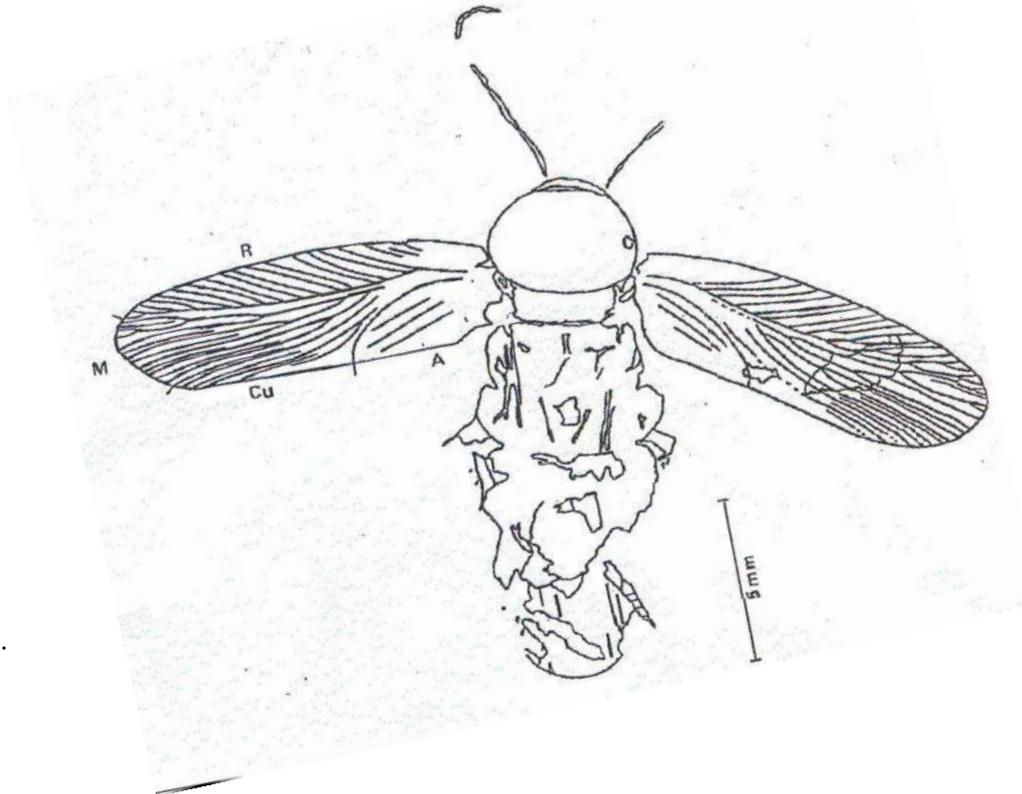
Espinhos	Grandes nas duas bordas	Tíbia posterior com espinhos nas duas bordas	Tíbia posterior com espinhos grandes somente na porção inicial e mais alguns distribuídos irregularmente na borda posterior	S/I
-----------------	-------------------------	--	---	-----

Gênero *Mesoblattina* Geinitz, 1880

O gênero *Mesoblattina* Geinitz, 1880 enquadra-se dentro das seguintes características:

- Tégmina de pequeno tamanho;
- M livre e com a base pouco acentuada;
- Acentuado desenvolvimento da área anal.

Figura 31 - *Mesoblattina martinsnetoi* Mendes, 2000.



Fonte: Mendes, 2000.

Tabela 4 – Quadro das espécies descritas para o gênero *Mesoblattina* Geinitz, 1880.

