



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
Programa de Pós-graduação em Geologia

**ALGUNS HYMENOPTERA APOCRITA DO MEMBRO
CRATO (APTIANO) DA FORMAÇÃO SANTANA,
BACIA DO ARARIPE**

GABRIELA KARINE ROCHA DE CARVALHO

Gabriela Karine Rocha de Carvalho

**Alguns Hymenoptera Apocrita do Membro Crato
(Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe**

Dissertação submetida à Coordenação do
Curso de Pós-graduação em Geologia da
Universidade Federal do Ceará, como
requisito parcial para a obtenção do
grau de Mestre em Geologia

Orientadora: Prof^a Dr^a Maria Helena Hessel

FORTALEZA
2012

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

-
- C323a Carvalho, Gabriela Karine Rocha de.
Alguns himenóptera Apocrita do Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe.
/ Gabriela Karine Rocha de Carvalho. – 2012.
74 p.: il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Geologia, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Fortaleza, 2012.
Área de Concentração: Geologia Regional, Geodinâmica e Recursos Minerais
Orientação: Profa. Dra. Maria Helena Hessel.
1. Sociedades de insetos. 2. Paleontologia. 3. Araripe (CE). I. Título.

GABRIELA KARINE ROCHA DE CARVALHO

Alguns Hymenoptera Apocrita do Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-graduação em Geologia - área
de concentração Geologia Regional,
Geodinâmica e Recursos Minerais - da
Universidade Federal do Ceará, orientada pela
Profa. Dra. Maria Helena Hessel, como
preenchimento parcial dos requisitos para a
obtenção do grau de Mestre em Geologia

Data de aprovação 18/04/2012

Prof. Dr. Vladimir de Araujo Távora (UFPa)

Prof. Dr. Marcio Mendes (UFC)

Profa. Dra. Maria Helena Hessel (UFC)

Fortaleza 2012

SUMÁRIO

Resumo

Abstract

Agradecimentos

Sumário

1. Introdução	1
1.1. Bacia do Araripe	1
1.2. Membro Crato	3
2. Objetivos	8
3. Materiais e métodos	8
4. Himenópteros	10
4.1. Morfologia	10
4.2. Taxonomia	15
4.3. Ecologia	23
4.4. História geológica	25
4.5. História da pesquisa dos himenópteros fósseis no Brasil	32
5. Himenópteros do Membro Crato	34
5.1. Formas já descritas	34
5.2. Descrição de novas formas	39
6. Considerações finais	52
7. Conclusões	59
Referências	61

Resumo

O presente trabalho descreve novos espécimes de himenópteros provenientes dos calcários laminados do Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, aflorantes no município de Nova Olinda, sul do Estado do Ceará. Também sumaria as diversas ocorrências de himenópteros fósseis, destacando as eocretáceas. O estudo de dez exemplares de Hymenoptera Apocrita aqui descritos revelou a ocorrência de três famílias: Sphecidae (*Cretosphex magnus* Darling 1990 e *C. parvus* Darling 1990), Sapygidae (*Cretofedtschenkia santanensis* Osten 2007) e Evaniidae, esta representada por um gênero e espécie novos. Na Bacia do Araripe, a subordem Symphyta é pouco comum, e os Apocrita são mais diversificados, com os Parasitica reunindo formas de Ichneumonoidea, †Ephialtitidae, Proctotrupidae, †Mesoserphidae e Evaniidae, e os Aculeata com espécies de Sphecidae (os mais abundantes), Sapygidae, Rhopalosomatidae, Scoliidae, Tiphiidae, Vespidae e possivelmente Formicidae. Ao longo de sua história geológica, os himenópteros são principalmente representados por vespas. A partir do Jurássico são insetos relativamente comuns, apresentando um longo período de grande diversificação (do Neojurássico ao Terciário), quando surgiram mais de 80% de todas as 107 famílias com registro fóssil atualmente conhecidas. A extinção que afetou os organismos de modo geral ao final do Cretáceo parece também ter afetado os himenópteros, que mostram o maior número de famílias extintas por período geológico de sua história. Os himenópteros do Membro Crato estão preservados por substituição mineral, articulados, com asas abertas e pernas extendidas, mostrando maior número de espécimes fêmeos do que machos, sem larvas conhecidas. É uma fauna bastante distinta das principais himenopterofaunas eocretáceas conhecidas (Espanha, Mongólia, Austrália e Sibéria), não compartilhando nenhum gênero, mas tendo como característica em comum a pequena participação dos Symphyta. A história da pesquisa dos himenópteros cretáceos no Brasil mostra que a maioria e os mais significativos trabalhos têm sido efetuados por pesquisadores estrangeiros, de modo que a maior parte dos exemplares de Hymenoptera provenientes do Membro Crato da Bacia da Araripe encontra-se atualmente fora do Brasil, tornando-se necessário que os paleontólogos brasileiros assumam o estudo desta ordem de insetos ocorrente na Formação Santana, efetuando pesquisas que venham a contribuir efetivamente para o melhor entendimento da himenopterofauna da Bacia do Araripe e enriquecendo os acervos brasileiros com seus fósseis.

Abstract

This thesis describes new specimens of Hymenoptera from the laminated limestone of Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin that outcrops at Nova Olinda district, south of the Ceará State, Brazil. It also summarizes the occurrences of fossil Hymenoptera, mainly the Early Cretaceous fauna. The study of ten specimens of Hymenoptera Apocrita described here revealed the occurrence of three families: Sphecidae (*Cretosphex magnus* Darling 1990 and *C. parvus* Darling 1990), Sapygidae (*Cretofedtschenkia santanensis* Osten 2007), and Evaniidae, this latter represented by a new genus and a new species. In the Araripe Basin, suborder Symphyta is unusual, and Apocrita are more diverse, with Parasitica forms (Ichneumonoidea, †Ephialtitidae, Proctotrupidae, and †Mesoserphidae), and Aculeata species of Sphecidae (the most abundant), Rhopalosomatidae, Sapygidae, Scoliidae, Tiphiidae, Vespidae, and possibly Formicidae. Throughout its geological history, Hymenoptera are mainly represented by wasps. They are relatively common at Jurassic time, showing a long period of great diversification (from Late Jurassic to Tertiary), when rose more than 80% of all 107 families with fossil records. The extinction that affected the organisms at the Cretaceous end seems to have also affected Hymenoptera, which show the largest number of families extinct in its history. Hymenoptera from the Crato Member are preserved by mineral substitution, articulated, with open wings, and extended legs, showing major number of female, without known larvae. It is a distinct fauna from the main known Early Cretaceous himenopterofaunas (Spain, Australia, Mongolia and Siberia), not sharing any genre, but having in common the small participation of Symphyta. The history of Cretaceous Hymenoptera research in Brazil shows that the greatest number and the most significant papers have been accomplished by foreign researchers, so the most of Hymenoptera specimens from the Crato Member of the Araripe Basin is out of Brazil. It is therefore necessary that the Brazilian researchers take the study of this order of insects that occur in the Santana Formation, performing studies which will effectively contribute to the better understanding of the himenopterofauna of the Araripe Basin and enriching the Brazilian collections with their fossils.

Agradecimentos

Sou muito grata pelas colaborações dos professores Dr. Francisco Roberto de Azevedo, entomólogo do Departamento de Agronomia da Universidade Federal do Ceará, e o Dr. Marcio Mendes, paleontólogo do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Ceará, que muito enriqueceram o trabalho. Agradeço ao Dr. David Grimaldi e sua equipe, assim como ao Dr. James Carpenter, Dra. Maria da Glória Pires de Carvalho e Dr. John Graham Maisey por todo suporte e atenção durante o período de estágio no *American Museum of Natural History* em New York. Ao Dr. José de Araújo Nogueira Neto, do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Ceará, agradeço pelo incentivo sempre presente, e ao Dr. Vladimir de Araújo Távora, da Universidade Federal do Pará, pelas sugestões de melhoria. À professora Dra. Maria Helena Hessel, minha orientadora, tenho enorme gratidão por todo o tempo de trabalho investido, por toda atenção a aspectos não apenas da área da científica, mas pessoais, pelo estímulo, por acreditar em mim e por ser uma verdadeira professora, me ensinando através de todas essas ações. À minha família, agradeço sinceramente por sempre me oferecer muito além do que eu preciso e por sonhar comigo. Com muito carinho, agradeço à família Porto Santiago por me receber de forma especial durante o período de estudo em Fortaleza e à família Nascimento por toda a amizade. Agradeço também às famílias Shank, Snelling e Scarter, assim como à Emily Burch Iocco, Virginia Mercuris, Jimmy & Rita Crawford e todos os demais amigos que me acompanharam de perto especialmente nesses últimos dois anos. Sou grata aos pastores James Silva e Allan Pierschbacher e suas famílias, assim como aos membros das igrejas das quais participo, por todo apoio e amizade. Meus agradecimentos ao curso de pós-graduação da UFC pelo suporte científico e financeiro, e a toda a equipe do Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri (UFC) pelas proveitosas discussões. Agradeço também a CAPES pelo apoio financeiro sob a forma de Bolsa de Mestrado. Meus mais cordiais e sinceros agradecimentos a todos que direta ou indiretamente auxiliaram na elaboração deste trabalho.

1. Introdução

A Bacia do Araripe abriga um dos mais interessantes depósitos fossilíferos do mundo, preservando em seus calcários laminados uma das entomofaunas mais diversificadas do Cretáceo. Dentre os diversos grupos de insetos presentes, se destacam os himenópteros por sua conhecida relação com as angiospermas, que no Eocretáceo iniciavam sua diversificação. A polinização das flores por abelhas e vespas parece ter se iniciado neste período, mas sua história ainda não está bem esclarecida. Deste modo, o estudo de jazidas fossilíferas onde ocorrem restos himenópteros e angiospermas basais em conjunto, como no Membro Crato da Formação Santana da Bacia do Araripe, são muito interessantes por oferecer subsídios para buscar entender esta questão. Dois outros locais no mundo oferecem também esta possibilidade: a gelada Sibéria russa, na área do Taymyr e Okhotsk, e a região desértica da Mongólia, especialmente na Transbaikalia, sendo ambas de clima bem mais rigoroso e de difícil acesso do que o nordeste brasileiro.

Essa dissertação inclui informações referentes às ocorrências geográficas e distribuição temporal dos Hymenoptera fósseis, reconhecimento morfológico das famílias existentes no Eocretáceo e das espécies ocorrentes no Araripe, assim como a descrição de novas formas e a interpretação de sua ocorrência, buscando inferir características paleoambientais e contribuir para o conhecimento da história geológica da Bacia do Araripe. Também compara as principais himenopterofaunas eocretáceas e sintetiza o histórico das pesquisas sobre esse grupo no Brasil. Na realização deste trabalho, foi efetuada uma exaustiva revisão bibliográfica, estudos comparativos de himenópteros fósseis e atuais da coleção do *American Museum of Natural History* em New York, além da seleção e preparo de material recentemente coletado e pertencente ao Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri da Universidade Federal do Ceará.

1.1. Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe, a maior das bacias interiores mesozoicas do nordeste brasileiro, está encravada em terrenos pré-cambrianos na parte central do planalto da Borborema (Arai *et al.*, 2004). Está localizada entre 7° e 8° de latitude Sul e 38°30' e 41° de longitude Oeste, numa área que compreende o sul do Estado do Ceará, o noroeste de Pernambuco e o leste do Piauí (Brito, 1990; Fig.1). Destaca-se na paisagem do sertão nordestino pela feição geomorfológica de chapada, cujas altitudes atingem de 600 a 1000m (Martill *et al.*, 2007). É alongada na direção L-W, tendo seu eixo maior aproximadamente 240km e largura de cerca de 80km, perfazendo assim uma área total estimada em 12.000km² (Arai *et al.*, 2004).

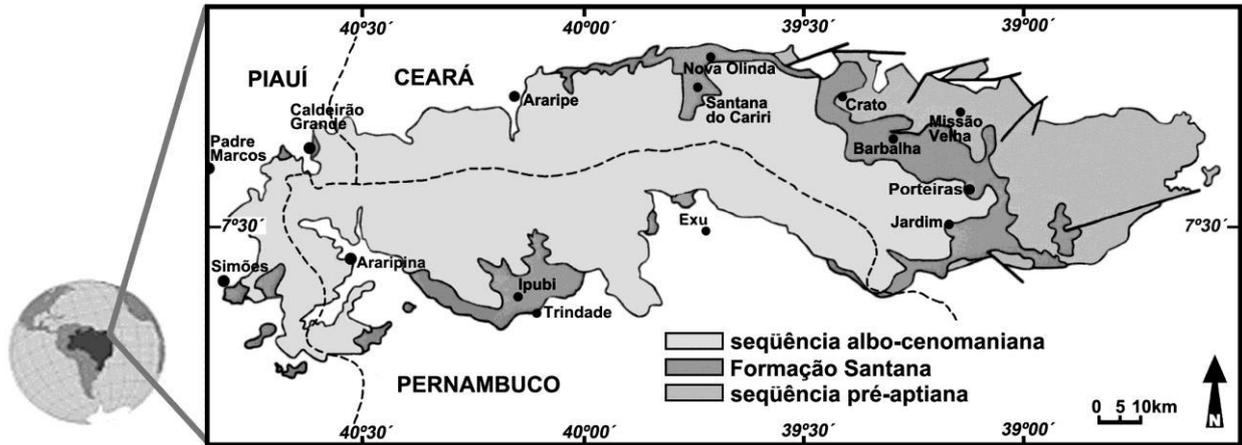


Figura 1. Bacia do Araripe e a porção aflorante da Formação Santana (incluindo o Membro Crato; modificado de Bruno & Hessel, 2006).

A chapada é constituída por unidades albianas a cenomanianas, seccionadas por escarpas íngremes que recobrem, em discordância angular, unidades de seqüências mais antigas ou repousam diretamente sobre o embasamento cristalino. As seqüências sedimentares constituintes da bacia apresentam mergulho em torno de 5°W (Brito, 1990). A extensão original estimada, para cada uma das diferentes seqüências, era bem mais abrangente, considerando os testemunhos remanescentes isolados nas várias pequenas bacias circunvizinhas (Assine, 2007).

Durante o Fanerozoico, diversos eventos tectônicos reativaram antigas estruturas do embasamento cristalino, subordinando as bacias interiores do nordeste do Brasil. Dentre elas, a Bacia do Araripe é a que apresenta evolução tectono-sedimentar mais complexa, representando uma bacia poli-histórica, constituída por seqüências estratigráficas limitadas por discordâncias que representam o registro sedimentar de bacias geneticamente distintas (Assine, 1992; Hessel & Freitas, 2009).

Há diferentes propostas para a seqüência estratigráfica da Bacia do Araripe, sendo adotada aqui a mais recente, de Assine (2007), com algumas modificações (Fig.2). Durante o Siluro-Ordoviciano depositaram-se os arenitos médios e grossos da Formação Cariri, correspondendo à deposição em um sistema fluvial entrelaçado com provável contribuição eólica. Discordantemente sobre ela, ocorrem os clásticos silicosos e argilosos das formações Brejo Santo e Missão Velha, de idade neojurássica, depositadas respectivamente em ambiente lacustre e fluvial/eólico, e constituindo o registro de uma grande e rasa bacia. Esta seqüência é sobreposta por rochas arenosas eocretáceas da Formação Abaiara, cujo topo é truncado por uma superfície erosional, conhecida como discordância pré-aptiana. Houve então a deposição neoptiana a eoalbiana das formações Barbalha e Santana, com depósitos de origem deltaica a lacustre, constituídos por arenitos finos a médios, siltitos e folhelhos da Formação Barbalha,

os calcários laminados do Membro Crato, os evaporitos do Membro Ipubi e os folhelhos margosos com concreções calcárias do Membro Romualdo, todos estes pertencentes à Formação Santana. Sucedendo a novo hiato estratigráfico, depositou-se a Formação Araripina, caracterizada por arenitos finos e siltitos argilosos de origem fluvial, por sobre a qual repousa discordantemente uma sucessão de siliciclastos fluviais, litologicamente correspondendo a arenitos quartzosos, friáveis e argilosos, fruto de correntes entrelaçadas e meandranes, de provável idade albo-cenomaniana, da Formação Exu.

GEOCRONOLOGIA		LITOESTRATIGRAFIA		
MESOZOICO	CENOMANIANO		Formação Exu	
	?		Formação Araripina	
	ALBIANO		Formação Santana Membro Romualdo	
	?		Formação Santana Membros Crato/Ipupi	
	NEOAPTIANO		Formação Barbalha	
	EOCRETÁCEO		Formação Abaiara	
	JURASSICO	NEOJURÁSSICO		Formação Missão Velha
				Formação Brejo Santo
	PALEOZOICO	SILURIANO		Formação Cariri
		ORDOVICIANO		embasamento cristalino (granito)
PRECAMBRIANO		embasamento cristalino (granito)		

Figura 2. Coluna estratigráfica simplificada da Bacia do Araripe (adaptado de Assine, 2007).

1.2. Membro Crato

Dentre as unidades estratigráficas da Bacia do Araripe, a Formação Santana é a que apresenta maior riqueza fóssilífera, sendo, portanto, a de maior interesse para o presente trabalho. Ocorre no sopé das escarpas que contornam a chapada do Araripe, e no morro-testemunho Serra do Mãozinha, onde aflora sobre os sedimentos da Formação Barbalha. Nela são reconhecidos três membros: na base, encontram-se os membros Crato, constituído por calcários finamente laminados com abundantes fósseis, e Ipubi, com sedimentação predominantemente evaporítica, onde se intercalam gipsita, anidrita, folhelhos fóssilíferos e carbonatos; e no topo está o Membro Romualdo, constituído por arenitos finos, folhelhos margosos com concreções carbonáticas bastante fóssilíferas, e níveis coquinóides no topo, que registram uma possível influência marinha em sua origem.

O Membro Crato aflora em bancos descontínuos com espessuras que ultrapassam um pouco a 20m. Compõe-se predominantemente por calcários finamente laminados, onde ocorrem

abundantes fragmentos de algas filamentosas em conjunto com uma flora e fauna taxonomicamente muito diversificadas e excepcionalmente bem preservadas. Caracteriza-se por camadas centimétricas de calcarenitos maciços e uma sequência com acamamento rítmico de lâminas escuras e claras (Fig.3), resultado da precipitação autigênica de calcita da coluna de água acima, provavelmente induzida e/ou mediada por atividade pico- e fitoplanctônica (Heimhofer *et al.*, 2010). Essa deposição possivelmente ocorreu sob condições anóxicas e, especialmente em determinadas ocasiões, em águas de fundo hipersalinas, evidenciada pela ausência da fauna bentônica, pelo padrão virtualmente não perturbado da laminação e pela ocorrência de cristais pseudomórficos de halita. O conteúdo fóssilífero composto por organismos não-marinhas sugere uma sedimentação lacustre, como propôs Neumann (1999). Estudos posteriores baseados em evidências litológicas e dados isotópicos de oxigênio e carbono apontam para uma deposição em um sistema de lagos fechados ou semi-fechados (Heimhofer *et al.*, 2010). Os calcários laminados deste membro não ocorrem na porção oeste da bacia.



Figura 3. Afloramento em pedreira do Membro Crato na Mina Triunfo, município de Nova Olinda, sul do Ceará.

O Membro Crato da Formação Santana é conhecido mundialmente pela quantidade e qualidade da preservação de seus fósseis, tanto vegetais como animais, compondo uma das mais ricas biotas terrestres cretáceas do mundo. A ritmicidade litológica e a diversidade fóssilífera sugerem que existiram variações ambientais locais que devem também ter

condicionado a biota que vivia no entorno do corpo aquoso onde os sedimentos do Membro Crato se depositaram (Martill *et al.*, 2007).

A fauna preservada nos calcários laminados do Membro Crato compreende representantes de vertebrados e invertebrados. Dentre estes, predominam os artrópodos e, em particular, os insetos, tanto em abundância numérica, quanto em diversidade taxonômica. A maioria das atuais ordens de insetos está representada em excelente estado de preservação, incluindo delicados tecidos e padrões de coloração (Menon & Martill, 2007). Artrópodos tipicamente aquáticos são raros e provavelmente autóctones, como os escorpiões d'água, baratas d'água e alguns besouros. Um estudo estatístico entre 3.651 exemplares de insetos provenientes do Membro Crato realizado por Bechly (1998) mostra que os terrestres Blattaria, Orthoptera e Hemiptera são as formas mais abundantes, ainda que efêmeras (Ephemeroptera), libélulas (Odonata), besouros (Coleoptera), moscas e mosquitos (Diptera) e vespas (Hymenoptera) sejam bastante frequentes. Outros grupos ocorrem raramente, como as lacraínhas (Dermaptera), borboletas (Lepidoptera), traças e moscas-de-água (Amphiesmenoptera), cupins (Isoptera) e bichos-pau (Phasmatodea). Artrópodos bentônicos, como ostracodes e conchostráceos, estão ausentes nos calcários laminados, provavelmente devido à combinação de condições de fundo aquático anóxico e elevada salinidade (Schweigert *et al.*, 2007). Crustáceos decápodos e camarões são raros, assim como centopéias e escorpiões. Centenas de exemplares de aranhas mostram que a maioria pertence a uma única espécie (Dunlop *et al.*, 2007).