	<i>Mesoblattina souzai</i> , Mendes 2011	<i>Mesoblattina labandeirai</i> , Mendes 2011	<i>Mesoblattina limai</i> , Pinto & Puper 1986	<i>Mesoblattina fiuzai</i> , Mendes 2000	<i>Mesoblattina martinsnetoi</i> , Mendes 2000	<i>Mesoblattina damianii</i> , Mendes 2000
Cabeça e Pronoto	Cabeça coberta pelo pronoto Pronoto circular	Cabeça coberta pelo pronoto Pronoto subcircular lateralmente expandido	Pronoto subcircular lateralmente expandido	A cabeça não está totalmente coberta pelo pronoto	Cabeça não totalmente coberta pelo pronoto Pronoto subcircular lateralmente expandido	Cabeça coberta pelo pronoto Pronoto subcircular lateralmente expandido
Margem anterior e posterior	Margem anterior ligeiramente curvada Margem posterior reta	Margem anterior ligeiramente curvada Margem posterior reta	S/I	Margem anterior fortemente curvada S/I	Margem anterior fracamente côncava Margem posterior reta	Margem anterior fortemente curvada Margem posterior reta
AH e AA	AH < AA	AH curta < AA	AA desenvolvida	AH < AA	Marcado desenvolvimento da área anal	S/I AA desenvolvido
Sc	Três divisões	Simples	Bifurcada	S/I	Três ramos, um espesso	Reduzida, ramo reto

<i>Rs</i>	Oito ramos: 5° com uma divisão 6° com três divisões 7° com cinco divisões	Assimétrico D: dez ramos: 2°, 7° e 9° dividindo uma vez e 8° dividindo três vezes E: nove ramos: 8° e 9° dividindo duas vezes cada	Oito a onze ramos, alguns bifurcados	Ramos quase retos oblíquos ocupando menos de metade da largura, com os terminais bifurcados, alguns mais de uma vez	Assimétrica D: os três últimos ramos dividem antes do encontro com a margem anterior Apenas o último ramo divide	Ramos quase retos oblíquos, ocupando menos de metade da largura da asa Ramos terminais com bifurcação, alguns mais de uma vez
<i>M</i>	Divide em <i>Ma</i> e <i>Mp</i> antes do encontro da <i>CuP</i> + <i>AA</i> ₁ com a margem posterior	<i>M</i> divide antes do encontro da <i>CuP</i> + <i>AA</i> ₁ na altura do 3° ramo do <i>Rs</i>	<i>M</i> com uma única bifurcação com exceção do 1° que apresenta duas bifurcações <i>M</i> livre	Mínimo dois ramos, chegando até ao ápice da tégmina	<i>M</i> livre correndo paralela à <i>R</i> , com três ramos simples	<i>M</i> livre correndo paralela à <i>R</i> , com três ramos simples O 1° divide duas vezes
<i>Ma e Mp</i>	<i>Ma</i> com oito divisões formando dez ramos paralelos à margem posterior <i>Mp</i> simples	<i>Ma</i> divide quatro vezes, 1ª anterior ao encontro da <i>CuP</i> + <i>AA</i> ₁ <i>Mp</i> simples e paralela à <i>Ma</i>	S/I	<i>Ma</i> simples <i>Mp</i> com duas divisões	<i>Ma</i> com cinco divisões formando seis ramos, 1ª divisão imediatamente após o encontro da <i>CuP</i> + <i>AA</i> ₁ <i>Mp</i> com uma bifurcação	<i>Ma</i> divide duas vezes <i>Mp</i> simples paralela à <i>Ma</i>

<i>CuA</i>	Ligada à <i>M</i> e com três divisões formando quatro ramos paralelos à <i>M</i>	Paralela à <i>M</i> e com apenas uma divisão anterior à <i>CuP + AA₁</i>	Duas divisões formando três ramos <i>CuA</i> livre	S/I	S/I	Paralela à <i>M</i>
<i>CuP</i> <i>CuP + AA₁</i> Nervuras Anais	<i>CuP + AA₁</i> encontra-se com a margem posterior em um ângulo de 70° 2° e 3° de anais bifurcadas pelo menos uma vez	Encontro da <i>CuP + AA₁</i> com a margem posterior em um ângulo de 70° Anais simples	Anais simples	S/I	<i>CuP</i> encontra-se com a margem num círculo quase reto Anais simples	S/I Anais simples
Transversais e Intermediárias	S/I Intermediárias presentes	S/I Intermediárias presentes	Transversais presentes Intermediárias presentes	S/I Intermediárias presentes	Transversais ausentes Intermediárias presentes	Transversais presentes S/I
Espinhos	S/I	Tíbia posterior com espinhos grandes nas duas bordas	Fêmur posterior com espinhos pequenos	Fêmur posterior e tíbia posterior com espinhos	Fêmur posterior com espinho no joelho	Tíbia anterior e posterior com espinhos grandes nas duas bordas Fêmur posterior com espinho no joelho