A fauna de vertebrados do Membro Crato é constituída por peixes, anuros, tartarugas, lagartos, crocodilos, pterossauros, dinossauros e aves. A ictiofauna é abundantemente preservada, com nove espécies reconhecidas, mas sendo dominada por *Dastilbe crandalli* Jordan 1910 e *Cladocyclus gardneri* Agassiz 1841 (Brito, 2007). Esta fauna é de difícil interpretação, pois táxons raros (*Placidichthys*, *Santanichthys* e *Axelrodichthys*) podem ser alóctones, vindos de sistemas fluviais adjacentes. Outros gêneros parecem ser marinhos (*Vinctifer* e *Cladocyclus*), indicando alguma conexão com águas oceânicas. Os anuros foram relatados a primeira vez por Kellner & Campos (1986). São representados por três espécies: *Arariphrynus placidoi* Leal & Brito 2006, *Cratia gracilis* Báez, Gómez & Moura 2009 e *Eurycephalella alcinae* Báez, Gómez & Moura 2009. Em geral, são preservados como indivíduos adultos, completos e articulados (Leal *et al.*, 2007). Representantes das tartarugas são incomuns, todas pertencentes à espécie *Araripemys barretoii* Price 1973 (Kellner & Campos, 1999), com formas adultas e juvenis. É uma tartaruga de hábitos aquáticos e possivelmente tolerante a condições mesohalinas (Martill, 1993). Lagartos também são raros, pertencentes a grupos terrestres e com apenas duas espécies registradas: *Tijubina ponteii* Bonfim Junior & Marques 1997 e *Olindalacerta brasiliensis* Evans & Yabumoto 1998 (Simões, 2012). Crocodilianos são extremamente raros, sendo

descrita a espécie *Susisuchus anatoceps* Salisbury, Frey, Martill & Buchy 2003. A fauna de pterossauros conhecida do Membro Crato é composta por seis espécies, com predominância dos tapejarídeos: *Arturdactylus conandoylei* Frey & Martill 1994, *Lacusovacus magnificens* Witton 2009, *Ludodactylus sибbicki* Frey, Martill & Buchi 2003, *Tupandactylus navigans* Frey, Martill & Buchy 2003, *Tupandactylus imperator* Kellner & Campos 2007 e *Tupuxuara deliradamus* Witton 2008. Sua preservação em três dimensões, com partes moles e ossos articulados é extraordinária. Remanescentes fósseis de aves e dinossauros são extremamente raros no Membro Crato (Naish *et al.*, 2007; Leite & Hessel, 2011), ainda que plumas isoladas ocorram com certa frequência. Ainda não foi possível determinar se são realmente penas de aves ou de algum dinossauro terópodo.

A paleoflora do Membro Crato foi inicialmente conhecida através de seu conteúdo palinológico (Lima, 1978 e 1981), que legou subsídios para a datação de seus estratos como neoptianos (Arai *et al.*, 2001). Os dados palinológicos sugerem a coexistência de plantas adaptadas a ambientes úmidos e vegetais pioneiros de regiões áridas, além de uma vegetação de áreas mais elevadas e de clima mais ameno. Os fitofósseis destacam-se pela abundância, diversidade e excelente preservação, muitas vezes mostrando raiz, caule, folhas, esporângios e estruturas florais conectadas. Representantes de todos os grupos de traqueófitas típicas do Eocretáceo estão presentes. Mohr *et al.* (2007) estimaram que a flora do Membro Crato está composta por cerca de 10% de samambaias, 30% de angiospermas e 60% de gimnospermas.

Duarte (1983) noticiou a presença de macrofósseis vegetais da Formação Santana, representados pelos gêneros *Brachyphyllum*, *Podozamites* e *Nymphaeites*. Posteriormente, Duarte descreveu as espécies das araucariáceas *Brachyphyllum castilhoi* Duarte 1985, *Araucarites vulcanoi* Duarte 1989 e *Araucaria cartellei* Duarte 1993, e reconheceu a presença de *Brachyphyllum obesum* Heer 1875. Outras gimnospermas encontradas são folhas das queirolepidiáceas *Frenelopsis* sp. e *Tomaxellia biforme* Kunzmann, Mohr, Bernardes de Oliveira & Wilde 2006, ramos e folhas de *Novaolindia dubia* Kunzmann, Mohr & Bernardes de Oliveira 2007 (Czekanowskiales), cones femininos possivelmente pertencentes ao gênero *Williamsonia* (Bennettitales), ramos de *Lindleycladus* sp. (Taxodiaceae) e de *Podozamites* sp. (Podozamitaceae), e restos ainda não descritos de Cycadales e Caytoniales (Mohr *et al.*, 2007). Fragmentos de âmbar têm sido relacionados à Araucariaceae (Martill *et al.*, 2005) ou à Podocarpaceae (Pereira *et al.*, 2009).

As pteridófitas já registradas nos calcários do Membro Crato incluem as Sphenopsida, Lycopsida e Polypodiopsida. Raros restos de Sphenopsida referem-se à Equisetales do gênero *Equisetites* e representantes de *Schizoneura* sp.. As Lycopsida são referidas como bulbos de *Isoetites* (Lacerda *et al.*, 2000). As Polypodiopsidas (samambaias) são os representantes mais

comuns nesta unidade, pertencendo principalmente à extinta espécie de Schizaeaceae, *Ruffordia goeppertii* Seward 1961 (Mohr *et al.*, 2007) e ao gênero *Anemia* (Bernardes de Oliveira *et al.*, 2003).

Restos de gnetales foram pioneiramente reconhecidos por Pons *et al.* (1992), sendo posteriormente referidos às Welwitschiaceae e Ephedraceae (Bernardes de Oliveira *et al.*, 2000). As Welwitschiaceae estão representadas por *Priscowelwitschia austroamericana* (Dilcher, Bernardes de Oliveira, Pons & Lott 2005), *Cratonia cotyledon* Rydin, Mohr & Friis 2003, restos foliares (*Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher, Bernardes de Oliveira, Pons & Lott 2005) e reprodutivos: *Welwitschiostrobus murili* Dilcher, Bernardes de Oliveira, Pons & Lott 2005 (Dilcher *et al.*, 2005). Apenas uma espécie de Ephedracea foi até hoje descrita: *Ephedra paleoamericana* Kerkhoff & Dutra 2007. Mohr & Friis (2000), Mohr *et al.* (2003) e Fanton *et al.* (2006) noticiaram outros fósseis com afinidades às gnetales ainda em estudo. Dados palinológicos indicam que as gnetales tinham uma presença bastante comum, pois seus grãos de pólen poliplicados chegam a compor 58% do espectro polínico de algumas camadas do Membro Crato (Bernardes de Oliveira *et al.*, 2000).

Angiospermas ocorrem frequentemente como folhas, frutos e sementes. Vários grupos estão representados: as monocotiledôneas (*Klitzschophyllites flabellata* Mohr & Rydin 2002), magnoliáceas (*Araripea florifera* Mohr & Eklund 2003 e *Endressinia brasiliana* Mohr & Bernardes de Oliveira 2004), ninféáceas (*Choffatia francheti* Saporta 1894), protananáceas (*Protananas* sp.) e possivelmente podostematáceas e eudicotiledôneas (Leme *et al.*, 2005; Mohr *et al.*, 2006a; 2006b) ou de grupos *incertae sedis* (*Iara iguassu* Fanton, Branco, Dilcher & Bernardes de Oliveira 2006).

A qualidade da preservação dos fósseis do Membro Crato aparentemente é consequência de diversos fatores, como pequeno transporte, decomposição inibida por condições anóxicas e de elevada salinidade no fundo aquático, e o rápido desenvolvimento de filme microbiano (Sucerquia *et al.*, 2008). A diagênese com formação de pirita ou piroluzita (por redução do sulfato sob condições anóxicas) durante os estágios iniciais do soterramento resultou na rápida substituição da cutícula, sincronicamente com o decaimento bacteriológico. Segundo Menon & Martill (2007), a tafocenose do Membro Crato parece refletir um conjunto invulgar de organismos terrestres vivendo em mata ciliar de regiões semi-áridas. Os espécimens chegaram ao lago principalmente através de correntes aéreas (daí a abundância de insetos voadores) e por flutuação em sistemas fluviais que drenavam para a bacia. Organismos puramente terrestres podem ter sido introduzidos ao sistema aquoso por erosão de bancos fluviais durante enchentes.

2. Objetivos

O principal objetivo desta dissertação é descrever formas de himenópteros fósseis recentemente coletados nos calcários laminados do Membro Crato, Formação Santana e assim contribuir para o melhor entendimento da paleontologia, paleoecologia e história geológica do Eocretáceo da Bacia do Araripe no sul do Estado do Ceará.

Esta dissertação, além de contribuir para o conhecimento sobre os himenópteros fósseis do Araripe, tem como objetivos específicos:

- a) sintetizar as informações disponíveis sobre a história geológica dos himenópteros;
- b) resumir o histórico das pesquisas sobre himenópteros fósseis no Brasil;
- c) reconhecer as características morfológicas das famílias de himenópteros eocretáceos;
- d) comparar as principais himenopterofaunas eocretáceas conhecidas para melhor entender seu significado paleobiogeográfico;
- e) colaborar para a reconstrução paleoambiental do Araripe no Aptiano.

3. Material e métodos

Os exemplares aqui examinados provêm de diversas coletas realizadas por trabalhadores e estudantes amadores da mina Triunfo entre 2009 e 2011. Esta mina encontra-se no município de Nova Olinda, sul do Ceará, cuja entrada se localiza pelas coordenadas 07°07'26"S e 39°41'58"W, aproximadamente a 3km ao sul da cidade de Nova Olinda. Nela afloram os calcários laminados do Membro Crato em contato com a base do Membro Romualdo da Formação Santana (Fig.3). Este afloramento é uma pedreira de cerca de 15m de altura onde é explorado calcário para construção civil. Compõe-se predominantemente por camadas centimétricas de calcarenitos maciços e uma sequência com acamamento rítmico de lâminas escuras e claras de calcário micrítico. Os calcários frequentemente se encontram fraturados com feições de dissolução derivadas de processos de carstificação.

Para o estudo dos himenópteros, preliminarmente foi realizada a revisão bibliográfica sobre sua morfologia, taxonomia, fossilização, distribuição temporal e geográfica, tanto de formas fósseis como atuais. Foram consultadas as bibliotecas do Instituto de Ciências da Universidade Federal do Ceará (Fortaleza) e do *American Museum of Natural History* (New York), assim como as bibliotecas particulares do Dr. David Grimaldi e Dr. James Carpenter (New York) e do Dr. Francisco Roberto de Azevedo e da Dra. Maria Helena Hessel (Crato).

Na falta de um paleontólogo brasileiro especializado em himenópteros fósseis, buscou-se o apoio de um pesquisador neste grupo de insetos no *American Museum of Natural History*, New York, para auxiliar na descrição dos exemplares, através de um estágio de dois meses (outubro

e novembro de 2011). O especialista, nosso supervisor, foi o Dr. David Grimaldi, curador no Departamento de Zoologia de Invertebrados e um dos maiores especialistas em insetos e himenópteros fósseis. Durante este estágio foram observados os holótipos, parátipos e outros exemplares de himenópteros da Bacia do Araripe lá depositados e representantes de todas as famílias atuais, assim como foi efetuado um ensaio de reconstrução em 3D de um espécime através de *CT Scan*, visando aprender um novo método de estudo.

Para a realização desta dissertação foram analisados dez exemplares de himenópteros da coleção paleontológica da Universidade Federal do Ceará (UFC) no Crato, todos provenientes dos calcários laminados do Membro Crato, Formação Santana. Apesar de estarem bem preservados, foram preparados com finos estiletes e pinças sob luz fria ao estereomicroscópio (STMPRO). Os exemplares também foram fotografados em câmera digital Sony Cyber-shot DSC-W530, conectada ao estereomicroscópio do Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri da UFC. Os desenhos a nanquim foram efetuados sobre estas fotos, e posteriormente editados eletronicamente. Todas as ilustrações, quando não mencionada a origem, são de autoria própria, e foram editadas em Adobe Photoshop 7.1, inclusive as fotografias tiradas dos exemplares atuais estudados no *American Museum of Natural History*.

Os exemplares aqui descritos apresentam as medidas em milímetros e seguem a terminologia padrão para orientação corporal e estrutural no estudo de himenópteros (Fig.4), e que pode ser assim sintetizada (Huber *et al.*, 2006):

- anterior: no extremo ou em direção à cabeça
- posterior: no extremo ou em direção à parte de trás do corpo
- dorsal: superfície superior (para cima) do corpo ou da estrutura
- ventral: superfície inferior (debaixo) do corpo ou da estrutura
- medial: no centro ou em direção ao centro, ou área ou linha central do corpo ou da estrutura
- lateral: no lado ou em direção ao lado do corpo, ou na margem ou borda de uma estrutura.

Quanto aos apêndices (antenas, partes bucais, asas, patas e genitálias), os termos para defini-los quanto à sua posição são (Huber & Sharkey, 1993; Huber *et al.*, 2006):

- apical: o extremo mais distante (ápice) do corpo
- distal: na ponta ou em direção à ponta
- basal: o extremo mais próximo (base) do corpo
- proximal: na base ou em direção à base.

Os prefixos *sub* e *semi* podem ser adicionados a qualquer um destes termos para qualificar uma feição que corresponda a uma proximidade ao termo isolado.

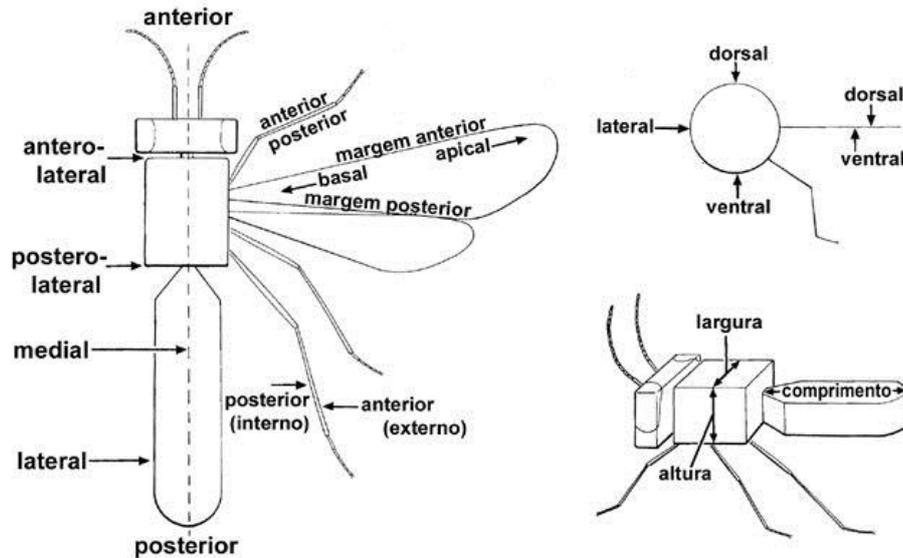


Figura 4. Posição e orientação do corpo de um himenóptero hipotético (modificado de Huber *et al.*, 2006).

4. Himenópteros

Os Hymenoptera compõem uma das quatro maiores ordens da classe Insecta, juntamente com os Coleoptera, Lepidoptera e Diptera (Manson & Huber, 1993). São representados por vespões, vespas, formigas e abelhas, estas muito envolvidas no processo de polinização das angiospermas. O exoesqueleto é bem esclerosado, frequentemente revestido por pelos ou cerdas ramificadas ou plumosas, e seu aparelho bucal é mastigador (Manson & Huber, 1993). As fêmeas são geralmente mais robustas do que os machos. Nas fêmeas, a presença de um ovipositor é, por vezes, ventral ou apicalmente bem visível. Os himenópteros de modo geral preservam-se fossilizados inalterados ou por substituição dos elementos escleroproteicos de seu esqueleto por elementos minerais ocorrida em carbonatos, tufo vulcânicos ou âmbar. Também podem ocorrer em folhelhos, então alterados por carbonização ou como impressão.

4.1. Morfologia

O corpo dos Hymenoptera, assim como outros membros dos insetos, é composto por unidades chamadas metâmeros. Estes segmentos estão organizados em três principais tagmas: cabeça, tórax e abdômen. A cabeça possui um número variável de metâmeros e é responsável pelas funções sensoriais e entrada do alimento no corpo. O tórax é composto por três segmentos, coordenando a locomoção. O abdômen consiste de dez metâmeros, onde se realizam as funções viscerais, sensoriais e de acasalamento.

O exoesqueleto é constituído por quitina e bastante esclerosado. Uma cutícula cerosa fornece proteção contra radiações ultravioletas e perda d'água, além de auxiliar na locomoção. A

cutícula forma uma série de placas distintas conhecidas como escleritos. Os limites dos escleritos podem corresponder ou não aos limites entre os segmentos do corpo. São denominados conforme as diferentes partes do corpo que se encontram (Grimaldi & Engel, 2005):

- tergo ou noto: placa(s) exoesquelética(s) dorsal(s) de um segmento
- tergito: subdivisão do tergo
- pleura: placa(s) exoesquelética(s) lateral(s) de um segmento
- pleurito: subdivisão da pleura
- esterno: placa exoesquelética ventral de um segmento
- esternito: subdivisão do esterno.

As várias partes e estruturas do exoesqueleto dos himenópteros são designadas por uma terminologia específica, como se encontra nas figuras 5 e 6.

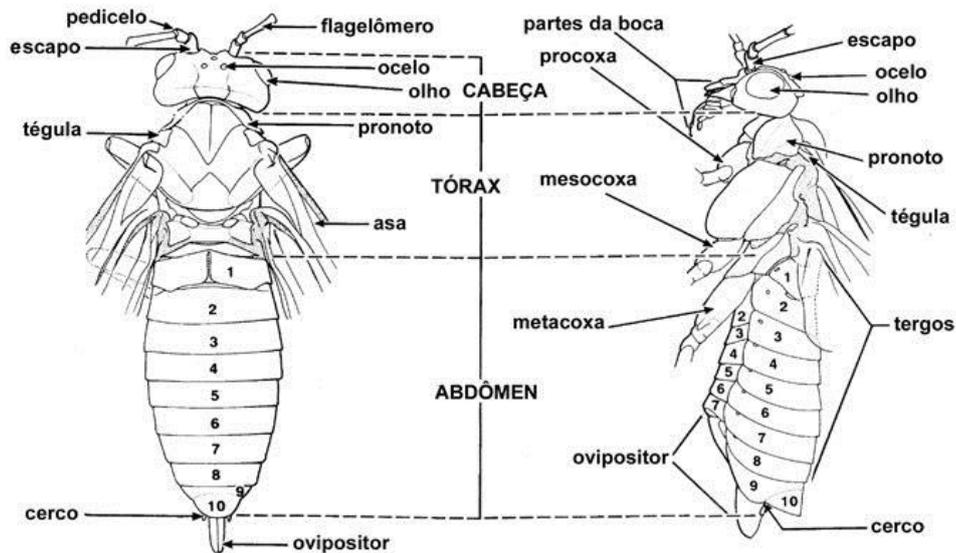


Figura 5. Principais estruturas e divisões de um Symphyta hipotético, em vista dorsal e lateral (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

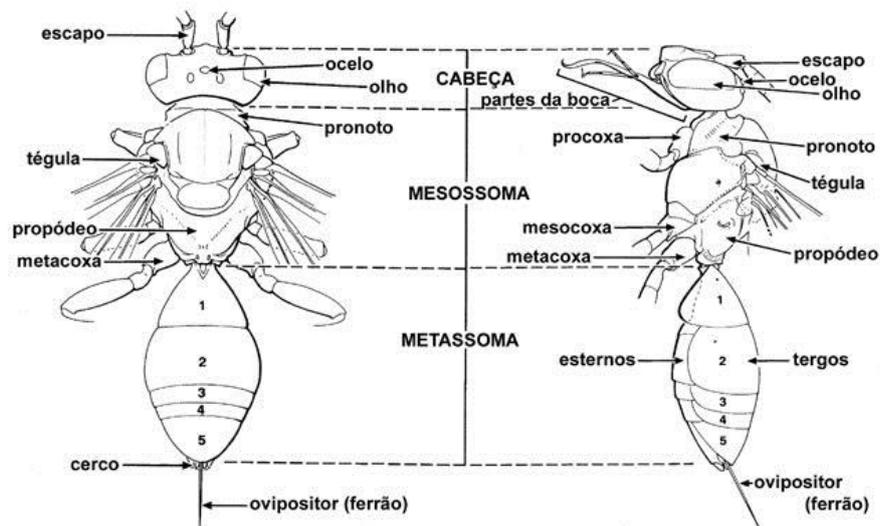


Figura 6. Principais estruturas e divisões de um Apocrita hipotético, em vista dorsal e lateral (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

A cabeça é a divisão anterior do corpo e é caracteristicamente hipognata, possuindo a boca direcionada ventralmente. A cabeça pode ser composta por até seis partes, que podem subdividir-se, assumindo características diagnósticas dos vários grupos dos himenópteros. O aparelho bucal é mandibulado. A grande maioria dos himenópteros tem as antenas alongadas, constituídas por dez ou mais segmentos. Esses segmentos são constituídos pelo escapo, pedicelo e flagelômeros (Fig.7). Estão presentes também os ocelos (olhos simples) e olhos compostos. O mesossoma é composto de três principais segmentos: protórax, mesotórax e metatórax. Na presença de asas, o primeiro par (asas anteriores) encontra-se no mesotórax e o segundo par (asas posteriores) no metatórax. Nos Apocrita, o primeiro segmento abdominal é ligado ao tórax formando o propódeo, e este, junto com o tórax, compõe o mesossoma. Cada segmento do tórax está dividido em área dorsal (noto), lateral (pleura) e ventral (esterno).

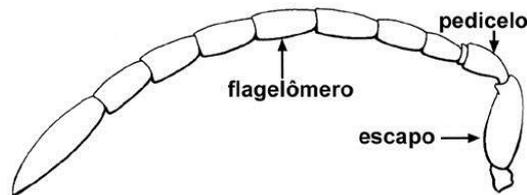


Figura 7. Principais estruturas da antena de um Hymenoptera hipotético (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

As pernas constituem estruturas do mesossoma e em cada segmento torácico há um par de pernas anteriores (protorácicas), medianas (mesotorácicas) e posteriores (metatorácicas). São constituídas por coxa, trocânter, fêmur, tibia e tarso, que é formado por cinco tarsômeros, sendo o primeiro chamado basitarso (Fig.8). O abdômen é formado primitivamente por 11 segmentos, mas, por fusões e perdas, apenas 10 são visíveis. Desses, um é fundido ao tórax formando o propódeo, permanecendo nove, que formam o metassoma. Um aspecto importante para reconhecimento de diversas taxa dos himenópteros é a placa pigidial, uma especialização do último tergo do metassoma, que se achata. Nas fêmeas há uma estrutura para a deposição de ovos, o ovipositor, que pode ser retraído ou exposto, dependendo da espécie. O ovipositor é protegido pela bainha. Nos Aculeata o ovipositor se transformou em ferrão e não é mais utilizado para depositar ovos. Nos machos, a genitália é retraída (Huber & Sharkey, 1993).