	Holótipo LP/UFC CRT 653	Holótipo LP/UFC CRT-667	Holótipo LP/UFC CRT - 692
Cabeça e Pronoto	S/I	S/I	Cabeça não está coberta pelo pronoto
Margem anterior e posterior	Margem anterior ligeiramente curvada Margem posterior quase reta	Margem anterior quase reta S/I	S/I
AH e AA	AH < AA	AH < AA	AH < AA
Sc	Alongada e simples	Simple, fina e com uma dicotomia	Sc fina e simples
Rs	Doze primeiros ramos simples, décimo terceiro com apenas uma bifurcação	Com pelos menos catorze dicotomias, sete primeiros ramos simples, restantes na sua maioria bifurcados	Com pelo menos treze ramos; seis primeiro simples.
M	Sigmoidal. Divide antes do encontro de <i>CuP+AA1</i> ; tem pelo menos seis dicotomias	Muito bifurcada, divide antes do encontro da <i>CuP+AA1</i> . Ocupa 1/3 da asa	Divide antes do encontro da <i>CuP+AA1</i>
Ma e Mp	<i>Ma</i> divide pelo menos duas vezes, a primeira divisão na altura do 3ro ramo do <i>Sr</i> Ramos em direção à margem apical <i>Mp</i> com quatro bifurcações	<i>Ma</i> com dez divisões <i>Mp</i> com pelos menos uma dicotomia, ramos sigmoidais, divide depois de <i>Ma</i>	<i>Ma</i> com oito divisões <i>Mp</i> com duas provavelmente atingindo a margem apical
CuA	Quatro ramos em direção à margem posterior Nervura intermediária	Quatro bifurcações; divide depois de <i>M</i>	Duas dicotomias, sendo a primeira na mesma altura da divisão de <i>M</i> e a segunda no entro de <i>CuP+AA1</i> com a margem posterior

<i>CuP + AA1</i> Nervuras Anais	Fortemente curvada num angulo de aproximadamente 45° Sete anais simples, a primeira em direção à margem posterior, restantes em direção ao encontro da <i>CuP+AA1</i>	Côncava ocupando quase 1/3 da largura da asa Três anais paralelas à <i>vena dividens</i>	Ocupa mais de metade da largura da asa Onze anais, três primeiros côncavos e paralelos entre si em direção ao encontro da <i>CuP+AA1</i> com a margem posterior, restantes curvados e paralelos entre si
Transversais e Intermediárias	S/I Intermediárias presentes	Transversais presentes Intermediárias presentes	S/I
Espinhos	S/I	S/I	Fêmur com três espinhos longos

5.3 Considerações finais

As baratas têm-se afirmado com uma significativa presença de corpos fósseis na paleontofauna Sul-americana. Após o estudo bibliográfico e resultados conseguidos neste trabalho, com classificação taxonômica de cinco Blattodea fósseis provenientes do Membro Crato da Bacia do Araripe, se observa que o número de espécies descritas para América do Sul sobe de 42 (41: *Aissoblatta sp*) exemplares para 47.

O gênero *Mesoblattinopsis* Pinto 1989, passa agora a contar com mais uma nova espécie subindo para quatro o número de exemplares descritos, reforçando o seu carácter endêmico. O gênero *Blattulopsis* Pinto 1990, aumenta para três o número de fósseis descritos, e embora aumente em quantidade, não é exclusivo da região. Já no gênero *Mesoblattina* Geinitz 1880, observa-se com a descrição de três exemplares, um aumento de seis para nove as espécies descritas, tornando-se assim o grupo mais abundante e diversificado.

V. BIBLIOGRAFIA

ARAI, M.; COIMBRA, J. C. 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*, v. 1, n. 1990. p. 225-239.

ASSINE, M.L. **Sedimentação e Tectônica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. 1990. 124 p. Dissertação de Mestrado – IGCE/UNESP, Rio Claro, 1990.

ASSINE, M.L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 22(3), p. 289-300, 1992.

ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.

BEURLEN, K. A geologia da Chapada do Araripe. **Anais Academia Brasileira de Ciências**, v. 34(3), p. 365-370, 1962.

BEURLEN, K. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, 17., 1963, Recife, Anais... Recife: SBG/SUDENE, 1963. p. 47. (Suplemento).

BEURLEN, K. Novos equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 38, n. 3-4, p. 455, 1966.

BEURLEN, K.; MABESOONE, J. M. Bacias cretáceas intracontinentais do Nordeste do Brasil. **Not. Geomorfol.**, 9(18): 19-34, 1969.

BEURLEN, K. As Condições Ecológicas e Faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais Acad. Bras. Ciências**. Rio de Janeiro. 43 (supl): 411-415, 1971.

BOCHAROVA-MESSNER, O. M. Development of the wing in the early postembryonic stage in the ontogeny of dragonflies (order Odonata). **Institut Morfologii Zhitelnych Imeni Severtsova**, v. 27, p. 187-200, 1959.

BRAUN, O. P. G. Estratigrafia dos Sedimentos da parte interior da Região Nordeste do Brasil (bacias de Tucano-Jatobá, Mirandiba e Araripe). **Dep. Nac. Prod. Min.**, Bol nº 236, 75p., 1966.

BRETT, C. E.; BAIRD, G. C. Middle Devonian sedimentary cycles and sequences in the northern Appalachian Basin. **Special Papers-Geological Society of America**, p. 213-242, 1996.

BRITO, I. M. Bacias sedimentares e formações pós-paleozóicas do Brasil. **Interciência**, 1979.

BRITO NEVES, B.B. A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, v. 1, p. 21-33, 1990.

BRODSKY, A. K. The evolution of insect flight. **Oxford University Press Inc.**, New York, 229p., 1994.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 1990.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J.; HAVER, N. J. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts. 2003.

BUDD, G. E.; BUTTERFIELD, N. J.; JENSEN, S. Crustaceans and the "Cambrian Explosion". **Science**, v. 294, n. 5549, p. 2047-2047, 2001.

CAMPOS, D. de A.; KELLNER, A. W. A. Um novo exemplar de Anhanguera blittersdorffi (Reptilia, Pterosauria) da formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *In*: IX CONGRESSO BRASILEIRO PALEONTOLOGIA, v. 13, 1985.

CARLE, F. L. Thoughts on the origin of insect flight. **Entomological news**, 1982.

CARPENTER, F. M. Carboniferous insects from Pennsylvania in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. **Carnegie Museum**, 1934.

CARVALHO, M. S. S. de; SANTOS, M. E. C. M. Histórico das pesquisas paleontológicas na bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 28, n. 1, p. 15-34, 2005.

CAVALCANTI, V. M. M.; VIANA, M. S. S. Faciologia dos sedimentos não-lacustres da formação Santana (Cretáceo Inferior da bacia do Araripe, Nordeste do Brasil). *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, v. 1, n. 1990, p. 193-202, 1990.

CHAGAS, D. B. **Litoestratigrafia da Bacia do Araripe: reavaliação e propostas para revisão**. 2006. 112 f. il. Tese (Mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2006.

COIMBRA, J. C.; ARAI, M.; CARREÑO, A. L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. **Geobios**, v. 35, n. 6, p. 687-698, 2002.

COMSTOCK, J. H. Introduction to Entomology. **Comstock Publ. Co. Inc.**, Ithaca, N.Y., p. 17, 1950.

COMSTOCK, J. H.; NEEDHAM, J. G. The wings of insects. Chapter III. The specialization of wings by reduction. **The American Naturalist**, v. 32, n. 376, p. 231-257, 1898.

DELLA FÁVERA, J. C. Tempestades como agentes de poluição ambiental e mortandade em massa no passado geológico: caso das Formações Santana (Bacia do Araripe) e Irati (Bacia do Paraná). **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 1, n. 2, p. 239-240, 1987.

DOVE, H.; STOLLEWERK, A. Comparative analysis of neurogenesis in the myriapod *Glomeris marginata* (Diplopoda) suggests more similarities to chelicerates than to insects. **Development**, v. 130, n. 10, p. 2161-2171, 2003.

ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A. New light shed on the oldest insect. **Nature**, v. 427, n. 6975, p. 627-630, 2004.