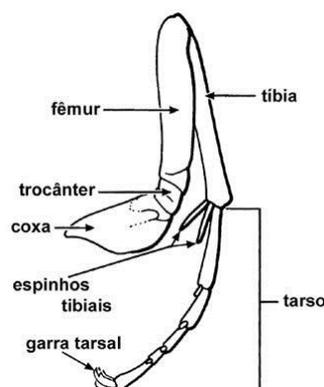


Figura 8. Principais estruturas da perna de um Hymenoptera hipotético (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

Nas formas aladas, há dois pares de finas asas membranosas com pouca nervação (em relação a outros insetos), quase ausente em espécies diminutas. As asas posteriores são menores do que as anteriores, e têm pequenos ganchos (*hamuli*) que se ligam à prega frenal (um tipo de canaleta) na margem posterior das asas anteriores, juntando-as, e assim atuando como um único aerofólio quando o animal voa (Vilhelmsen, 1997). Esta é uma autopomorfia dos himenópteros e sua presença é considerada confiável para o reconhecimento dessa ordem (Manson & Huber, 1993). Algumas outras feições morfológicas, se em presença conjunta, são diagnósticas para esse grupo, como dois pares de asas membranosas de tamanho distinto, sem escamas, com quatro nervuras longitudinais (raramente cinco ou seis) que surgem das axilares, curvadas e pouco distintas. Por vezes ocorre a fusão da nervura costal com a subcostal. Na asa anterior, as nervuras anais não atingem a margem posterior da asa, e as nervuras transversais, raramente mais do que sete, distinguem-se pouco das longitudinais. A base da asa anterior é coberta por um esclerito arredondado chamado tégula. As asas anteriores geralmente têm um pterostigma na região mediana da margem anterior. Há duas áreas da asa que são importantes no estudo dos himenópteros: a região anal, que é triangular e separada pela dobra anal; e a região jugal, nem sempre presente, que está localizada na parte posterior da asa, atrás da nervura 1A.

Para o estudo das asas dos himenópteros e notação das nervuras e células (Figs 9-11), neste trabalho foi adotado o sistema proposto por Comstock & Needham (1898-1899) atualizado por Comstock (1918) e Ross (1936), segundo Grimaldi & Engel (2005):

- costal (C+): geralmente na margem anterior ou bem atrás da asa; pode ter sua base na placa umeral (esclerito anterior da asa); caso exista uma pequena área membranosa anterior a C, é chamada de área pré-costal
- subcostal (Sc-): pode ter dois ramos e está em contato com o primeiro esclerito axilar
- radial (R): é composta pelo ramo original (R+) e o setor radial (Rs-) bifurcado, que, embora sendo a maior nervura longitudinal, não alcança diretamente o segundo esclerito axilar na base da asa
- medial (M): sua base toca a parte distal da placa medial; tem dois ramos principais que se bifurcam: a medial anterior (MA+) e a medial posterior (MP-)
- cubital (Cu): ligada à placa medial distal, tem dois ramos principais: a cubital anterior (CuA+) que normalmente se bifurca, e a cubital posterior (CuP-)
- anal (A+): nervura na parte mais posterior da asa, de número variável.

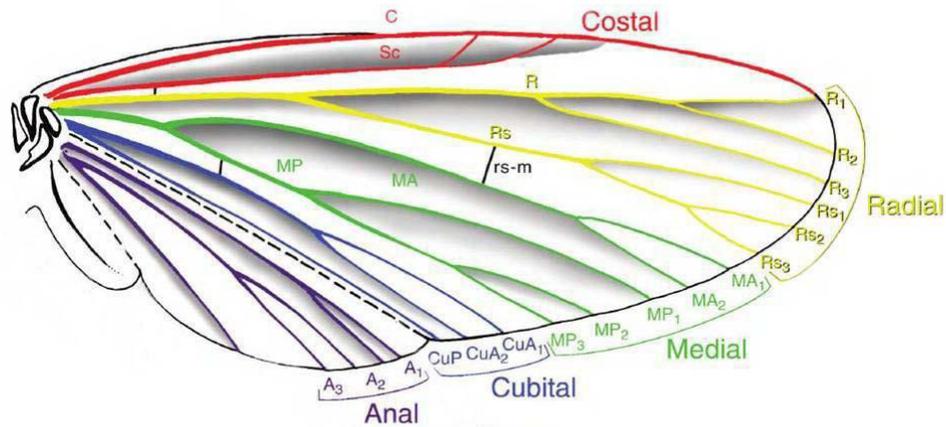


Figura 9. Principais nervuras longitudinais encontradas numa asa hipotética de um inseto (Grimaldi & Engel, 2005).

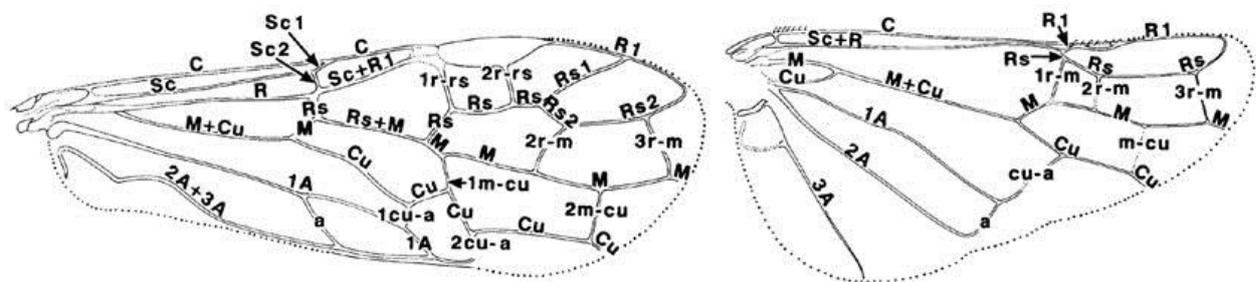


Figura 10. Nervuras das asas de um representante dos Symphyta, *Macroxyela* sp. (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

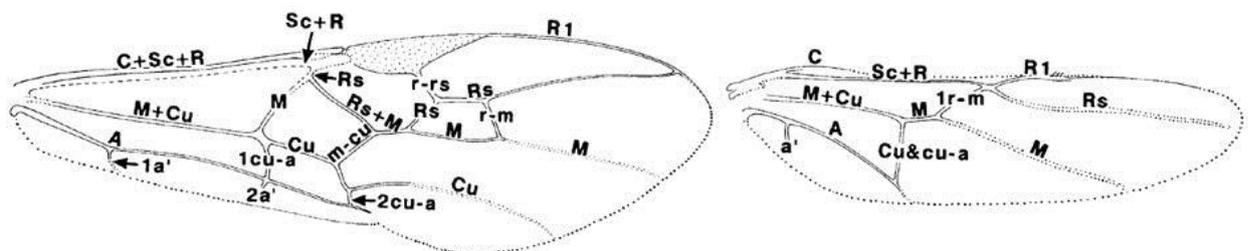


Figura 11. Nervuras das asas de um representante de Apocrita, *Helcon* sp. (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

Segundo Huber & Sharkey (1993), as células são áreas entre as nervuras, podendo ser fechadas, quando totalmente circundadas por nervuras, ou abertas, quando se estendem até a margem alar. Elas são localizadas através da seguinte nomenclatura (Figs 12-13):

- | | |
|------------------------|--------------------------------|
| C - costal | 2A - segunda anal |
| Sc - subcostal | 1/3A - primeira, terceira anal |
| Sc1 - subcostal 1 | 2/3A - segunda, terceira anal |
| R - radial | 1R1 - primeira radial 1 |
| Cu - cubital | 2R1 - primeira radial 2 |
| 1Cu - primeira cubital | 3R1 - primeira radial 3 |
| 2Cu - segunda cubital | Rs - setor radial |
| 3Cu - terceira cubital | 1Rs - primeiro setor radial |
| 1A - primeira anal | 2Rs - segundo setor radial |

3Rs - terceiro setor radial

1+2Rs - primeiro e segundo setores radiais

Rs1 - setor radial 1

1Rs2 - primeiro setor radial 2

2Rs2 - segundo setor radial 2

M - medial

1M - primeira medial

2M - segunda medial

3M - terceira medial

2+3M - segunda mais terceira medial.

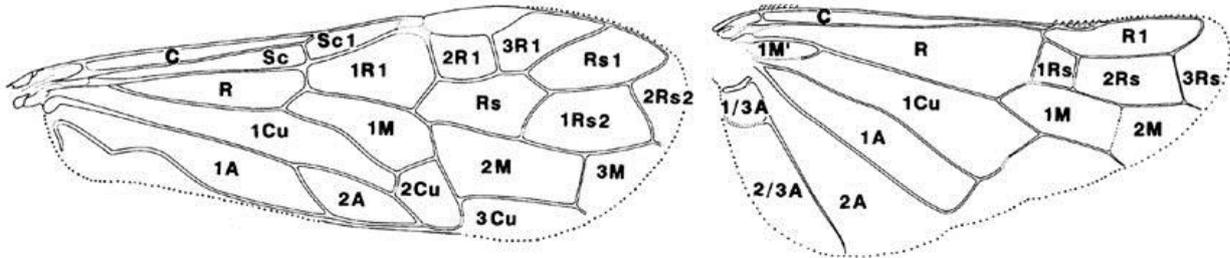


Figura 12. Células das asas de um representante de Symphyta, *Macroxyela* sp. (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

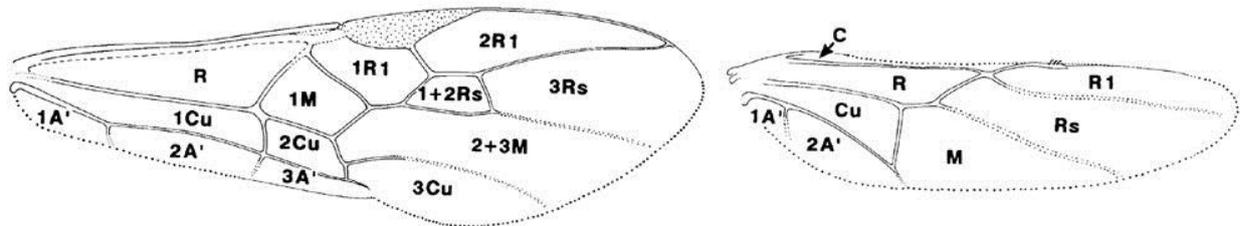


Figura 13. Células das asas de um representante dos Apocrita, *Helcon* sp. (modificado de Huber & Sharkey, 1993).

4.2. Taxonomia

A ordem Hymenoptera Linnaeus 1758 reúne 107 famílias com representantes fósseis, de acordo com o levantamento de dados aqui realizado, principalmente baseado em Labandeira (1994). Elas apresentam grande diversificação de caracteres morfológicos e modos de vida.

A subordem Symphyta Gerstaecker 1867 agrupa os vespões e as vespas-da-madeira, que mostram muitas feições basais, como o tórax largamente ligado ao abdômen, asas com maior número de nervuras, no mínimo três células fechadas na base da asa posterior, trocânter do fêmur com dois segmentos, e ovipositor em geral usado para perfurar tecidos vegetais, pois são fitófagos, xilófagos ou fungívoros (Manson & Huber, 1993). É conhecida no Eocretáceo através de 10 famílias, que tem suas características diagnósticas sintetizadas a seguir (principalmente baseado em Roth, 1974; Gauld & Bolton, 1988; <http://paleodb.org>).

Superfamília **Cephoidea** Newman 1834

Família †**Sepulcidae** Rasnitsyn 1968: corpo com cerca de 13mm de comprimento, tórax curto, e ovipositor alongado. Mesotórax robusto e trapezoidal, mais largo do que o pronoto, que é

pequeno e retangular. Asa anterior com a secção basal da nervura Rs inclinada para o ápice da asa.

Superfamília **Megalodontoidea** Goulet & Huber 1993

Família **Pamphiliidae** Cameron 1890: antenas longas e filiformes, com 18 a 24 segmentos. Pronoto bem longo, com margem posterior sub-retilínea. Tíbias médias e posteriores com espinhos pré-apicais. Primeiro e segundo tergitos divididos. Ovipositor curto.

Superfamília **Siricoidea** Billberg 1820

Família **Anaxyelidae** Martynov 1925: corpo cilíndrico medindo aproximadamente 15mm. Asas anteriores com cerca de 10 nervuras transversais; secção basal da nervura Rs inclinada para o ápice da asa e mais longa do que a secção basal da M; nervuras longitudinais 3r-m e 2m-cu presentes e pterostigma bem alongado.

Família †**Gigasiricidae** Rasnitsyn 1968: corpo grande, atingindo 18mm; antenas com o máximo de 20 segmentos, sendo o terceiro mais largo e longo. Abdômem bem esclerotizado e ornamentado. Asa anterior com nervura subcostal muito aparente e secção basal da Rs inclinada para o ápice da asa; nervuras transversais 2r-m, 3r-m e 2m-cu bem desenvolvidas.

Família †**Praesiricidae** Rasnitsyn 1968: corpo medindo cerca de 12mm. Abdômem cilíndrico possuindo o último segmento com uma projeção longa e aguda. A antena com o terceiro segmento mais longo. Cabeça grande e mandíbulas longas e estreitas. Asa anterior com nervura subcostal aparentemente ausente.

Família **Siricidae** Billberg 1820 (Fig.14): corpo grande, medindo cerca de 14mm. Antenas com 13 a 40 segmentos, achatadas e sagitiformes. Abdômen cilíndrico com o primeiro tergito medialmente dividido e o último segmento com uma projeção aguda em forma de chifre.

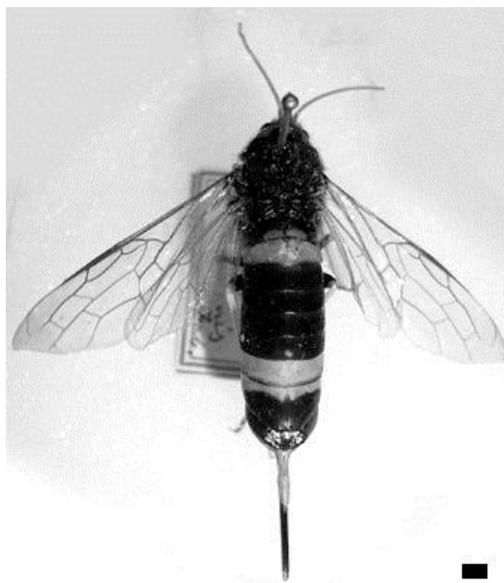


Figura 14. Representante atual da família Siricidae: *Urocerus* sp. (escala de 2mm).

Superfamília **Tenthredinoidea** Latreille 1802

Família **Tenthredinidae** Latreille 1804: antenas filiformes, clavadas e sagitiformes, geralmente com 9 segmentos, raramente menos de 7 ou mais de 15. Pronoto pequeno com margem posterior curvada. Tíbias anteriores com dois espinhos. Nervação com Sc e R geralmente fundidas.

Superfamília **Xyeloidea** Newman 1835

Família **Xyelidae** Newman 1835: corpo medindo menos do que 5mm. Antenas com o terceiro segmento muito longo, formado pela fusão de vários. Pronoto longo com margem posterior subretilínea. Tíbias médias e posteriores com espinhos pré-apicais. Ovipositor projetado bem além do abdômen.

Família †**Xyelotomidae** Rasnitsyn 1968: asa anterior com nervura Rs desenvolvida e grande pterostigma. Nervuras 1r-rs e 2r-rs presentes. Antenas com menos do que oito segmentos. Pernas espinhosas.

Família †**Xyelydidae** Rasnitsyn 1968: antenas com o terceiro segmento bem mais longo do que o escapo e muito mais longo e espesso do que os demais flagelômeros. Asa anterior com nervura Sc desenvolvida, base da RS distante do pterostigma e célula 3R1 estreita.

A subordem Apocrita Gerstaecker 1867 agrupa as verdadeiras vespas, as formigas e abelhas. Têm caracteristicamente uma 'cintura' bem marcada, resultado de uma constrição entre o primeiro e segundo segmento abdominal fundido com o primeiro tergo do tórax. Possuem um ou dois segmentos no trocânter, asas com menor número de nervuras e no máximo duas células fechadas na base da asa posterior. O ovipositor libera um fluido para paralisar ou matar a presa, pois em geral se alimentam de outros insetos e aranhas (Manson & Huber, 1993). Possui dois grupos informais: Parasítica, que no Eocretáceo possui 27 famílias, e Aculeata, que neste mesmo período de tempo era representado por 17 famílias. Suas feições diagnósticas são a seguir sintetizadas (baseado em Roth, 1974; Gauld & Bolton, 1988; <http://paleodb.org>).

Parasítica

Superfamília **Archaeocynipoidea** Kovalev 1995

Família †**Archaeocynipidae** Rasnitsyn & Kovalev 1988: corpo pequeno e robusto. Asa anterior sem pterostigma. Pronoto alcança a tégula e tem mesma largura do escutelo. Gáster lateralmente achatado.

Superfamília **Ceraphronoidea** Haliday 1833

Família †**Stigmaphronidae** Kozlov 1975: antena com 11 segmentos. Pronoto se estende até a tégula. Asa anterior distalmente mais larga; nervação bastante reduzida, com pterostigma

longo e nervuras C e R finas. Tíbias das pernas anteriores com dois espinhos e das posteriores, largas e achatadas, com espinhos tibiais; tarsos longos.

Superfamília **Chalcidoidea** Latreille 1817

Família **Chalcididae** Leach 1815: corpo robusto, com até 9mm de comprimento. Antenas com 11 a 13 segmentos. Asas anteriores com nervura marginal muito curta ou muito longa. Pernas posteriores com fêmur robusto. Gáster subséssil ou claramente peciolado.

Família **Mymaridae** Haliday 1833: antenas com 8 a 13 segmentos, raramente menos, geralmente longas e filiformes nos machos, mais curta e com uma clava apical nas fêmeas. Propódeo em geral curto. Asas anteriores geralmente reduzidas ou ausentes, mas, se desenvolvidas, com pouca nervação.

Superfamília **Cynipoidea** Latreille 1802

Família **Figitidae** Forster 1869: corpo pequeno e asas grandes. Antenas com 13 segmentos nas fêmeas e 14 nos machos, com o terceiro segmento por vezes ventralmente emarginado. Escutelo frequentemente com espinho. Gáster não claramente comprimido nos machos. Segundo ou terceiro tergito das fêmeas em geral mais desenvolvido.

Superfamília **Ephialtitoidea** Handlirsch 1906

Família †**Ephialtitidae** Handlirsch 1906: corpo pequeno com ovipositor muito longo. Antena com 12 a 30 segmentos. Propódeo em geral largo, achatado ou pouco convexo. Asas anteriores com 10 células fechadas, 1r-rs obsoleta, ocasionalmente alcançando o pterostigma, nervura longitudinal 2r-m e célula 2A geralmente fechada.

Superfamília **Evanioidea** Latreille 1802

Família †**Andreneliidae** Rasnitsyn & Martinez-Delclòs 2000: antenas em geral com 19 segmentos desiguais; pronoto medialmente curto; metassoma preso na superfície dorsal do propódeo; primeiro segmento metassomal subcilíndrico. Largo pterostigma na asa anterior e nervuras C, 2-3rm, 2m-cu, M e Cu aparentemente ausentes.

Família **Aulacidae** Shuckard 1841: antenas bem acima dos clipeos. Pescoço distinto. Propódeo piramidal, com o gáster no ápice. Gáster arredondado a elipsoidal com esternitos bem esclerosados. Asas anteriores com 4,4 a 7,1mm de comprimento e nervação completa; asas posteriores com nervuras reduzidas. Ovipositor longo.

Família †**Praeaulacidae** Rasnitsyn 1972: antenas com mais de 28 segmentos, escapo curto. Longo pronoto. Nervação da asa completa, com célula 2A ausente na asa anterior. Metassoma sem segmentos basais tubulares. Ovipositor longo.

Família **Evaniidae** Leach 1815: antenas com 10 ou 13 segmentos, de mesmo número em machos e fêmeas. Pescoço curto. Mesossoma muito esclerosado e ornamentado,

proporcionalmente alto e curto. Asas anteriores sem nervuras transversais na porção distal. Ovipositor curto e fino.

Família **Gasteruptiidae** Ashmead 1900: corpo alongado de tamanho médio e asas anteriores de 3,9 a 7,5mm. Antenas com 13 segmentos nos machos e 14 nas fêmeas. Asas anteriores com nervação bem desenvolvida, e posteriores com a maioria das nervuras obsoletas. Tíbias posteriores clavadas.

Superfamília **Ichneumonoidea** Latreille 1802

Família **Braconidae** Latreille 1829: antenas com mais de 16 segmentos, podendo chegar a 100. A maioria possui grandes asas e pterostigma bem diferenciado.

Família †**Eoichneumonidae** Latreille 1829: nervuras costal e subcostal separadas, que confluem rapidamente, isolando uma célula costal oblonga nas asas anteriores.

Família **Ichneumonidae** Latreille 1802: a maioria com grandes asas (até 27mm), mas também com asas rudimentares ou ápteras. Antenas não geniculadas, em geral não clavadas, com 13 segmentos ou mais. Pterostigma distinto.

Família †**Praeichneumonidae** Rasnitsyn 1983: com antenas filiformes muito longas. A maioria com asas grandes e pterostigma alongado; asa anterior com nervuras Rs+M presentes; nervuras transversais 2r-m, 3r-m, e 2m-cu igualmente bem desenvolvidas.

Superfamília **Megalyroidea** Schletterer 1889

Família **Megalyridae** Schletterer 1890: corpo robusto e cilíndrico. Antenas com 12 segmentos delgados, inseridas perto do clipeo. Asas anteriores com duas ou quatro células, e pterostigma pequeno ou indistinto. Metassoma elipsoidal com o primeiro segmento subcônico.

Superfamília **Mymarommatoidea** Debauche 1948

Família **Mymaromatidae** Debauche 1948: corpo pequeno. Antenas geniculadas com escapo alongado. Asas anteriores com cerca de 0,7mm e posteriores reduzidas. Pronoto quase alcançando a tégula. Gáster com dois segmentos delgados peciolados.

Superfamília **Platygastroidea** Thomson 1858

Família **Scelionidae** Thomson 1858: nervação bastante reduzida. Metassoma longo e achatado, não pedunculado, ventralmente marcado por um sulco e ornado por uma carena.