FAMBRINI, G. L. *et al.* Estratigrafia, arquitetura deposicional e faciologia da formação Missão Velha (Neojurássico-Eocretáceo) na área-tipo, bacia do Araripe, nordeste do Brasil: exemplo de sedimentação de estágio de início de rifte a clímax de rifte. **Revista do Instituto de Geociências**. Geologia USP, Série Científica, São Paulo, v. 11, n. 2, p. 55-87, agosto 2011.

GASPARY, J.; DOS ANJOS, N. da F. R. Estudo Hidrogeológico de Juazeiro do Norte-Ceará. Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste, Divisão de Documentação, 1964.

GEINITZ, F. Eugen. Der Jura von Dobbertin in Mecklenburg und seine Versteinerungen. **Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft**, p. 510-535, 1880.

GIRIBET, G.; RIBERA, C. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. **Cladistics**, v. 16, n. 2, p. 204-231, 2000.

GLENNER, H. *et al.* Evolution. The origin of insects. **Science**, v. 314, n. 5807, p. 1883-1884, 2006.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. Evolution of the Insects. **Cambridge University Press**, 2005.

HAMILTON, K.G. A. The insect wing, Part I. Origin and development of wings from notal lobes. **Journal of the Kansas entomological Society**, p. 421-433, 1971.

HANDLIRSCH, A. Geschichte, Literatur, Technik, Palaontologie, Pkylogenie, Systematik. Handbuch Der Entomologie. Band III. Schoder. C. (Ed, Fischer, Jena). 3:117-306. 1920-1921.

HASHIMOTO, A. T.; APPI, C. J.; SOLDAN, A. L.; CERQUEIRA, J. R. O Neo-Alagoas nas Bacias do Ceará, Araripe e Potiguar (Brasil): Caracterização Estratigráfica e Paleoambiental. **Rev. Bras. Geoc.**, 17(2):118-122, 1987.

HEIMHOFER, U. *et al.* Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, Northeastern Brazil). **Sedimentology**, v. 57, p. 677-694, 2010.

HENNIG, W. *et al.* Insect phylogeny. **John Wiley & Sons Ltd.** 1981.

JARZEMBOWSKI, E. A. Fossil cockroaches or pinnule insects?. **Proceedings of the Geologists' Association**, v. 105, n. 4, p. 305-311, 1994.

KINGSOLVER, J. G.; KOEHL, M. A. R. Selective factors in the evolution of insect wings. **Annual review of entomology**, v. 39, n. 1, p. 425-451, 1994.

KUKALOVÁ-PECK, J. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis as documented by the fossil record. **Journal of Morphology**, 156: 53-126, 1978.

KUKALOVÁ-PECK, J. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. **Canadian Journal of Zoology**, v. 61, n. 7, p. 1618-1669, 1983.

KUKALOVÁ-PECK, J. Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemera). **Canadian Journal of Zoology**, v. 63, n. 4, p. 933-955, 1985.

KUKALOVÁ-PECK, Jarmila. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). **Canadian Journal of Zoology**, v. 65, n. 10, p. 2327-2345, 1987.

KUKALOVÁ-PECK, Jarmila. Fossil history and the evolution of hexapod structures. **The insects of Australia**, v. 1, p. 141-179, 1991.

KUKALOVÁ-PECK, J. Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. Arthropod relationships. **Springer Netherlands**, p. 249-268, 1998.

LABANDEIRA, C. C. Insects and other hexapods. **Encyclopedia of paleontology**, v. 1, p. 603-624, 1999.

LAURENTIAUX, D. La probléme de blattes paleózoiques à ovipositeur Extremné. **Annales de Paléontologie**, Paris, 37:185-196, 1951.

LAURENTIAUX, D. Le pliement de líale metathoracique des blattes et son evolution, C.R. **Acad. Sci.**, Paris, 250:234-236, 1960.

LEONARDI, G.; BORGOMANERO, G. Sobre a possível ocorrência de Ornithischia na Formação Santana, Chapada do Araripe (Ceará). **Brazilian Journal of Geology**, v. 11, n. 1, p. 1-4, 1981.

LIMA, M.R. O paleoambiente deposicional da Formação Santana (Grupo Araripe) segundo evidências palinológicas. *In*: CONOR. BRAS. GEOL., 30., 1978, Recife, **Anais...** Recife: SBG, v. 2, p. 970-974, 1978.

MABESOONE, J.M.; TINOCO, LM. Paleocology of Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil). **Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeocol.**, 14(2):87-118, 1973.

MALLATT, J.; GIRIBET, G. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 40, n. 3, p. 772-794, 2006.

MARGULES, C.R; PRESSEY, R.I. Systematic conservation planning. **Nature**, 405: 243-253, 2000.

MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Palaeontology**, v. 31, n. 1, p. 1-18, 1988.

MARTILL, D. M. The significance of the Santana Biota. *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, I, 1990, Crato, Atas, URCA: Crato, 1990. p. 241-252.

MARTINS-NETO, R. G. Paleartropodologia Aplicada. Universidade de Guarulhos (Ed). São Paulo, 1990. p. 178.

MARTINS NETO, R. G.; MENDES, M. The Fonseca Formation paleontomofauna (Fonseca Basin, Oligocene of Minas Gerais State, Brazil) with description of new taxa. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 25, n. 55, p. 27-33, 2002.

MARTINS-NETO, R. G. Estágio atual da paleartropodologia Brasileira: hexápodes, miriápodes, crustáceos (Isopoda, Decapoda, Eucrustacea e Copepoda) e quelicerados. **Arquivos do Museu Nacional**, 63(3), 471-494, 2005.

MARTINS-NETO, R. G.; MANCUSO, A. C.; GALLEGO, O. F. The Triassic insect fauna from Argentina. Blattoptera from the Los Rastros Formation (Bermejo Basin), La Rioja Province. **Ameghiniana**, v. 42, n. 4, p. 705-723, 2005.

MEDEIROS, R. A. Estratigrafia da Chapada do Araripe-o estado de arte. *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, v. 1. 1990. p. 43-51.

MENDES, M. An attempt at taphonomic simulation in blattopteras from Araripe (Lower Cretaceous) from the NE of Brasil. *In*: PROCEEDINGS OF THE FIRST INTERNATIONAL PALEONTOLOGICAL CONFERENCE, 1999, Moscow, 1999. p. 99-101.

MENDES, M. Novas Baratas (Insecta, Blattodea) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Revista Universidade de Guarulhos – Geociências**, v(6): 25-35, 2000.

MENDES, M. An Attempt at taphonomic simulation in Blattopteras from Araripe (Lower Cretaceous) from the NE of Brazil. In: PROCEEDINGS OF THE FIRST INTERNATIONAL PALEONTOLOGICAL CONFERENCE, 1999, Moscow.

MENDES, M.; PINTO, I. D. The first findings of Blattodea (Insecta, Blattidae) from the Fonseca Formation, Oligocene period, Minas Gerais, in the South East Brazil. **Acta Geologica Leopoldensia**, São Leopoldo, v. 24, n. 52/53, p. 283-290, 2001.

MENDES, M. **Taxonomia e Tafonomia de Blattodeas do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior, Nordeste do Brasil**. 2002. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, 2002.

MENDES, M.; COELHO, L. A. Novas baratas (Insecta, Blattodea, Blattidae) da Formação Santana, Cretáceo Inferior, Nordeste do Brasil. **Paleontologia: Cenários de Vida**, v. 1, p. 457-465, 2007.

NEUMANN, V. H. *et al.* Ambiente sedimentar e fácies da seqüência lacustre Aptiana-Albiana da bacia do Araripe, NE do Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, v. 6, 2002. p. 37-41.

NEUMANN, V. H. *et al.* Organic matter composition and distribution through the Aptian–Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **International Journal of Coal Geology**, v. 54, n. 1, p. 21-40, 2003.

PONTE, F. C.; APPI, C. J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: CONOR. BRAS. GEOL., 36., 1990, Natal. **Anais...** Natal: SBG, v. 1, 1990. p. 211-226.

PONTE, F. C.; PONTE FILHO, F. C. Evolução Tectônica e Classificação da Bacia do

Araripe. *In*: BOL. 4º SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 1996, Águas de São Pedro-SP. Rio Claro: UNESP, 1996. p. 123-133.