Superfamília **Proctotrupoidea** Leach 1815

Família **Diapriidae** Haliday 1833: a maioria de pequeno porte. Antenas com 11 a 15 segmentos nas fêmeas, e 13 a 14, nos machos, com o primeiro ou segundo segmento do flagelo diferenciado, conforme o sexo. Escapo alongado. Asas anteriores sem pterostigma.

Família **Heloridae** Forster 1856: corpo pequeno e asas anteriores com até 4,3mm de comprimento. Antenas centrais com 15 segmentos. Nervação das asas anteriores com célula costal, 1M triangular e célula marginal 3R1 subtriangular. Primeiro segmento do gáster delgado. Garra tarsal.

Família †**Mesoserphidae** Kozlov 1970: formas muito pequenas com o primeiro segmento metassomal cilíndrico. Antena com 15 ou mais segmentos nas fêmeas. Gáster com 7 tergitos. Asas com pterostigma grande e alongado.

Família **Monomachidae** Schulz 1911: corpo com até 18mm de comprimento. Metassoma alargado na fêmea, e delgado e semicircular no macho. Propódeo coniforme. Asas anteriores com pterostigma relativamente pequeno e no mínimo 5 células fechadas. Primeiro tergo do metassoma forma um largo e delgado pecíolo.

Família **Pelecinidae** Haliday 1840: corpo com cerca de 20mm de comprimento, mas as fêmeas podem alcançar mais de 70mm. Metassoma alargado e tubular nas fêmeas, e mais curto e posteriormente mais espesso nos machos. O primeiro tergo forma o pecíolo.

Família **Proctotrupidae** Leach 1815: corpo de pequeno a médio porte. Antenas com 13 segmentos inseridas na parte central. Asas anteriores com célula marginal diminuta. Fêmeas por vezes ápteras ou com asas reduzidas. Asas posteriores sem células.

Família **Roproniidae** Viereck 1916: corpo pequeno, com nervação reduzida na porção marginal das asas anteriores.

Família †**Serphitidae** Brues 1937: antena com 10 segmentos e flagelo clavado; escapo três vezes mais longo do que largo. Mandíbulas grandes. Prótorax curto. Asas anteriores com apenas uma nervura longitudinal e sem células.

Superfamília **Trigonalyoidea** Schulz 1900

Família **Trigonalyidae** Cresson 1887: corpo medindo até 13mm. Antenas com 15 a 27 segmentos. Asas anteriores em geral com 10 células fechadas, incluindo a costal. Pernas com trocânteres de dois segmentos. Primeiro segmento do metassoma cônico, com distintos tergo e esterno.

Aculeata

Superfamília **Apoidea** Latreille 1802

Família †**Baissodidae** Rasnitsyn 1975: asas grandes com muitas células; pernas longas e com espinhos. Pronoto estende-se até a tégula.

Família **Crabronidae** Latreille 1802: pequeno; antenas recurvadas, basal e distalmente mais finas; pronoto em forma de colar; asas estreitas e finas; esporo apical nas tíbias.

Família **Sphecidae** Latreille 1802 (Fig.15): asas grandes. Antenas com 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos. Pronoto curto e transverso fundido ao mesotórax sem alcançar a tégula. Asas anteriores com muitas nervuras e células.

Família **Megaspilidae** Ashmead 1888: corpo pequeno. Asas anteriores com até 3,5mm, podendo ser rudimentares ou ausentes. Antenas geniculadas com 11 segmentos, geralmente inseridas perto da boca. Pronoto estende-se até a tégula.



Figura 15. Representante atual da família Sphecidae: *Prionyx* sp. (escala de 2mm).

Superfamília **Chrysoidea** Latreille 1802

Família **Bethylidae** Forster 1856: cabeça geralmente alongada. Antenas perto do clipeo com 12 a 13 segmentos. Em indivíduos alados, o pronoto alcança a tégula. Fêmeas ápteras e machos quase sempre alados (raramente com asas rudimentares). Asas anteriores com nervação reduzida. Dimorfismo sexual de moderado a extremo.

Família †**Bethylonymidae** Rasnitsyn 1975: Antenas com 13 segmentos. Asas com venação completa (exceto parte da nervura Cu na asa posterior). Curto ferrão. Constrição entre tórax e abdômen pouco desenvolvida.

Família **Chrysididae** Latreille 1802 (Fig.16): gáster com reduzido número de segmentos: 3 a 4 segmentos nas fêmeas, e 3 a 5 nos machos. Asas posteriores sem células e lobo jugal.

Família **Dryinidae** Haliday 1833: antenas com 10 segmentos. Machos sempre alados e fêmeas ápteras ou com asas rudimentares. Área central da asa anterior com nervuras delicadas ou ausentes.



Figura 16. Representante atual da família Chrysididae: *Chrisis* sp. (escala de 2mm).

Superfamília **Vespoidea** Latreille 1802

Família **Formicidae** Latreille 1802 (Fig.17a): representada por três castas: operárias ápteras, fêmeas rainhas aladas ou não, e machos geralmente alados. Antenas anguladas, com segmento basal bastante alongado: rainhas e operárias com 10 a 12 segmentos, machos com 10 a 13.

Família †**Falsiformicidae** Rasnitsyn 1975: antenas distintamente geniculadas, dobradas após o escapo muito longo. Corpo com mesossoma e metassoma alongados.

Família **Mutillidae** Latreille 1802: dimorfismo sexual forte: machos sempre alados e fêmeas ápteras. Antenas com 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos. Pronoto voltado em direção a tégula nos machos.

Família **Pompilidae** Latreille 1804 (Fig.17b): corpo pequeno a médio, com asas grandes. Antenas com 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos. Pronoto com um colar anterior alcançando a tégula. Asas anteriores com 10 células e posteriores com 3. Fêmures e tíbias longos.

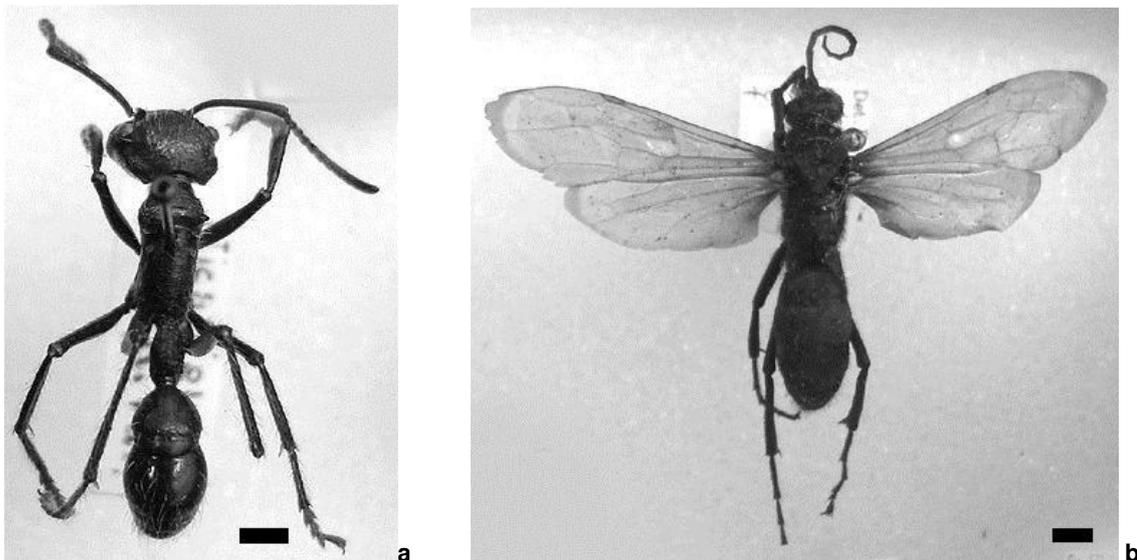


Figura 17. Representantes atuais das famílias: a - Formicidae (*Paraponera* sp.); b - Pompilidae (*Chirodamus* sp.) (escala de 2mm).

Família **Rhopalosomatidae** Ashmead 1896: olhos com a margem interna profundamente emarginada ou sub-retilínea. Pronoto com margem posterodorsal côncava. Asas posteriores com distintos lobos claval e jugal. Tíbias médias com calcares.

Família **Sapygidae** Latreille 1796: de pequeno porte, com pernas robustas, sem espinhos; fêmeas frequentemente ápteras. Olhos com a margem interna profundamente entalhada. Nervuras atingem a margem das asas.

Família **Scoliidae** Rasnitsyn 1977 (Fig.18): asas grandes. Antenas com 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos. Margem interna dos olhos bastante emarginada. Pronoto imóvel ligado ao mesotórax. Machos menores e mais delgados do que as fêmeas.

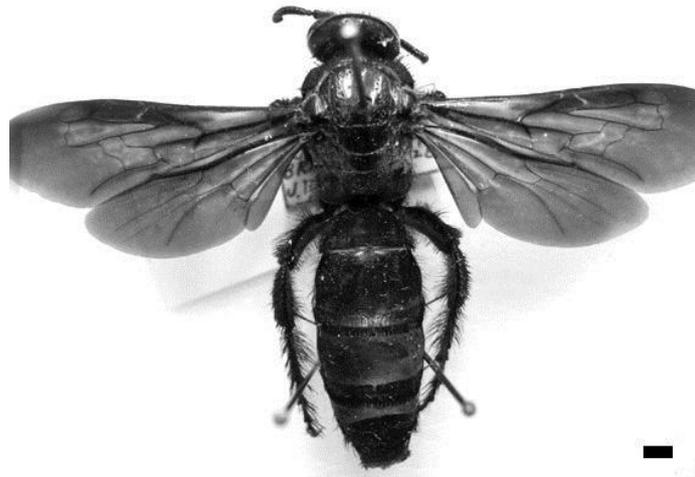


Figura 18. Representantes atuais da família Scoliidæ (*Campsomeris* sp.) (escala de 2mm).

Família **Tiphiidæ** Leach 1815 (Fig.19a): machos sempre alados e fêmeas ápteras ou não.

Antenas com 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos. Asas posteriores com células.

Família **Vespidae** Latreille 1802 (Fig.19b): com asas grandes. Antenas com 12 segmentos em

fêmeas rainhas e operárias, e 13 nos machos. Margem interior dos olhos emarginada.

Pronoto alcançando a tégula. Distinta constrição entre o primeiro e segundo esternito. Tíbias médias com dois espinhos. Garras tarsais simples.

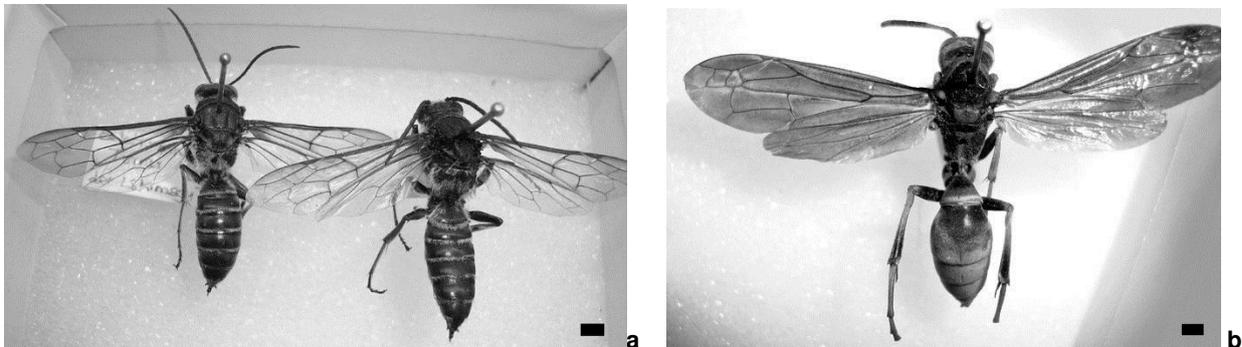


Figura 19. Representantes atuais das famílias: a - Tiphiidæ (*Tiphia* sp.); b - Vespidae (*Polistes* sp.) (escala de 2mm).

4.3. Ecologia

Os ambientes adequados à vida das larvas e adultos dos himenópteros são os terrestres, principalmente nas áreas ao redor de corpos d'água. Não vivem em mar aberto, sendo assim indicadores da presença de terras emersas. A maioria pode voar com seus dois pares de asas membranosas, invadindo assim o ambiente aéreo. São encontrados em climas tropicais e também mais amenos, como temperados e temperados frios, mas nunca polares. A maioria das vespas do grupo dos Symphyta, por terem alguma dificuldade para voar, encontra-se em climas úmidos (Gauld & Bolton, 1988; Noyes, 1989; Gaston, 1991; Stork, 1991; Hanson & Gauld, 1995; Grimaldi & Engel, 2005). Vespas e abelhas polinizadoras de angiospermas

parecem acompanhar a distribuição geográfica destas, que não ocorrem nos climas muito frios e árticos das altas latitudes. Atualmente, os Symphyta ocorrem principalmente em áreas tropicais úmidas e os Apocrita, em regiões mais temperadas (Grissell, 1999).

Nos himenópteros, a metamorfose é completa (holometabolía) e as larvas são morfo-fisiologicamente diferentes dos adultos, passando por este processo em ambiente terrestre. Após os ovos eclodirem, o organismo passa por três fases: a larval, sem asas; a intermediária, denominada pupa, na qual o organismo fica quase imóvel dentro de um casulo e na qual ocorrem profundas mudanças; e a de imago, alcançada após o animal passar por uma ecdise, atingindo então o estágio adulto, no qual pode reproduzir-se (Bachmann, 2008). Várias larvas dos Apocrita podem surgir a partir de um único ovo, por partenogênese. Os indivíduos machos provêm de ovos não fertilizados, sendo assim haplóides, o que os torna mais vulneráveis na competição por alimento com as fêmeas, morrendo ainda no período larval. Existem machos diplóides, em especial nos aculeatas sociais, mas normalmente eles também não sobrevivem ao período larval (Grimaldi & Engel, 2005). Assim, em geral, as formas adultas são fêmeas. A maioria dos Symphyta tem uma única procriação por ano, passando o inverno como larva (em período final de desenvolvimento) ou como pupa em qualquer lugar onde obtenha proteção (solo ou planta parasitada), completando sua metamorfose na primavera. Poucos Symphyta passam o inverno na forma de ovos. Alguns permanecem por vários anos como pupa, num período conhecido como diapausa (Gauld & Bolton, 1988).

Os Symphyta adultos, exceto os da família Orussidae, são fitófagos e a grande maioria se alimenta de flores e folhas. Suas larvas, que têm na folhagem sua alimentação exclusiva, possuem a forma de lagarta (eruciforme), assim como as espécies que perfuram frutas ou troncos de árvore (Gauld & Bolton, 1988). Eles depositam os ovos no corpo do hospedeiro e as espécies que possuem longo ovipositor, depositam-nos em cavidades ou em casulos de outros insetos. As larvas de algumas formas de Apocrita são parasitas ou predadoras de outros insetos, invertebrados ou vegetais. Os adultos se alimentam principalmente de flores, seiva e outros materiais da planta, enquanto que as espécies parasitas se alimentam dos fluidos dos corpos parasitados. Vários Apocrita possuem uma dieta alimentar baseada em uma única espécie vegetal, enquanto outros se alimentam de forma variada, com duas ou mais espécies como fonte de alimento. Há formas que são secundariamente fitófagas, alimentando-se de grãos de pólen, endosperma de sementes e tecidos de galha. Alguns Apocrita atacam insetos que parasitam outro inseto, sendo denominados hiperparasitas (Borror & DeLong, 1970; Gauld & Bolton, 1988).

Entre os himenópteros, há muitas espécies com organização social bem estabelecida, sendo reconhecidos como uma ordem de insetos eusociais. Os grupos mais conhecidos que mostram

relação de cuidado com a prole, hierarquia no ninho e divisão de trabalho são o das abelhas e o das formigas. Entretanto, há vespas atuais com comportamento social, ainda que pouco estudado. Quanto a relações dos himenópteros com humanos, muitos são importantes para a economia, pois as abelhas colaboram na produção de mel e na polinização vegetal, as vespas agem como pesticidas naturais no controle de pragas na agricultura, e as formigas servem de alimento para populações mais carentes. Por outro lado, a maioria dos Apocrita Aculeata ferrou os humanos, causando problemas. As vespas podem prejudicar plantações ao depositar seus ovos ou se alimentar, assim como as formigas, que costumam comer vegetais.

4.4. História geológica

A história geológica dos himenópteros é bastante complexa e cheia de lacunas, dada a diversidade do grupo e a relativa dificuldade de acesso às regiões onde ocorrem com maior frequência, como a árida Mongólia e a gelada Sibéria (Hessel & Carvalho, 2011). A síntese que é apresentada a seguir (Tabelas 1-5) foi baseada principalmente em Rasnitsyn (1988), Darling & Sharkey (1990), Labandeira (1994), Rasnitsyn & Quicke (2002) e Grimaldi & Engel (2005), reunindo apenas as famílias com representantes fósseis.

Os himenópteros mais antigos, da família Xyelidae, do grupo dos Symphyta, provêm de camadas neotriássicas (Carniano) aflorantes em Queensland, Austrália (Riek, 1955) e possivelmente triássicas da África (Schlüter, 2000). O próximo registro mais antigo provém do Eojurássico (Pliensbachiano) de Kisyl-Kiya, na Turquia. Desde então, os himenópteros sofreram uma diversificação exponencial, compondo as 107 famílias com registro fossilífero. No Jurássico, existiram apenas representantes de vespas. No Cretáceo, os himenópteros tornaram-se mais diversificados, talvez por se adaptarem a regiões temperadas (Grimaldi & Engel, 2005) e seguirem a radiação das angiospermas para latitudes mais altas. No Eocretáceo surgiram as formigas e no Neocretáceo, as abelhas. No Cenozóico, a diversidade de vespas diminuiu e das abelhas aumentou.

No andar Hettanguiano, início do Jurássico, surgiram representantes da família †Mesoserphidae (Tabela 1), também com ocorrências até o Albiano do nordeste da Rússia, oeste da Mongólia e nordeste do Brasil. No andar subsequente, o Sinemuriano, apareceram três novas famílias: †Ephialtitidae (ocorrente na Europa, Brasil e norte da Rússia, extinta no Eocretáceo), †Karativitidae (encontrada no sul do Cazaquistão, sendo extinta no Neojurássico), e Megalyridae, ainda com formas viventes. No Pliensbaquiano, surgiram as famílias dos Siricidae, †Gigasiricidae e †Sepulcidae (estas extintas no mesocretáceo), que são os primeiros representantes dos Symphyta, ocorrendo no nordeste da China e do Brasil. No último andar do

Eojurássico, o Toarciano, surgiram apenas duas famílias: †Pararchexyelidae, documentada no sul do Cazaquistão, e †Xyelydidae, no nordeste da China e norte da Rússia.

Tabela 1. Distribuição temporal de famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram do Ladiniano (Neotriássico) ao Oxfordiano (Neojurássico; conforme Rasnitsyn, 1988; Darling & Sharkey, 1990; Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).

Famílias	Tr			J										K										T					Q							
	Ladimiano	Carniano	Norian	Fetiano	Helanguiano	Sinemuriano	Pliensbaquiano	Toarciano	Aaleniano	Bajociano	Bathoniano	Caloviano	Oxfordiano	Kimmeridgiano	Titoniano	Berriassiano	Valangiano	Hauteriviano	Barremiano	Aptiano	Albiano	Cenomaniano	Turoniano	Coniaciano	Santoniano	Campaniano	Maastrichtiano	Paleoceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno		
†Praesiricidae																																				
†Bethylonymidae																																				
†Jurapriidae																																				
†Baissodidae																																				
†Praeaulacidae																																				
Anaxyelidae																																				
Pamphilidae																																				
Heloridae																																				
†Limnetidae																																				
†Sinoryssidae																																				
Roproniidae																																				
†Xyelydidae																																				
†Pararchexyelidae																																				
Siricidae																																				
†Sepulcidae																																				
†Gigasiricidae																																				
Megalyridae																																				
†Ephialtitidae																																				
†Karativitidae																																				
†Mesoserphidae																																				
Xyelidae																																				

No início do Mesojurássico, no Aaleniano, surgiu uma única nova família, a dos Roproniidae. No Bajociano, os himenópteros se diversificaram bastante, com o surgimento de seis novas famílias: †Baissodidae, †Limnetidae, †Sinoryssidae, Heloridae, Anaxyelidae e Pamphilidae, as duas últimas pertencentes aos Symphyta. Estão presentes principalmente em estratos mais recentes da Mongólia, norte da Rússia e leste da Austrália. No Bathoniano, surgiu a família dos †Praeaulacidae, extinta no Aptiano, com representantes na Ásia e Austrália.

O Neojurássico é um tempo de grande radiação dos himenópteros, com o surgimento de 23 novas famílias. No Oxfordiano, três novas famílias extintas no Cretáceo são registradas: †Jurapriidae (exclusivamente oxfordiana), †Praesiricidae, principalmente conhecidas da Rússia, Mongólia e nordeste da China, e †Bethylonymidae, registrada em estratos eojurássicos do Cazaquistão e região da Transbaikalia russa e eocretáceos da China, Inglaterra e Espanha. Do andar subsequente, o Kimmeridgiano, surgiram representantes de famílias já extintas de apocritas setentrionais (Tabela 2): †Praeichneumonidae (registrada até o Aptiano da Mongólia), †Xyelotomidae (distribuída até o Albiano da Rússia e Mongólia), †Stigmaphronidae (conhecida até o Campaniano da Sibéria e Alaska) e †Serphitidae (ocorrente até o Maastrichtiano da Sibéria e Canadá). As demais 16 famílias, predominantemente encontradas no Canadá, Sibéria, Mongólia, Austrália, Brasil e oeste da Europa, ainda possuem representantes atuais:

Aulacidae, Bethylidae, Braconidae, Chrysididae, Dryinidae, Evaniidae, Gasteruptionidae, Ichneumonidae, Megaspilidae, Monomachidae, Pelecinidae, Pompilidae, Proctotrupidae, Scolidae, Sphecidae e Tenthredinidae, esta a única representante dos Symphyta.

Tabela 2. Distribuição temporal de famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram do Kimmeridgiano (Neojurássico; conforme Rasnitsyn, 1988; Darling & Sharkey, 1990; Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).