PRICE, L. I. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil. **Acad. Bras. Oknc.**, 43, Supl.: 451-461, 1971.

QUARTAU, J. A. An overview of the paranotal theory on the origin of the insect wings. **Inst. de zoologia" Dr. Augusto Nobre"**, Fac. de Ciências do Porto, 1986.

QUARTAU, J. A. Sobre a Origem das Asas dos Insetos. Professor Germano da Fonseca Sacarrão (1914-1992), p. 215, 1994.

REGIER, J. C.; SHULTZ, J. W. Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. **Molecular Biology and Evolution**, v. 14, n. 9, p. 902-913, 1997.

REGIER, J. C.; SHULTZ, J. W.; KAMBIC, R. E. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1561, p. 395-401, 2005.

REHN, J. W. H. Classification of the Blattaria as indicated by their wings (Orthoptera). **American Entomological Society**, 1951.

ROBERTSON, R. M; PEARSON, K. G; REICHERT, H. Flight interneurons in the locust and the origin of insect wings. **Science**, 217: 177-179, 1982.

RODENDORF, B. B. Padrão das nervuras nas asas dos insetos e a sua importância para a sistemática. **Pesquisas da Academia de Ciências da SSSR**, 2:199-203, 1948.

RODENDORF, B. B. *et al.* Palaeozoic insects from the Kuznez basin. **Trudy paleont. Inst.**, v. 85, p. 1-705, 1961.

RODENDORF, B. B. Fundamentals of Paleontology-reference book for Paleontologists and Geologists: Arthropods, Tracheates, and Chelicerates. *In: ACAD. SCI. USSR MOSCOW*, p. 123, 1962.

ROSS, A. J.; JARZEMBOWSKI, E. A. Arthropoda (Hexapoda; Insecta). **The fossil record**, v. 2, p. 363-426, 1993.

SCHNEIDER, J. Die Blattodea (Insecta) des Paläozoikums. **Teil 1: Systematik, Ökologie und Biostratigraphie. Freiburger Forschungshefte C**, v. 382, p. 106-145, 1983.

SCUDDER, S. H. Revision of the American fossil cockroaches, with descriptions of new forms. **US Government Printing Office**, 1895.

SILVA SANTOS, R.; VALENÇA, J. G. A Formação Santana e sua paleoictiofauna. **Anais Academia Brasileira de Ciências**, 40 (3): 339-360, 1968.

SMALL, H. I. Geologia e Suprimento de Água Subterrânea no Piauí e Parte do Ceará. **Insp. Obras Contra Secas**, Recife, 80 p. (Publicação 25), 1913.

SOARES, L. P. et al. Paleobiologia e Evolução: o potencial do registro fossilífero brasileiro. **Revista Espinhaço**, UFVJM, 2(1), 24-40, 2013.

TILLYARD, R. J. Mesozoic insects of Queensland. No. 6. Blattoidea. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, Sidney, 44:357-382, 1919.

TOMS, R. B. Were the first insects terrestrial or aquatic?. **South African Journal of Science**, 80: 319-323, 1984.

TOWER, W. L. The origin and development of the wings of Coleoptera. Gustav Fischer. 1903.

TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. Estudo dos insetos. Cengage Learning, São Paulo. 2011.

VISHNYAKOVA, V. N. Jurassic cockroaches of the new family Blattulidae from Siberia. **Paleontologische Zeitschrift**, Moscow, 2:69-79, 1982.

WALOSSEK, D. The upper Cambrian Rehbachiella and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. **Lethaia**, v. 26, n. 4, p. 318-318, 1993.

WARREN, J. K.; KENDALL, C. G. Comparison of sequences formed in marine sabkha (subaerial) and salina (subaqueous) settings--modern and ancient. **AAPG Bulletin**, v. 69, n. 6, p. 1013-1023, 1985.

WIGGLESWORTH, V. B. Evolution of insect wings and flight. **Nature**, v. 246, p. 127-129, 1973.

WIGGLESWORTH, V. B. The evolution of insect flight. **Insect flight**, p. 255-69, 1976.

WOODWORTH, C. W. The wing veins of insects. WW Shannon, Superintendent state printing. 1906.