Famílias	Tr				J								K										T				Q							
	Ladiniano	Carniano	Noriano	Retiano	Hetangiano	Sinemuriano	Pliensbaquiano	Toarciano	Aaleniano	Bajociano	Batoniano	Caloviano	Oxfordiano	Kimmeridgiano	Titoniano	Berriasiano	Valangiano	Hauteriviano	Barremiano	Aptiano	Albiano	Cenomaniano	Turoniano	Coniaciano	Santoniano	Campaniano	Maastrichtiano	Paleoceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno
Bethylidae																																		
Chrysididae																																		
Dryinidae																																		
Sphecidae																																		
Scolidae																																		
Megaspilidae																																		
Pompilidae																																		
Aulacidae																																		
Braconidae																																		
Evaniidae																																		
Gasteruptionidae																																		
Ichneumonidae																																		
Monomachidae																																		
Pelecinidae																																		
Proctotrupidae																																		
Tenthredinidae																																		
†Serphitidae																																		
†Stigmaphronidae																																		
†Xyelotomidae																																		
†Praeichneumonidae																																		

No Berriasiano, início do Cretáceo, surgiram cinco famílias (Tabela 3), sendo uma extinta no final do período, a dos Falsiformicidae, registrada em camadas da Sibéria. A família Andreneliidae, ocorrente na Espanha, desapareceu no Valangiano. As famílias com representantes atuais são Chalcididae, Stigmaphronidae e Trigonalidae, que ocorrem principalmente no Alaska, Rússia e China. A família Formicidae foi registrada em terrenos possivelmente hauterivianos da Austrália, aptianos e oligocenos do Brasil e turonianos dos Estados Unidos. A família Mymaridae, também surgida no Hauteriviano, ocorre no Canadá e França, ainda com representantes atuais.

No final do Eocretáceo, há duas famílias exclusivamente aptianas: †Archaeocynipidae, registrada na Mongólia e Brasil, e †Eoichneumonidae, encontrada na Sibéria, Mongólia e sudeste da Austrália. Mais nove famílias surgiram no Aptiano, todas ainda existentes, descritas principalmente do nordeste do Brasil, mas também com ocorrências na Rússia siberiana, sul do Cazaquistão, nordeste da China, leste da Austrália, Canadá e França (Tabela 3): Diapriidae, Figitidae, Mutillidae, Mymaromatidae, Rhopalosomatidae, Sapygidae, Scelionidae, Tiphiidae e Vespidae. No Albiano surgiram três novas famílias ainda viventes: Cephidae, encontrados na Mongólia, e Masaridae e Xiphydriidae, de ocorrência mais ampla. Outra

família que apareceu no Albiano, †Armaniidae, foi registrada em terrenos siberianos da Rússia e no Cazaquistão, tendo desaparecido no Turoniano.

Tabela 3. Distribuição temporal de famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram no Eocretáceo (Berriasiano ao Aptiano; conforme Rasnitsyn, 1988; Darling & Sharkey, 1990; Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).

Famílias	Tr			J										K							T				Q											
	Ladiniano	Carniano	Norian	Retiano	Hetanguiano	Sinemuriano	Pliensbaquiano	Toarciano	Aaleniano	Bajociano	Batoniano	Caloviano	Oxfordiano	Kimmeridgiano	Titoniano	Berriasiano	Valangiano	Hauteriviano	Barremiano	Aptiano	Albiano	Cenomaniano	Turoniano	Coniaciano	Santoniano	Campaniano	Maastrichtiano	Paleoceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno		
Mutillidae																																				
Rhopalosomatidae																																				
Sapygidae																																				
Tiphiidae																																				
Vespidae																																				
Diapriidae																																				
Figitidae																																				
Mymaromatidae																																				
Scelionidae																																				
†Archaeocynipidae																																				
†Eoichneumonidae																																				
Formicidae																																				
Mymaridae																																				
Andreliidae																																				
Chalcididae																																				
Trigonalidae																																				
†Falsiformicidae																																				

No Cenomaniano, início do Neocretáceo (Tabela 4), apareceram novas cinco famílias distribuídas em latitudes bem setentrionais (Canadá, Alaska e Sibéria): Cynipidae, Orussidae, Scolebythidae, Tetracampidae e †Spheconymidae, esta a única já desaparecida (no Campaniano). No Turoniano, surgiram quatro famílias, em geral com representantes encontrados em âmbar do Alaska e Canadá: †Eupelmidae (desaparecida no Campaniano), Ceraphronidae, Eulophidae e Eumenidae. No Santoniano, apareceram novas seis famílias: Crabronidae, Iballiidae, Plumariidae, Pteromalidae, Torymidae e †Maimetsheidae, esta desaparecida um andar antes do final do período, tendo as demais representantes atuais. No Campaniano, já próximo ao término do Cretáceo, surgiram quatro famílias, uma delas de grande importância na era vindoura: os Apidae (abelhas), registrados em depósitos neocretáceos do Uruguai, Estados Unidos e Europa. As demais famílias, registradas no Canadá, inclusive em âmbar, são: Ormyridae, Trichogrammatidae e Vanhorniidae.

Tabela 4. Distribuição temporal de famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram no Cretáceo (Albiano ao Maastrichtiano; conforme Rasnitsyn, 1988; Darling & Sharkey, 1990; Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).

Famílias	Tr				J										K										T				Q							
	Ladiniano	Carniano	Noriano	Retiano	Hetangiano	Sinemuriano	Pliensbaquiano	Toarciano	Aaleniano	Bajociano	Batoniano	Caloviano	Oxfordiano	Kimmeridgiano	Titoniano	Berriasiano	Valangiano	Hauteriviano	Barremiano	Aptiano	Albiano	Cenomaniano	Turoniano	Coniaciano	Santoniano	Campaniano	Maastrichtiano	Paleoceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno		
Apidae																																				
Ormyridae																																				
Trichogrammatidae																																				
Vanhorniidae																																				
Crabronidae																																				
Ibaliidae																																				
Plumariidae																																				
Pteromalidae																																				
Torymidae																																				
†Maimetsheidae																																				
Ceraphronidae																																				
Eulophidae																																				
Eumenidae																																				
†Eupelmidae																																				
Cynipidae																																				
Orussidae																																				
Scolecbythidae																																				
Tetracampidae																																				
†Spheconyrmidae																																				
Cepidae																																				
Xiphydriidae																																				
†Armaniidae																																				

A himenopterofauna do Cenozóico (Tabela 5) mostrou a grande radiação filogenética no início do Oligoceno, quando 16 famílias surgiram. Desde então, apenas no Pleistoceno novas formas apareceram. As famílias mais antigas do Terciário são paleocenas, uma representante dos Symphyta (Cimbicidae) e outra dos Apocrita (Platygastridae). O início do Eoceno surgiu uma segunda família de abelhas, Megachilidae, registrada nos Estados Unidos e com formas atuais, e uma família de vespas, os †Electrotomidae. No restante do Eoceno, apareceram uma família de vespas Symphyta (Argidae) e duas famílias de vespas Apocrita, com representantes fósseis encontrados no Colorado, Estados Unidos: Anthophoridae e Eurytomidae. Do Eo-oligoceno são conhecidas novas famílias, três delas de abelhas encontradas em terrenos norte-americanos: Andrenidae, Halictidae e Metillidae. Outras três famílias deste tempo pertencem aos Symphyta: Blasticotomidae, Diprionidae e Pergidae. Algumas famílias foram registradas de exemplares preservados no âmbar báltico, como †Pelecinopteridae e Sierolomorphidae. As demais oito famílias são: Agaonidae, Aphelinidae, Aphidae, Ctenoplectridae, Embolemidae, Encyrtidae, Perilampidae e Stephanidae. Ainda no Terciário, desde o Neo-oligoceno até o presente, são encontradas em âmbar da República Dominicana representantes das famílias Eucoilidae e Signiphoridae. No Quaternário, surgiram as duas últimas famílias de himenópteros com registro fóssil: Colletidae, abelhas registradas em Trinidad, e Stenotritidae, vespas conhecidas do sudeste da Austrália.

Tabela 5. Distribuição temporal das famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram a partir do Terciário (conforme Rasnitsyn, 1988; Darling & Sharkey, 1990; Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).

Famílias	Tr				J								K								T					Q										
	Ladiniano	Carniano	Noriano	Retiano	Hetanguiano	Sinemuriano	Pliensbaquiano	Toarciano	Aaleniano	Bajociano	Batoniano	Caloviano	Oxfordiano	Kimmeridgiano	Turoniano	Berriasiano	Valangiano	Hauteriviano	Barremiano	Aptiano	Albiano	Cenomaniano	Turoniano	Coniaciano	Santoniano	Campaniano	Maastrichtiano	Paleoceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno		
Colletidae																																				
Stenotritidae																																				
Agaonidae																																				
Andrenidae																																				
Aphelinidae																																				
Aphiidae																																				
Blasticotomidae																																				
Ctenoplectridae																																				
Diprionidae																																				
Embolemidae																																				
Encyrtidae																																				
Eucoilidae																																				
Halictidae																																				
Melittidae																																				
Pergidae																																				
Perilampidae																																				
Sierolomorphidae																																				
Signiphoridae																																				
Stephanidae																																				
†Pelecinopteridae																																				
Anthophoridae																																				
Argidae																																				
Eurytomidae																																				
Megachilidae																																				
†Electrotomidae																																				
Cimbicidae																																				
Platygastridae																																				

Assim, observa-se que os himenópteros eram raros no Neotriássico, mas a partir do Jurássico são insetos relativamente comuns, mostrando dois períodos de maior diversificação: no Kimmeridgiano (Neojurássico), quando surgiram 20 novas famílias, e no Oligoceno (Terciário), quando mais 17 famílias foram registradas. Entretanto essa visão pode estar distorcida pela ocorrência pontual de localidades no mundo que possuem grande número de insetos fósseis: Sibéria (Rússia), Mongólia (China, Rússia e Cazaquistão), Araripe (Brasil), Estados Unidos, República Dominicana e países bálticos. E também é influenciado pelo número de pesquisadores especialistas, por vezes em número bastante reduzido em regiões com bons jazigos fossilíferos, como o nordeste do Brasil.

Das 107 famílias de himenópteros mencionadas, uma aparentemente surgiu no Triássico, 40 apareceram no Jurássico, mais 39 famílias surgiram no Cretáceo, 25 são registradas a partir do Terciário, e duas se originaram no Quaternário. Esta distribuição é de certa forma esperada, pois mostra uma radiação inicial bastante forte e um crescimento de diversidade mais lento quando muitas formas já existem. Atualmente, há cerca de 130.000 espécies de himenópteros viventes (Sharkey, 2007).

As principais ocorrências de himenópteros registradas no Jurássico encontram-se na região do Karatau, sul do Cazaquistão, Turquia, no leste da Austrália, Espanha, Inglaterra e no oeste

européu. Do Eocretáceo, há maior diversidade de ocorrências, sendo conhecida uma dezena de localidades com maior número de himenópteros fósseis, principalmente aptianas: o lago Cedar no Canadá, a enseada Kun no Alaska, a região do Taymyr e do lago Baikal (Rússia), a região de Shandong (nordeste da China), o norte e oeste da Mongólia (China e sul do Cazaquistão), a área de Victoria (sudeste da Austrália), Besonnais na França e Araripe no nordeste do Brasil. No Neocretáceo, somam-se as ocorrências de Okhotsk no nordeste da Rússia, o território de New Jersey e Nebraska dos Estados Unidos, e a região de Alberta no Canadá. No Cenozóico, as principais ocorrências estão nos Estados Unidos: em Washington, Colorado (em Florissant) e oeste do Tennessee. Também são conhecidas ocorrências no Báltico, República Dominicana, Trinidad e sudeste da Austrália.

Himenópteros de doze diferentes famílias são registrados dentro de fragmentos de âmbar, com ocorrências no Eocretáceo (Berriasiano?) no norte da Sibéria russa, e do Neocretáceo de New Jersey e Alaska (Estados Unidos; Turoniano), e de Alberta (Canadá; Campaniano). No Terciário, são conhecidos representantes de quatro famílias de himenópteros no âmbar do Oligoceno dos países bálticos e da República Dominicana. Ainda que âmbar seja citado no Aptiano da Bacia do Araripe (Azar & Nel, 2002; Martill *et al.*, 2005; Pereira *et al.*, 2009), não há menção de ocorrência de himenópteros dentro dele.

No Campaniano, surgiu a mais antiga família de abelhas (Apidae), no Terciário (Oligoceno) mais quatro novas famílias (Andrenidae, Halictidae, Megachilidae e Melittidae) que são registradas nos Estados Unidos (Colorado e Tennessee), e no Quaternário (Pleistoceno) estão os mais antigos representantes dos Colletidae, registrados em Trinidad (Fig.20; Carvalho & Hessel, 2011). As angiospermas mais antigas são registradas em depósitos aptianos, inclusive da Bacia do Araripe, com suas flores passíveis de polinização. O surgimento no Campaniano das abelhas, agentes polinizadores incontestes, cerca de 40 milhões de anos depois, sugere ou que algumas vespas de então (provavelmente esfecídeos) desempenhavam esta função ou que o registro dos Apidae seja mais antigo, como sugere Osten (2007) em seus estudos sobre os himenópteros da Bacia do Araripe.

A maioria das 75 famílias de himenópteros existentes no Cretáceo tem representantes atuais e apenas 17 delas são extintas. Das 56 famílias ocorrentes no Eocretáceo, 22 foram mencionadas na Sibéria (Rússia), 21 na região da Mongólia (China, Rússia e Cazaquistão) e possivelmente 16 famílias na Bacia do Araripe (Brasil), mostrando que são estas as três regiões do mundo com maior potencial para o estudo de himenópteros desta idade. Naturalmente a identificação e descrição de exemplares depositados em acervos institucionais e a realização de novas coletas poderão detalhar a história geológica dos himenópteros aqui sumariada.

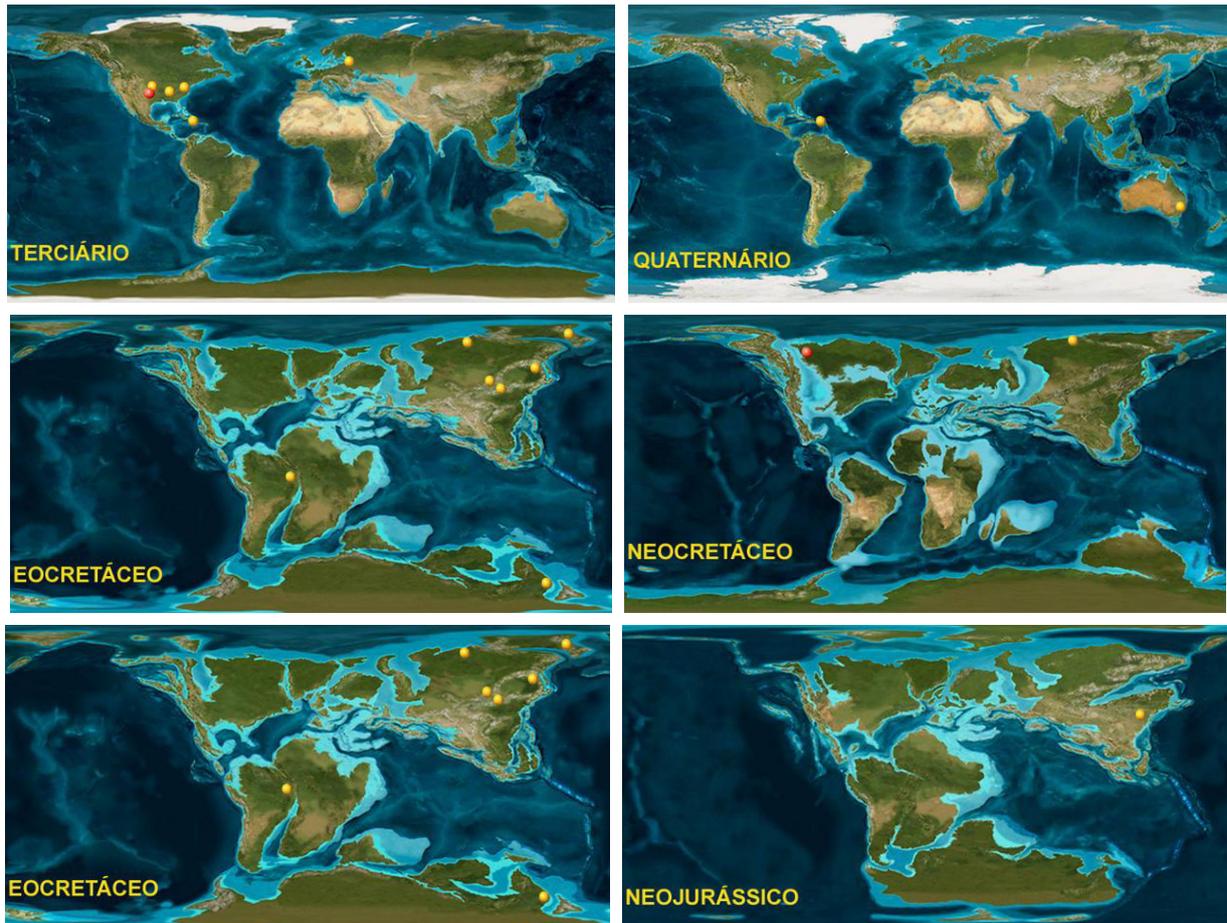


Figura 20. Ocorrência de Vespidae (pontos amarelos) e Apidae (pontos vermelhos) ao longo do tempo geológico (mapas de Scotese, 2001; baseado em Labandeira, 1994; Grimaldi & Engel, 2005; e Sharkey, 2007).

4.5. História da pesquisa dos himenópteros fósseis no Brasil

O estudo de himenópteros fósseis no Brasil é bastante recente, restringindo-se a estudos publicados há 25 anos. O primeiro registro da presença de himenópteros em rochas sedimentares brasileiras é de 1987, quando Rodrigues *et al.* descreveram a ocorrência de um ninho de vespas do gênero *Stelopolybia* sp., preservado por incrustação e substituição mineral encontrado em uma gruta calcárea na serra do Cipó, Minas Gerais, aparentando ser um subfóssil. Atualmente este exemplar encontra-se na coleção do Instituto de Biologia da Universidade Estadual do Rio de Janeiro. A primeira descrição de um himenóptero da família Formicidae é de 1989, denominado *Cariridris bipetiolata* Brandão & Martins Neto 1989, proveniente dos calcários laminados do Membro Crato da Formação Santana (Martins Neto, 2005), depositado na coleção particular de Maria Aparecida Vulcano. Neste mesmo ano, um exemplar desta unidade estratigráfica, mas da família Xyelidae, foi mencionado por Caldas *et al.* (1989), contendo grãos de pólen no interior de seu metassoma. Este exemplar hoje está perdido.

Na década de '90, baseado em fósseis desta mesma unidade da Bacia do Araripe, Sharkey descreveu os gêneros *Prosyntexis* e *Protoprocto* e três espécies (Darling & Sharkey, 1990): *Prosyntexis gouleti*, *Protoprocto asodes* e *Karataus kourios* (atual *Cratophialtites kourios*). Ainda neste mesmo ano, Darling descreveu mais dois gêneros monoespecíficos (*Architiphia rasnitsyn* e *Mesorhopalosoma cearae*) e outras duas espécies da Formação Santana: *Cretosphex parvus* e *C. magnus* (Darling & Sharkey, 1990). Um espécime indeterminado da família †Mesoserphidae também foi mencionado por Darling & Sharkey (1990). Todos participam da coleção do *American Museum of Natural History* em New York. No final da década, Martins Neto (1998) descreveu da Formação Tremembé (Terciário) da Bacia de Taubaté, duas espécies pertencentes à família Ichneumonidae: *Paratilgidopsis praecursora* e *Taubatehymen minuta*. Os holótipos e únicos exemplares conhecidos destas espécies estão depositados no Laboratório de Geociências da Universidade de Guarulhos, na cidade de mesmo nome, Estado de São Paulo. E fechando a década, Rasnitsyn & Martinez-Delclòs (1999) descreveram uma nova espécie aptiana da Bacia do Araripe, que denominam *Cretaproscolia josai*, da família Scoliidae, que se encontra na *Universidad de Barcelona*, Espanha.

No presente século, Martins Neto & Mendes (2002) descreveram uma espécie de Formicidae da Formação Fonseca (Oligoceno) em Minas Gerais: *Fonsecahymen stigmata*, cujo holótipo se encontra no Museu de História Natural da Universidade Vale do Rio Doce em Governador Valadares, Minas Gerais. Osten (2007) descreveu três exemplares dos calcários laminados da Formação Santana: *Cretoscolia brasiliensis* (Scoliidae), *Cretofedtschenkia santanensis* (Sapygidae) e um espécime referido com dúvidas ao gênero *Cretobestiola* (Sphecidae). O primeiro está na coleção particular de Masayuki Murata, em Kyoto, Japão, e os demais pertencem ao *Staatliches Museum fur Naturkunde* de Stuttgart, Alemanha. No mesmo ano e também da mesma formação, Martins Neto *et al.* (2007) publicaram a descrição de *Prosyntexis legitima*, hoje sinônimo junior de *P. gouleti*, cujo exemplar encontra-se depositado no escritório do 10º Distrito do Departamento Nacional de Produção Mineral no Crato, Ceará. Em 2009, Palmer ilustrou e citou o gênero *Cretofedtschenkia* num atlas de divulgação. Santos (2011) mencionou equivocadamente a descoberta de um representante dos Formicidae, *Martialis heureka*, em âmbar possivelmente cretáceo da Amazônia. O mais recente estudo sobre os himenópteros fósseis do Araripe foi realizado por Jattiot *et al.* (2011) que revisaram o gênero *Prosyntexis*, incluindo-o na família †Sepulcidae e descrevendo outros três exemplares mais completos do Araripe, depositados no *Muséum National d'Histoire Naturelle* em Paris.

Assim, no Brasil, os himenópteros fósseis ocorrem apenas em terrenos eocretáceos da Bacia do Araripe e terciários das bacias de Taubaté (São Paulo) e Fonseca (Minas Gerais). Os autores brasileiros que os estudaram foram Maria Aparecida Vulcano, Carlos Roberto Brandão,

Rafael Gioia Martins Neto, Fábio Prezoto, André Carneiro Melo e Márcio Mendes. Do exterior, há autores russos (Alexandr Pavlovich Rasnitsyn), norteamericanos (David Grimaldi, Christopher Darling e Michael Sharkey), ingleses (David Michael Martill), espanhóis (Xavier Martínez-Delclòs e André Nel), franceses (Romain Jattiot) e alemães (Lars Krogmann e Till Osten).

5. Himenópteros do Membro Crato

Dos insetos preservados no Membro Crato da Formação Santana na Bacia do Araripe, cerca de 4% pertencem aos himenópteros (Osten, 2007). Mais de uma dezena de famílias desta ordem já foi mencionada como ocorrente nos calcários laminados desta unidade (Labandeira, 1994; Osten, 2007), ainda que nem todos seus representantes tenham sido formalmente descritos. Há doze espécies descritas pertencentes a nove famílias (Tabela 6). A família †Sepulcidae é a única do grupo dos Symphyta; todos os demais são Apocrita.

Tabela 6. Táxons de Hymenoptera encontrados no Membro Crato da Formação Santana na Bacia do Araripe.

família	gêneros e espécies
†Sepulcidae	<i>Prosyntaxis gouleti</i> Sharkey 1990
†Ephialtidae	<i>Cratophialites kourios</i> (Sharkey 1990)
Formicidae(?)	<i>Cariridis bipetiolata</i> Brandão & Martins Neto 1989
Proctotrupidae	<i>Protoprocto asodes</i> Sharkey 1990
Rhopalosomatidae	<i>Mesorhopalosoma cearae</i> Darling 1990
Sapygidae	<i>Cretofedtschenkia santanensis</i> Osten 2007
Scoliidae	<i>Cretaproscolia josai</i> Rasnitsyn & Martinez-Delclòs 1999 <i>Cretoscolia brasiliensis</i> Osten 2007
Sphecidae	<i>Cretosphex parvus</i> Darling 1990 <i>Cretosphex magnus</i> Darling 1990 <i>Cretobestiola(?)</i> sp.
Tiphiidae	<i>Architiphia rasnitsyni</i> Darling 1990

5.1. Formas já descritas

A família Xyelidae foi mencionada por Caldas *et al.* (1989), referindo-se a um espécime hoje perdido e que continha grãos de pólen do gênero *Afropollis* no interior de seu abdômen. Darling & Sharkey (1990) registraram a presença de um representante dos †Mesoserphidae, mas não o denominaram especificamente. Este espécime, que se encontra no *American Museum of Natural History* em New York, mede 3,8mm de comprimento e tem a cabeça ligeiramente mais larga do que longa, na qual há antenas com 12 segmentos. Há famílias e superfamílias de himenópteros listadas por Martill *et al.* (2007) como ocorrentes nos calcários do Membro Crato, que os autores afirmam que seus representantes ainda não foram descritos, como Ichneumonoidea, Pompilidae, Siricidae, Vespidae e possivelmente Apidae.

A família †Sepulcidae é relativamente comum nos estratos do Neojurássico e Eocretáceo (Grimaldi & Engel, 2005). Na Bacia do Araripe está representada por uma espécie, *Prosyntexis gouleti* Sharkey 1990 (Fig.21), pois *P. legitima* Martins Neto, Melo & Prezoto 2007 é sinônimo junior de *P. gouleti* (Jattiot *et al.*, 2011). Esta espécie foi descrita com base em um espécime do *American Museum of Natural History* com 12,8mm de comprimento, tórax curto, e ovipositor com cerca de 1,7mm (Darling & Sharkey, 1990). O mesotórax é robusto e trapezoidal, mais largo do que o pronoto, que é pequeno e retangular (Jattiot *et al.*, 2011).

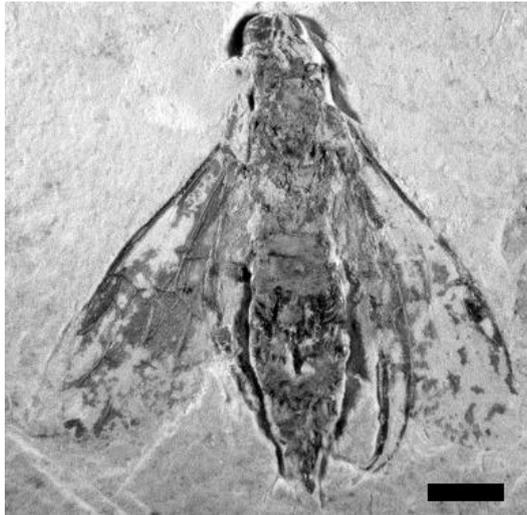


Figura 21. Holótipo de *Prosyntexis gouleti* Sharkey 1990 (AMNH 43270), *American Museum of Natural History*, New York (escala de 2mm).

A família †Ephialtitidae está representada na Formação Santana por *Cratephialtites kourios* (Sharkey 1990), do qual foram descritos dois exemplares do *American Museum of Natural History* (Fig.22), originalmente referidos ao gênero *Karataus*. Sua cabeça é bastante grande. A asa anterior tem mais de 10 células fechadas e mede cerca de 11mm de comprimento. O abdômen é contraído entre o primeiro e segundo segmentos, e o ovipositor é longo (12mm). A coxa posterior é grande e o fêmur posterior tem 2,2mm (Darling & Sharkey, 1990).

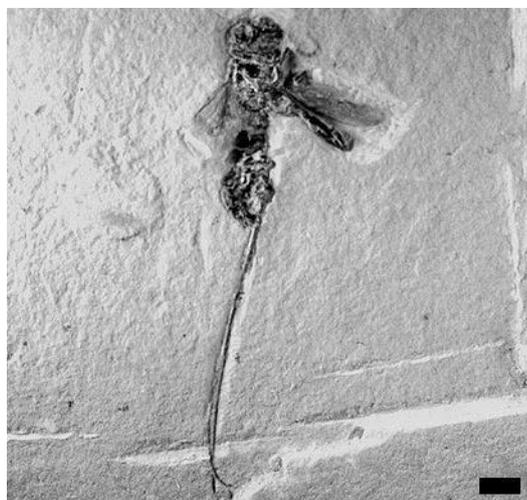


Figura 22. Holótipo de *Cratephialtites kourios* (Sharkey 1990) (AMNH 43269), *American Museum of Natural History*, New York (escala de 2mm).

A família Formicidae está representada pela espécie *Cariridris bipetiolata* Brandão & Martins Neto 1989, descrita com base em um pequeno (3,8mm) espécime fêmeo pobremente preservado e depositado na coleção particular de Maria Aparecida Vulcano em São Paulo. Posteriormente novos exemplares foram encontrados (depositados no *Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart*), possibilitando validar a espécie (Osten, 2007), ainda que não descritos ou ilustrados. Desta forma, ainda tem sua classificação controversa (Grimaldi *et al.*, 1997). No holótipo, a cabeça é arredondada, com 1,75mm de largura e 1,68mm de comprimento. O pecíolo é longo e cilíndrico, duas vezes e meia mais longo do que largo (Brandão *et al.*, 1989).

A família Proctotrupidae encontra-se representada na Bacia do Araripe pela espécie *Protopecto asodes* Sharkey 1990 (Fig.23), cujo holótipo está no *American Museum of Natural History* em New York. A cabeça é subquadrada, mais larga do que longa. O espécime mede 9,2mm de comprimento. O pronoto é subtriangular alongado e o metassoma é fusiforme, com ovipositor de 0,8mm, com bainhas curtas e robustas (Darling & Sharkey, 1990).



Figura 23. Holótipo de *Protopecto asodes* Sharkey 1990 (AMNH 44101), *American Museum of Natural History*, New York (escala de 2mm).

A família Rhopalosomatidae é representada no Membro Crato pela espécie *Mesorhopalosoma cearae* Darling 1990, descrita a partir de dois exemplares depositados no *American Museum of Natural History*. Esta espécie possui a cabeça subcircular, mais estreita do que o mesossoma, com olhos e ocelos grandes. As asas anteriores têm pterostigma alongado e 9 células fechadas, sendo a base da célula costal muito reduzida. As asas anteriores medem de 7 a 11mm de comprimento, e as posteriores, de 5 a 8mm. O maior espécime possui 16mm de comprimento. O primeiro segmento do metassoma é bem distinto dos restantes, e o gáster tem comprimento similar ao restante do corpo. Os fêmures e tíbias são longos, sem fortes espinhos (Darling & Sharkey, 1990).

A família Sapygidae na Bacia do Araripe está representada pela espécie *Cretofedtschenkia santanensis* Osten 2007, cujo holótipo e único exemplar conhecido está no *Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart*. Seu corpo mede 18mm de comprimento e as asas anteriores, 10mm. O metassoma é ovalado, estendendo-se ao aparelho ovipositor. A borda posterior do pronoto é ligeiramente côncava. Possui tíbias posteriores robustas e espinhosas (Osten, 2007).

As duas espécies da família Scoliidae da Formação Santana são bastante semelhantes: *Cretaproscolia josai* Rasnitsyn & Martinez-Delclòs 1999 e *Cretoscolia brasiliensis* Osten 2007. *C. josai* encontra-se na Universidade de Barcelona, Espanha. A asa anterior mede 6,2mm de comprimento e tem o pterostigma estreito. O metassoma é curto e largo. O primeiro esterno é oblíquo e bem delimitado, com ápice similar ao das outras formas de Scoliidae (Rasnitsyn & Martinez-Delclòs, 1999). O exemplar de *Cretoscolia brasiliensis* pertence à coleção particular de Masayuki Murata (Museu Kitakyushu) em Kyoto (Japão). Tem o propódeo alongado e tripartido, com leve constrição entre o primeiro e segundo segmento do metassoma. Seu corpo mede 13mm de comprimento e as asas anteriores, 7,8mm. A presença de rugas longitudinais na região apical das asas anteriores, classifica-a como um Scoliidae (Osten, 2007).

A família Sphecidae constitui quase a metade dos himenópteros cretáceos conhecidos (Darling & Sharkey, 1990), provavelmente por causa da ausência de abelhas no Eocretáceo (Grimaldi & Engel, 2005). Três espécies desta família foram reconhecidas nos calcários do Membro Crato: *Cretosphex magnus* Darling 1990, *Cretosphex parvus* Darling 1990 e *Cretobestiola* sp. (Osten, 2007). *Cretosphex magnus* (Fig.24a) foi descrito baseado em dois espécimes do *American Museum of Natural History*. Possui 15mm de comprimento, com asas densamente pilosas e célula marginal cinco vezes mais longa do que larga. As antenas são aproximadamente 2,5 mais longas do que largas. O metassoma é largamente ovalado, sem pecíolo. Os fêmures posteriores são robustos e fusiformes, cerca de 2,5 mais longos do que sua largura. A tíbia é longa e delgada, com distintos espinhos na superfície externa. Os tarsos são longos e finos, sem espinhos. *Cretosphex parvus* (Fig.24b) foi descrita a partir de três exemplares também depositados no *American Museum of Natural History*. É uma espécie de menor porte (cerca de 10mm de comprimento), com asas anteriores menos pilosas de cerca de 5mm de comprimento, com dez células fechadas. O metassoma é ovalado, sem pecíolo alongado. Os fêmures posteriores são fusiformes, quatro vezes mais longos do que largos. A tíbia é delgada, com distintos espinhos na superfície externa, e os delgados tarsos não têm fortes espinhos.

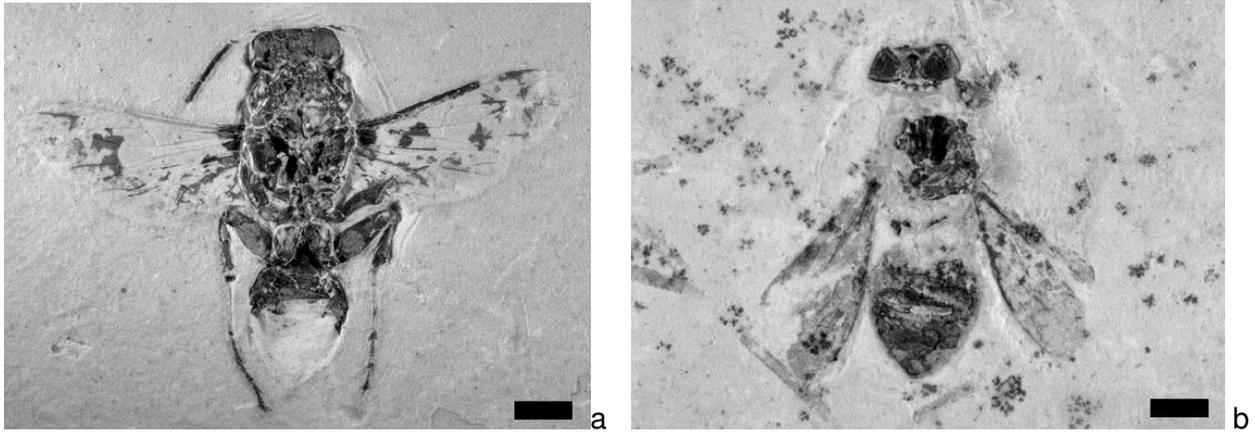


Figura 24: Sphecidae depositados no *American Museum of Natural History*, New York: A - holótipo de *Cretosphex magnus* Darling 1990 (AMNH 44107); B - parátipo de *Cretosphex parvus* Darling 1990 (AMNH 44106) (escala de 2mm).

Cretobestiola(?) sp. da Bacia do Araripe, também depositado no *American Museum of Natural History*, é considerado tentativamente como um Sphecidae, mas poderia pertencer aos Dryinidae, por causa de suas pernas extremamente longas e caso mostrasse claramente 10 segmentos antenais. Mas também poderia ser um representante dos Scolebythidae, considerando seu proepistema alongado (Darling & Sharkey, 1990). Outro exemplar de himenóptero depositado no *American Museum of Natural History*, bastante incompleto (com asas e apêndices perdidos), foi relacionado a esta espécie. Seu comprimento total é de 8mm. A cabeça, com olhos compostos, é tão ampla quanto o mesossoma, e o tórax é robusto, indicando que o era uma forma alada (Darling & Sharkey, 1990).

Existe também o registro de alguns poucos espécimes de himenópteros cuja má preservação não permite relacionar a qualquer família conhecida, tendo sido descritos como formas *incertae sedis* (Darling & Sharkey, 1990). Para determinar exatamente a que família este exemplar deveria ser referido, seria necessário obter espécimes com as nervuras das asas anteriores bem preservadas. O espécime descrito tem 7mm de comprimento, uma cabeça com grandes olhos, esférica, quase do mesmo tamanho que o mesossoma. As antenas são muito longas e finas (5mm). O mesossoma é delgado, duas vezes mais longo do que largo, com um pecíolo longo e cilíndrico que mostra curtas cristas longitudinais nos dois esternos. As pernas posteriores são muito longas e delgadas, com cerca de 7,5mm (Darling & Sharkey, 1990).

A família Tiphiidae é um grupo com ampla distribuição geográfica, representado no Brasil pela espécie *Architiphia rasnitsyni* Darling 1990 (Fig.25), descrita com base em um exemplar do *American Museum of Natural History*. Dois exemplares posteriormente encontrados são relacionados tentativamente a esta espécie, mencionados por Osten (2007), mas ainda não descritos. Os representantes da espécie têm aproximadamente 16mm de comprimento. A cabeça é subcircular, quase tão grande quanto o mesossoma, com olhos estendendo-se até quase a base da mandíbula, que é espatulada. As antenas são enroladas. As asas anteriores

têm cerca de 11mm, dez células fechadas e pterostigma quase quatro vezes mais longo do que largo. As asas posteriores têm aproximadamente de 6mm de comprimento e três células fechadas. O metassoma é alongado e sem pecíolo. Os fêmures são fusiformes e longos, e as tíbias são grossas, com espinhos (Darling & Sharkey, 1990).

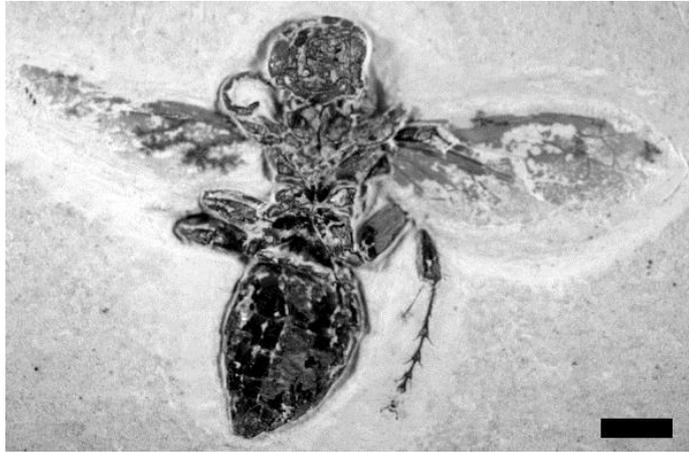


Figura 25. Holótipo de *Architiphia rasnitsyni* Darling 1990 (AMNH 43265), *American Museum of Natural History*, New York (escala de 2mm).

A descrição sintetizada das espécies acima parece demonstrar a boa preservação de delicadas estruturas morfológicas e de exemplares bem articulados, o que facilita a análise e designação específica. Mesmo assim, cada uma delas foi descrita com base em um número bastante reduzido de exemplares (de um a três). A grande maioria se encontra depositada no exterior, principalmente no *American Museum of Natural History* em New York, ou em coleções particulares, longe de seu local de ocorrência. Há menções da existência de diversos outros exemplares em instituições no Brasil e no exterior à espera de uma identificação taxonômica (Osten, 2007), sugerindo que o conhecimento sobre os himenópteros aptianos da Bacia do Araripe ainda é bastante reduzido.

5.2. Descrição de novas formas

De 2009 a 2011, dez novos exemplares de himenópteros passaram a compor o acervo de fósseis do Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri, no Crato, Ceará, que são a seguir descritos e ilustrados.

Classe Insecta Linnaeus 1758
 Ordem Hymenoptera Linnaeus 1758
 Subordem Apocrita Gerstaecker 1867
 Superfamília Apoidea Latreille 1802
 Família Sphecidae Latreille 1802

Gênero *Cretosphex* Rasnitsyn 1975

Diagnose: Nervura 1r presente como nervuras curtas; nervura transversal 1cu-a encontra-se com a bifurcação de M+Cu; nervura 3r-m inclinada para o ápice da asa; 2m-cu encontrando com 2r-m; asa posterior com nervura transversal cu-a distintamente bifurcada após a bifurcação de M+Cu (traduzido de Darling & Sharkey, 1990).

Espécie-tipo: *Cretosphex incertus* Rasnitsyn 1975

Cretosphex magnus Darling 1990

Figuras 26 a 32

Sinonimia:

1990 - Darling, 143-147, figs 12 e 18: *Cretosphex magnus* Darling, new species.

2007 - Osten, 355, 362-363, figs 11.72d, 11.75b e 11.75c: *Cretosphex magnus* Darling, 1990.

Diagnose: Comprimento total de aproximadamente 15mm; asas densamente pilosas; célula marginal mais longa, comprimento superior a 5 vezes a largura máxima; fêmures mais robustos e tarsos mais longos do que em *C. parvus* (traduzido de Darling & Sharkey, 1990).

Material: Seis exemplares: UFC-0005i (espécime fêmeo em vista dorsal, bem preservado com asas e pernas anteriores não tão bem preservadas; antenas e asas posteriores não preservadas); UFC-0007i (espécime fêmeo em vista dorsal, bem preservado, com antenas, asas não tão bem preservadas e fragmentos de pernas); UFC-0009i (espécime fêmeo em vista dorsal e cabeça lateral em boa condição, com fragmentos de pernas); UFC-0011i (espécime fêmeo em vista dorsal bem preservado, com asas não tão bem preservadas e fragmentos de pernas); UFC-0013i (espécime fêmeo? em vista dorsal, bem preservado, com asas não tão bem preservadas e fragmentos de pernas; antenas não preservadas); e UFC-0110i (espécime macho em vista ventral, bem preservado, com fragmentos de pernas).

Descrição: Corpo robusto medindo de 13mm (0005i) a 17mm (0110i), ornamentado com finas pontuações (Fig.31b). Cabeça mais larga do que longa. Antenas longas, filiformes, dobradas, não enoveladas, com cerca de 8 (0110i) a 11 segmentos (0009i e 0011i). Flagelômeros com comprimento maior do que o dobro da sua largura (Figs 29a e 32b). Escapo comprido e mais largo do que o pedicelo (0009i e 0110i), que é mais delgado do que o primeiro flagelômero. Olhos grandes e laterais a dorso-laterais (0005i e 0013i). Mesossoma alongado, com mesoesterno com duas placas subtriangulares recurvadas (0110i; Fig.32b). Metassoma ovalado-alongado, medindo cerca de 7mm. O exemplar 0011i, preservado ventralmente,

mostra um curto pecíolo (Fig.32a e b). Metassoma variando 6(?) tergos, por vezes indicados por fileiras de cerdas longas (0013i; Fig.28b). Placa pigidial convexa (0009i e 0013i) e ovipositor curto (0011i). No exemplar 0011i, preservado ventralmente, observa-se uma estrutura bilateral simétrica no final do metassoma, que se assemelha a um ovipositor recolhido. Mesopernas com coxas largas e mais curtas do que o fêmur (0110i). Com fêmures robustos, e tíbias mais delgadas com pequenos espinhos externos (Figs 27b e 28b). Tarsos longos, muito delgados, sem espinhos, sendo o basitarso extremamente longo. Nos membros posteriores, o fêmur é fusiforme e a tíbia tem um espinho longo na parte interna (0011i; Fig.30b).

Tégula bem desenvolvida com axilares em excelente preservação (0005i, 0007i e 0009i; Fig.27c). Membrana das asas com diminutos espinhos. Asa anterior medindo cerca de 7mm até 10mm (0009i), com célula costal (C) e pterostigma alongados, este com comprimento cerca de 4 vezes a largura (Figs 28, 29d, 30c e 32c). Nos exemplares 0009i e 0110i observa-se 10 células fechadas na asa anterior. Principais nervuras longitudinais (R1, M, Cu) atingem a margem da asa. Célula marginal (2R1) lanceolada, longa e não muito distante do ápice da asa, com comprimento superior a 5 vezes a largura máxima. Nervuras basais (M+RS) ligeiramente oblíquas, atingindo R antes do pterostigma. RS ligeiramente arqueada entre M+RS e 2r. Nervura 1cu-a oblíqua em direção a Cu. Nervura 2r surgindo apicalmente do pterostigma, mais distal da área mediana da asa. Nervura 1r evidenciada por um dobra (0110i). Nervuras 2r-m e 3r-m subretilíneas, sendo a 2r-m ligeiramente inclinada e a 3r-m muito inclinada para o ápice da asa (0009i). Célula 1M alongada com nervura 1m-cu longa e sinuosa que se encontra diretamente com RS. Nervura 2m-cu encontrando com 2r-m. Na asa posterior, a nervura 2r-m é subretilínea e a nervura transversal 1cu-a é sinuosa (0009i e 0110i).

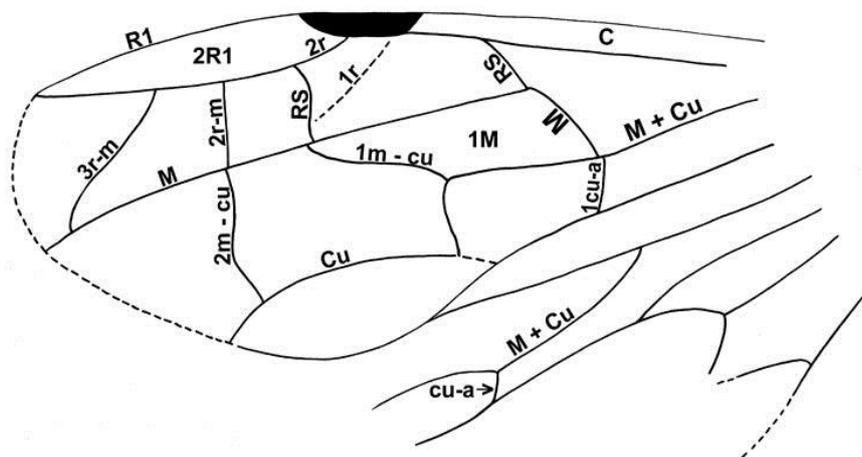


Figura 26. Desenho das nervuras e células da asa anterior e parte da asa posterior de *Cretosphex magnus* (síntese de diversos exemplares aqui estudados).

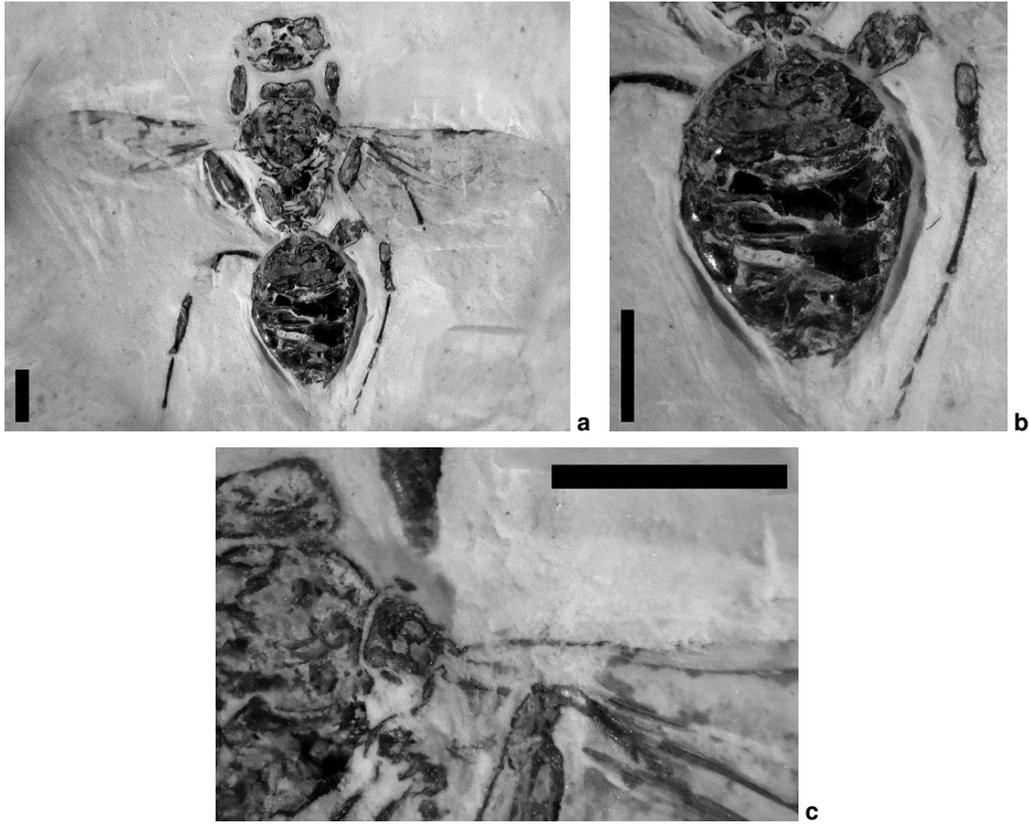


Figura 27. *Cretosphex magnus* (UFC-0005i): a - exemplar inteiro; b - metassoma e perna posterior direita; c - tégula e axilares da asa anterior direita (escala de 2mm).

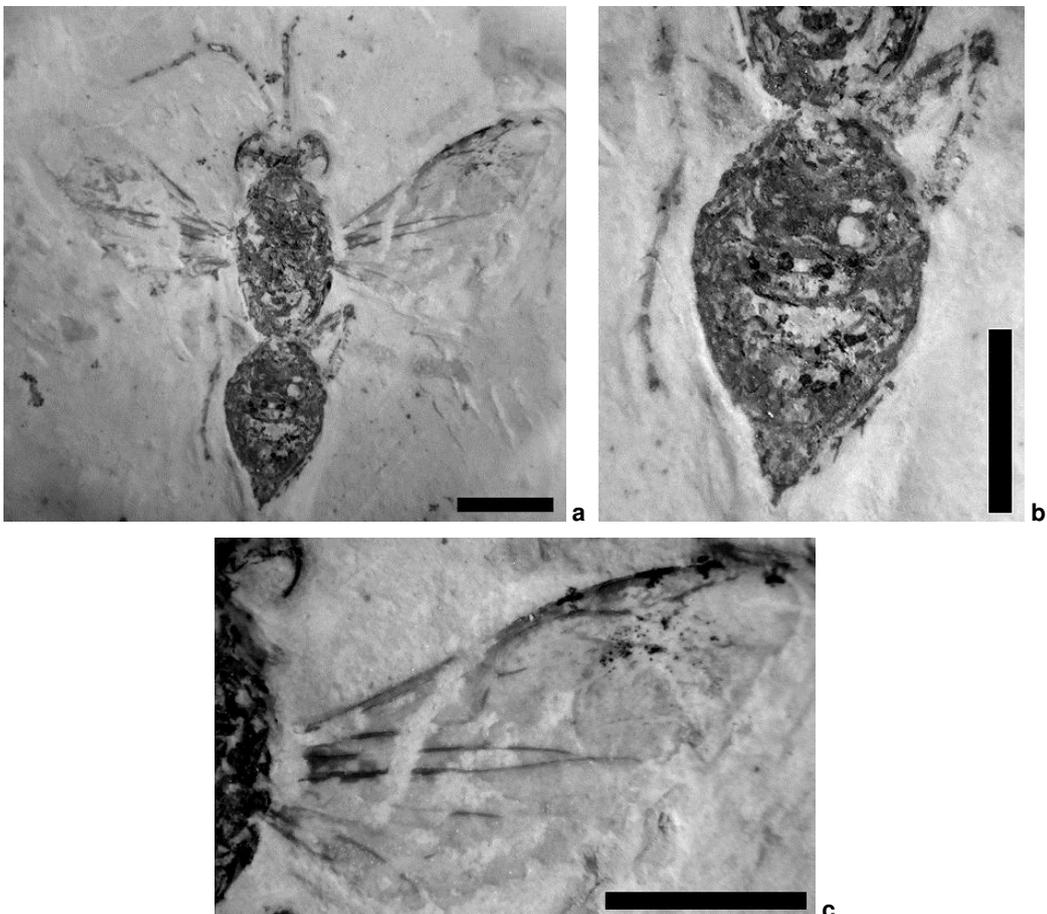


Figura 28. *Cretosphex magnus* (UFC-0007i): a - exemplar inteiro; b - metassoma e pernas posteriores; c - asa anterior e parte da asa posterior direita (escala de 2mm).

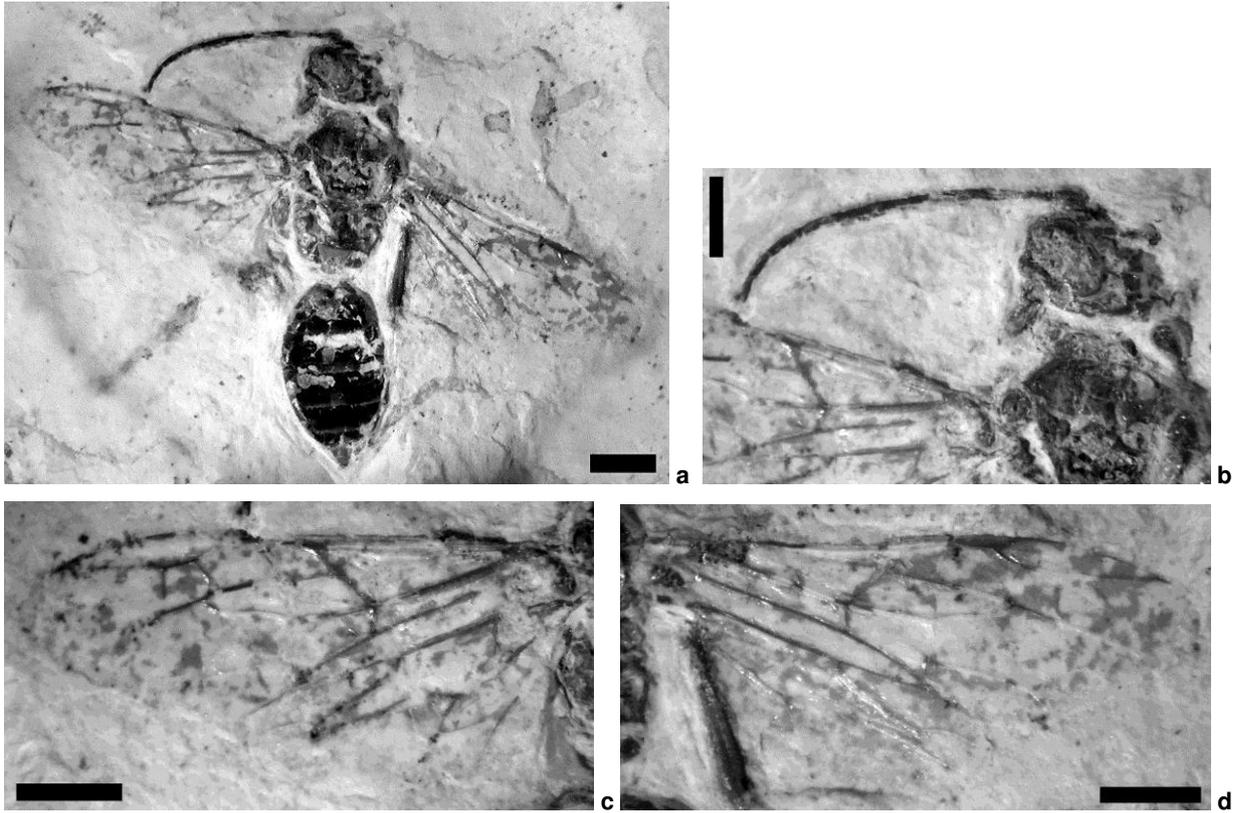


Figura 29. *Cretosphex magnus* (UFC-0009i): a - exemplar inteiro; b - antena; c - asa anterior esquerda; d - asa anterior e parte da asa posterior direita (escala de 2mm).

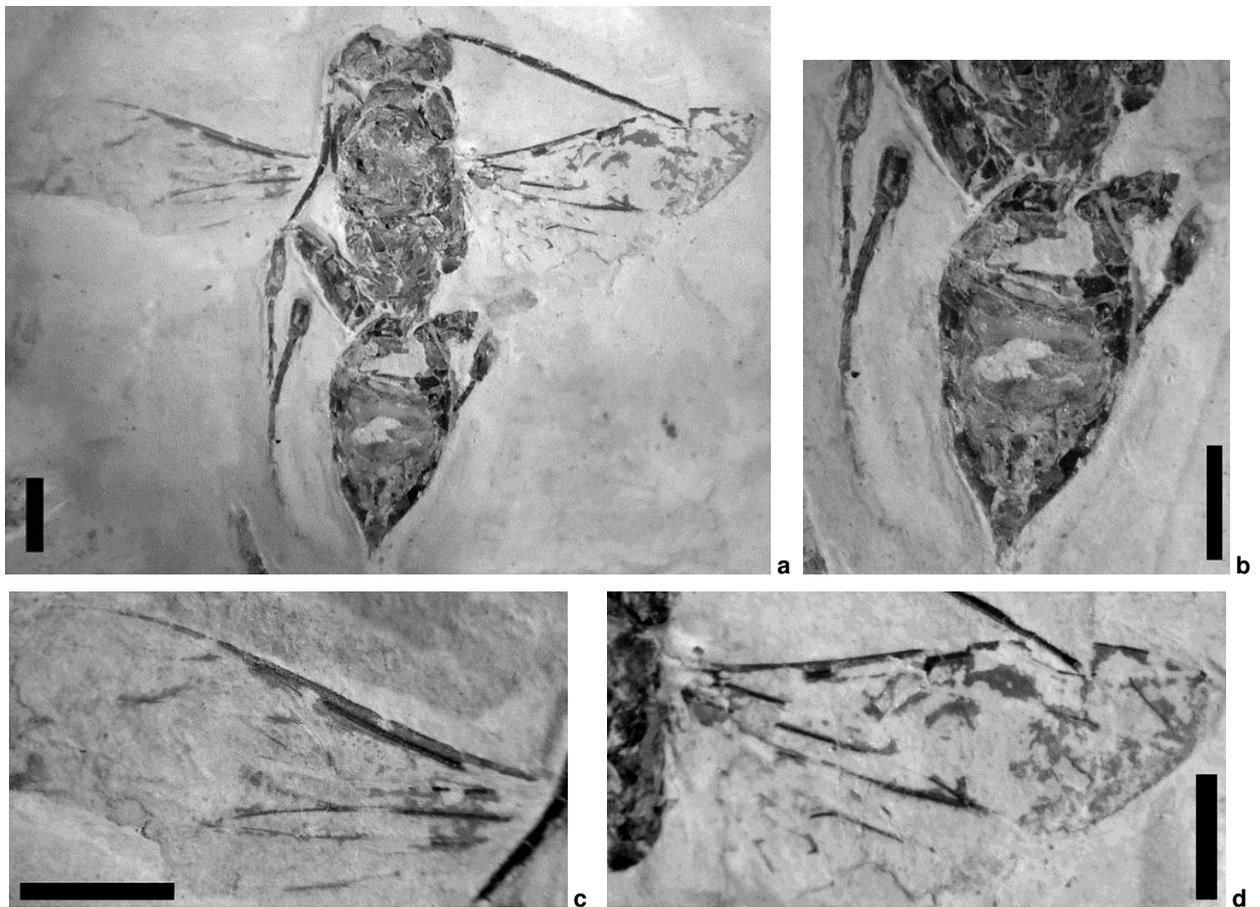


Figura 30. *Cretosphex magnus* (UFC-0011i): a - exemplar inteiro; b - metassoma e pernas; c - asa anterior esquerda; d - asa anterior e parte da asa posterior direita (escala de 2mm).

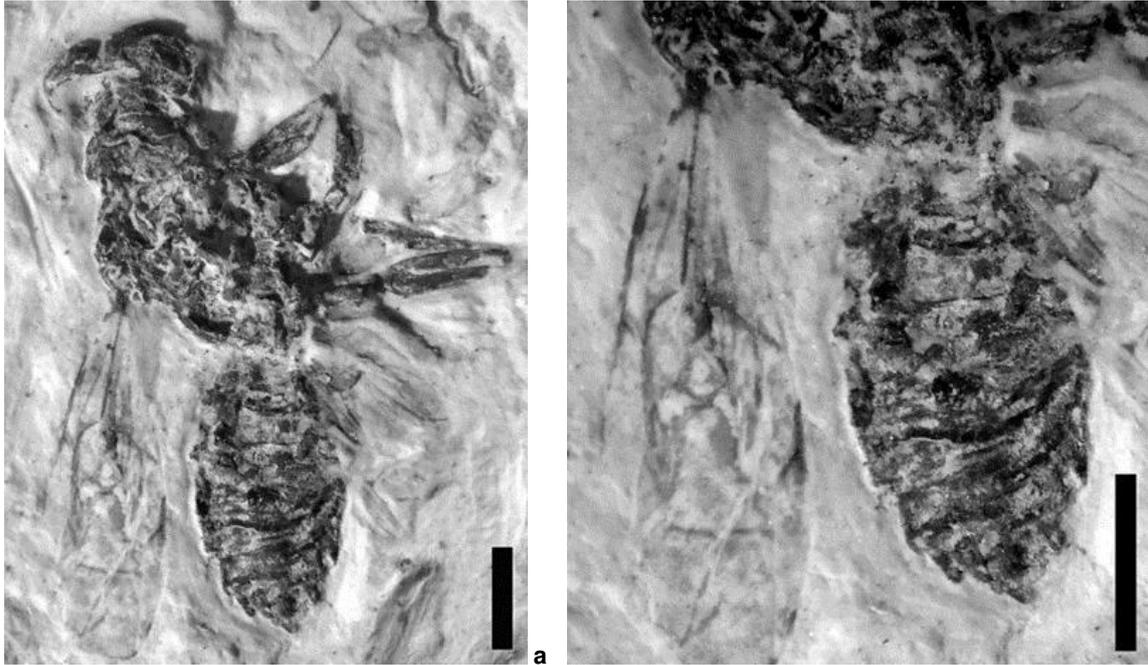


Figura 31. *Cretosphex magnus* (UFC-0013i): a - exemplar inteiro; b - metassoma e asa anterior esquerda (escala de 2mm).

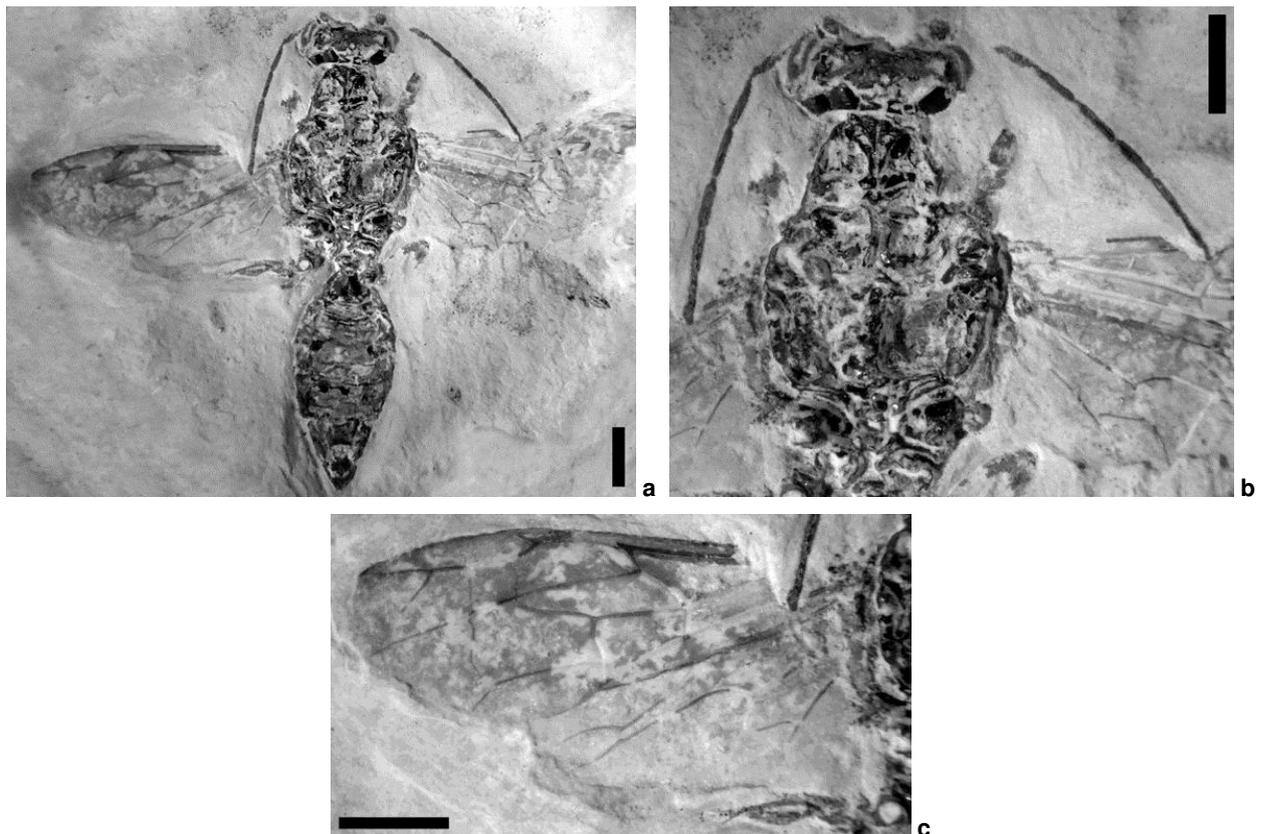


Figura 32. *Cretosphex magnus* (exemplar UFC-0110i): a - exemplar inteiro em vista ventral; b - cabeça, mesossoma e antenas; c - asa anterior direita (escala de 2mm).

Discussão: Os espécimes aqui estudados são relacionados ao gênero *Cretosphex* por apresentarem feições nas asas que concordam com as descritas na diagnose do gênero. Referem-se à espécie *C. magnus* por mostrar vários aspectos morfológicos concordantes,

como o corpo robusto, as pernas e as asas anteriores. Por estarem muito bem preservados, mostram finas pontuações irregularmente distribuídas no mesossoma e metassoma, asas com pelos muito finos, e antenas com mais de seis flagelômeros. Também os exemplares aqui descritos diferem da diagnose por mostrar o metassoma com cerdas nos tergos, e um curto pecíolo. Como mencionado por Darling & Sharkey (1990), difere de *Cretosphex parvus* por ser de maior porte, célula marginal mais longa e por apresentar fêmures mais robustos e tarsos mais longos.

Cretosphex parvus Darling 1990

Figuras 33 e 35

Diagnose: Comprimento total de 10mm; asas não densamente pilosas; célula marginal mais curta, de comprimento inferior a 5 vezes a largura máxima; fêmures mais estreitos e tarsos mais curtos do que *C. magnus* (traduzido de Darling & Sharkey, 1990).

Sinonimia:

1990 - Darling, 140-143, figs 15 a 17: *Cretosphex parvus* Darling, new species.

2007 - Osten, 362-363, fig. 11.75a: *Cretosphex parvus* Darling, 1990.

Material: Dois exemplares: UFC-0004i (espécime macho? em vista dorsal, bem preservado com asas e antenas não tão bem preservadas; pernas não preservadas) e UFC-0014i (espécime fêmeo? em vista ventral, bem preservado com antena, mesopernas e pernas posteriores não tão bem preservadas; pernas anteriores não preservadas; metassoma apenas impresso no sedimento).

Descrição: Corpo robusto, medindo entre 8mm (0004i) a 10mm (0014i) ornamentado com finas pontuações (0004i). Cabeça mais larga do que longa. Antenas relativamente curtas, filiformes e distalmente enoveladas, com cerca de 12 segmentos e flagelômeros com comprimento similar a da sua largura (0014i; Fig.35b). Os olhos são grandes e laterais. Mesossoma subtrapezoidal e metassoma oval alongado, medindo cerca de 4mm, com placa pigidial convexa. É robusto, ornamentado com finas pontuações (0004i) e com pecíolo curto (0014i; Fig.35a). Tíbias delgadas, com pequenos espinhos externos e ornamentação reticulada (0014i). Tarsos delgados, sem espinhos, mas com longas garras tarsais. Basitarsos aparentemente maiores do que os tarsômeros distais (0014i; Fig.35a). O fêmur posterior medindo cerca de 4 vezes a largura (0014i).

Membrana das asas com diminutos espinhos. Asa anterior medindo de 5 a 7mm, com célula costal (C) e pterostigma alongados. Pterostigma medindo no comprimento mais do que 4 vezes

sua largura (Figs 33 e 34b). As principais nervuras longitudinais, R1, M, Cu, atingem a margem da asa. A célula marginal (2R1) é lanceolada, não arredondada na margem da asa, medindo cerca de 4 vezes a largura e um pouco distante da ponta da asa (0004i; Fig.34b). As nervuras basais (M e RS) são ligeiramente oblíquas, atingindo R antes do pterostigma, ainda que no exemplar 0004i a nervura basal M é perpendicular à RS+M. A nervura 2r surge apicalmente do pterostigma, sendo inclinada. A RS é pouco arqueada entre RS+M e 2r, ainda que em 0004i seja quase retilínea. A nervura 1r está evidenciada por uma dobra (Fig.33). A nervura 2r-m é levemente arqueada e 3r-m, subretilínea, sendo muito inclinada para o ápice da asa (0014i). A célula 1M é alongada com a nervura 1m-cu longa tocando a RS, ainda que no exemplar 0004i, a célula 1M seja mais curta.

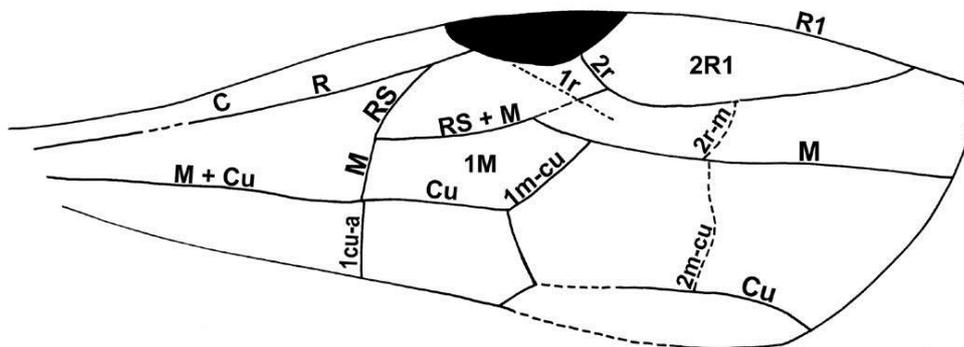


Figura 33. Desenho das nervuras da asa anterior do exemplar UFC-0004i, *Cretosphex parvus*.

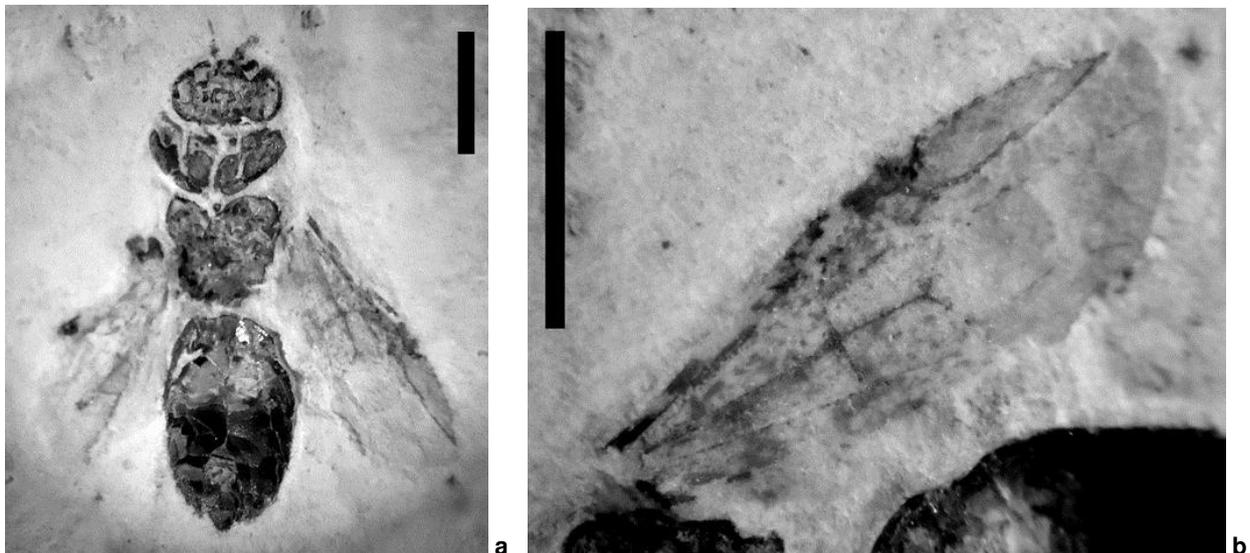


Figura 34. *Cretosphex parvus* (UFC-0004i): a - exemplar inteiro; b - asa anterior direita (escala de 2mm).

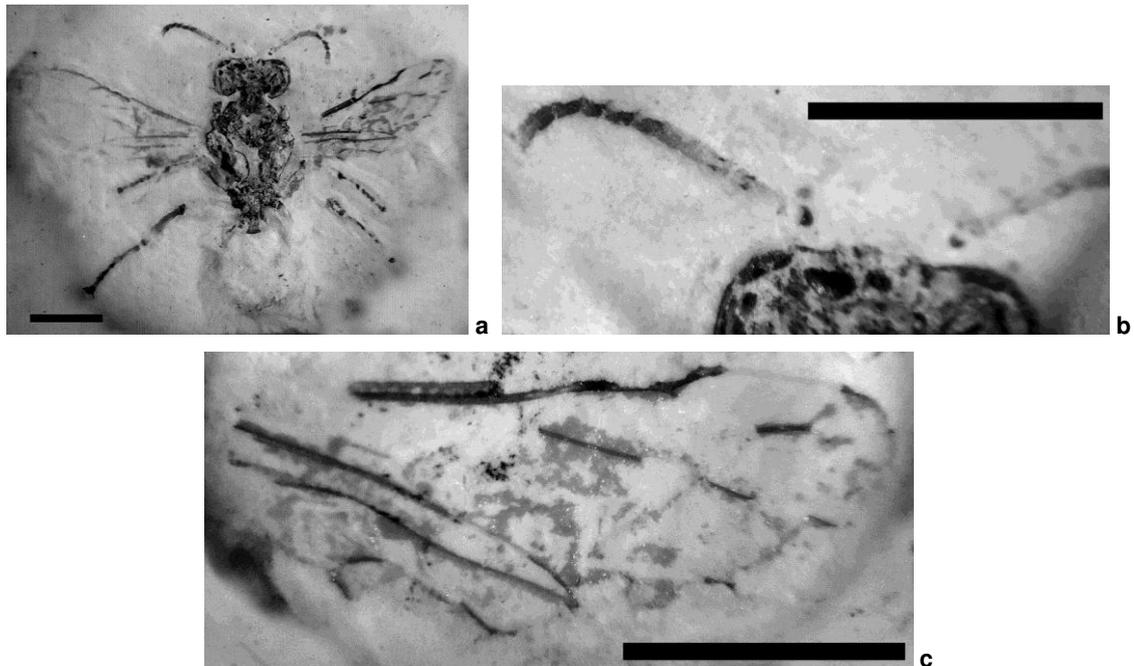


Figura 35. *Cretosphex parvus* (UFC-0014i): a - exemplar inteiro em vista ventral; b - antenas; c - asa anterior esquerda (escala de 2mm).

Discussão: A atribuição aqui adotada ao gênero *Cretosphex* é devida a grande semelhança com a nervação das asas deste táxon, concordante com a diagnose apresentada por Darling. Os dois exemplares são referidos à espécie *C. parvus* por mostrar diversas feições morfológicas semelhantes à descrição original, como o tamanho (cerca de 10mm), o metassoma oval alongado com curto pecíolo, as pernas e a nervação das asas anteriores com a nervura 1r evidenciada por uma dobra. Os espécimes aqui descritos mostram o corpo ornamentado com finas pontuações e antenas filiformes com curtos flagelômeros. Difere de *Cretosphex magnus* por ser de menor porte, com antenas de flagelômeros curtos, e além de possuir, asas menos pilosas e, nas asas anteriores, a célula marginal mais curta.

Superfamília Vespoidea Latreille 1802

Família Sapygidae Tobias 1965

Gênero *Cretofedtschenkia* Osten 2007

Diagnose: Como para a espécie-tipo, por monotipia (traduzido de Osten, 2007).

Espécie-tipo: *Cretofedtschenkia santanensis* Osten 2007

Cretofedtschenkia santanensis Osten 2007

Figuras 36 e 37

Sinonimia:

2007 - Osten, 354-358, figs 11.72b e 11.73a: *Cretofedtschenkia santanensis* sp. nov.

Diagnose: A tíbia das pernas posteriores é robusta e espinhosa, sugerindo ser fossorial. O metassoma tem uma forma ovóide e estende-se até o ferrão visível/aparato de ovipositor. Os tergitos são parcialmente e finamente pontuados, mas isto pode ser um artefato de preservação. O corpo mede 18mm e a asa anterior mede 10mm. A célula marginal da asa anterior (2R1) é truncada no ápice. A nervura subdiscoidal (sdv) alcança a margem externa da asa anterior, formando então uma terceira célula cubital (3Cu) desenvolvida (traduzido de Osten, 2007).

Material: Um exemplar, UFC-0006i (espécime fêmeo em vista dorsal, bem preservado, com fragmentos de pernas; antenas não preservadas).

Descrição: Corpo robusto, medindo 15mm de comprimento, e cabeça sub-retangular. Olhos grandes e laterais. Mesossoma dividido por uma distinta constrição em duas regiões: o pró-tórax-mesotórax subtrapezoidal, e o metatórax-propódeo subsférico (Fig.37a). Pronoto em forma de trapézio, tocando a tégula. Metassoma ovalado, muito robusto, mais largo do que mesossoma, medindo aproximadamente 5mm, sem pecíolo. Entre o segundo e terceiro tergos há uma pequena constrição. Ovipositor alongado, em forma de ferrão, sem placa pigidial. Tégula bem desenvolvida. Asa anterior medindo cerca de 6mm com 10 células fechadas. Célula costal (C) alongada e pterostigma oblongo alongado e proeminente (Fig.36). Célula marginal (2R1) com final arredondado (não truncada; Figs 37c e d), e não muito distante do ápice da asa. Nervura 2r-m subretilínea e 3r-m arqueada em direção ao ápice da asa. As principais nervuras longitudinais (R1, M, Cu) não atingem a margem da asa. A nervura basal (M+RS) é sinuosa, ligeiramente oblíqua, encontrando-se com o pterostigma. A célula 1M é alongada e a nervura 1m-cu é subretilínea, encurvada no final. A nervura 2m-cu atinge a nervura M no ponto médio, entre 2r-m e 3r-m, e a 1cu-a encontra-se entre a M e Cu. A nervura RS e M estão estendidas além de 3r-m. A célula 3Cu é bem desenvolvida.

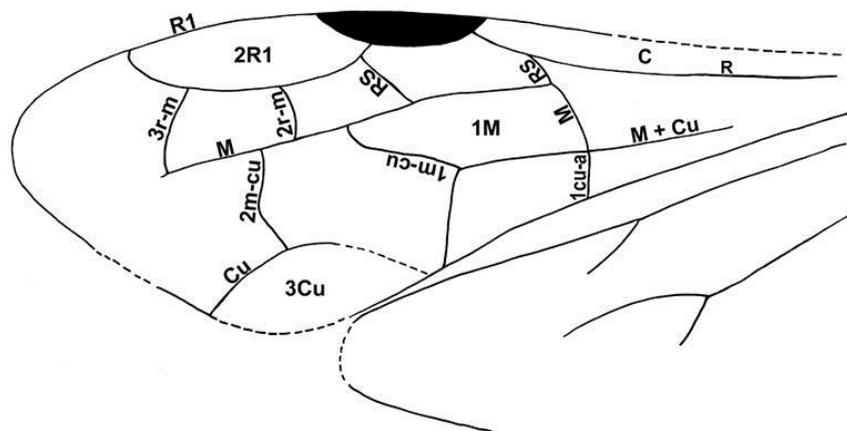


Figura 36. Desenho das nervuras e células da asa anterior e parte da asa posterior do exemplar UFC-0006i, *Cretofedschenkia santanensis*.

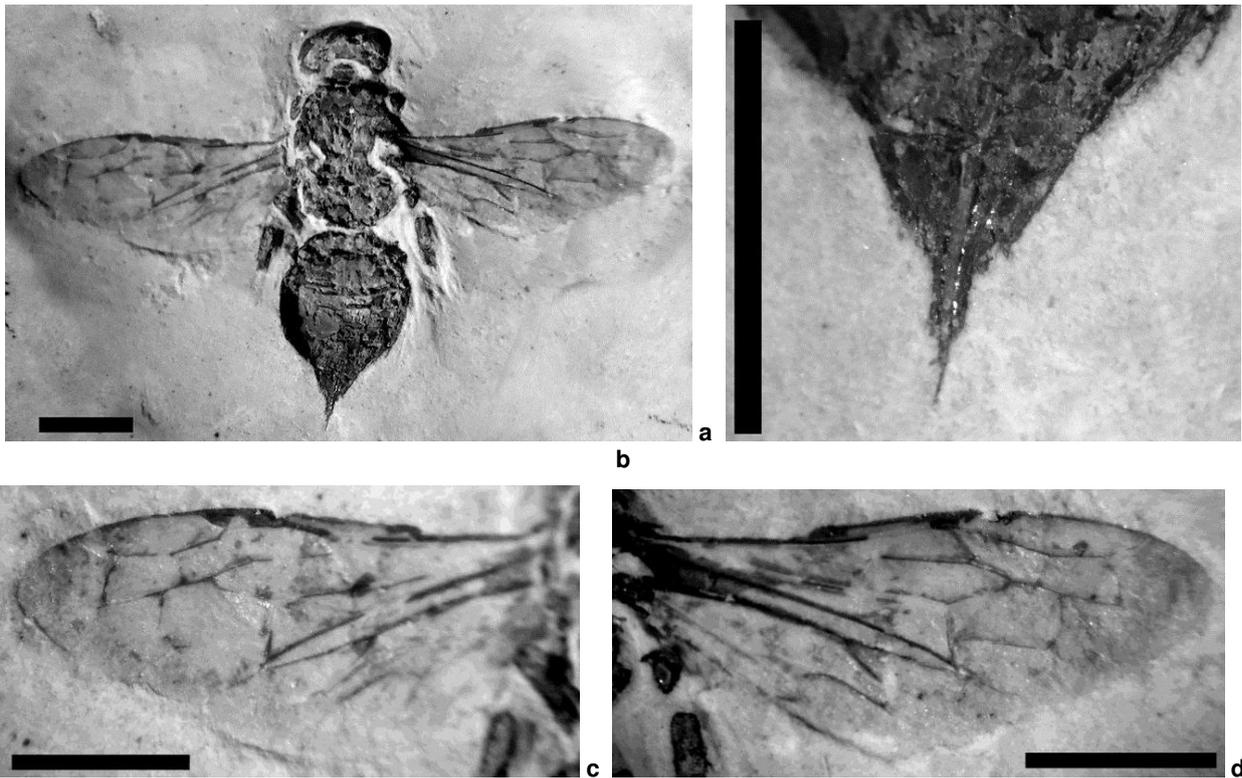


Figura 37. *Cretofedschenkia santanensis* (UFC-0006i): a - exemplar inteiro; b - ovipositor; c - asa anterior esquerda; d - asa anterior direita (escala de 2mm).

Discussão: O exemplar aqui estudado pode ser referido à família Sapygidae (Aptiano-Recente) e ao gênero *Cretofedschenkia* por mostrar feições diagnósticas idênticas, como tíbias posteriores robustas e espinhosas, metassoma com ferrão e terceira célula cubital (3Cu) bem desenvolvida. O espécime é relacionado à espécie *C. santanensis*, descrita também a partir de um único exemplar fêmeo, por mostrar a maioria das características morfológicas das asas anteriores iguais, com exceção da célula marginal (2R1) que não é truncada no ápice e sim suavemente arredondada. Ainda que esta seja uma feição diagnóstica mencionada por Osten (2007), e representada na Fig.11.73a, a foto da Fig.11.72b parece mostrar esta célula não truncada, muito semelhante ao exemplar aqui descrito. Como existem apenas estes dois espécimes estudados, pode ser uma diferença individual. A célula marginal de *Cretofedschenkia santanensis* é bastante similar à da espécie atual *Fedtschenkia anthracina* (Ashmead 1898), analisada pela autora no *American Museum of Natural History* de New York.

Superfamília Evanioidea Latreille 1802

Família Evaniidae Leach 1815

Gênero e espécie novos

Figuras 38 e 39

Material: Um exemplar: UFC-0010i (espécime fêmeo(?)) em vista lateral; corpo bem preservado, exceto pernas; asas dobradas e fragmentadas).

Diagnose: Antenas com escapo medindo cerca de três vezes mais do que o comprimento do pedicelo, geniculado e menor do que o primeiro flagelômero. O primeiro segmento do metassoma subcilíndrico, mais largo na parte posterior. Presença das nervuras 2r-m e 3r-m.

Descrição: Corpo robusto, medindo 9mm. Cabeça alongada com antenas filiformes, longas, com mais de 11 segmentos. Escapo medindo cerca de três vezes mais do que o comprimento do pedicelo, que é geniculado e menor do que o primeiro flagelômero (Fig.39b). Olhos grandes e laterais. Pescoço curto. Mesossoma mais robusto e curto do que o metassoma, bastante esclerotizado. Metassoma encurvado, preso dorsalmente ao mesossoma, com o primeiro segmento subcilíndrico, mais largo na parte posterior. Possui cinco(?) tergos, sendo os primeiros mais delgados do que os últimos (Fig.39c). Aparentemente o ovipositor é curto. Asa anterior com membrana bastante espessa, escura e pilosa, com nervuras de modo geral proeminentes. O pterostigma parece uma continuação da célula costal (C), que é muito alongada, espessa e distante da nervura radial (R). A célula marginal (2R1) é muito larga e surge na base do pterostigma, que é oblongo e proeminente (Fig.38). A nervura 2r-m é inclinada em direção ao ápice e 3r-m sinuosa, menos oblíqua. A nervura 2m-cu é retilínea e anterior à nervura 2r-m. A nervura M+Cu bifurca-se na altura do pterostigma. Célula 1M alongada e 1m-cu encurvada e muito oblíqua. A nervura 1cu-a encontra-se com a M+Cu antes da sua bifurcação.

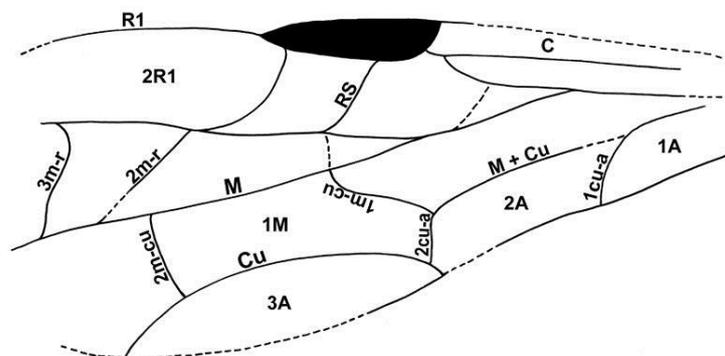


Figura 38. Desenho das nervuras e células da asa anterior do exemplar UFC-0010i.

Discussão: O exemplar aqui descrito, ainda que incompleto, pode ser referido sem dúvidas à superfamília Evanoidea por possuir cabeça alongada, mesossoma robusto e metassoma gutiforme, preso no propódeo na parte superior. Esta superfamília reúne cinco famílias presentes no Eocretáceo, das quais duas são extintas: †Praeaulacidae (Batoniano-Aptiano) e †Andreneliidae (Berriasiano-Valangiano). Os †Praeaulacidae se caracterizam por antenas com mais de 28 segmentos e escapo curto, primeiro segmento metassomal peciolado, e nervação alar completa sem a célula 2A na asa anterior, sendo assim diferente do exemplar aqui descrito. Os †Andreneliidae possuem antenas com cerca de 19 segmentos desiguais e faltam as nervuras C, 2-3r, 2m-cu, M e Cu na asa anterior, no que difere do espécime ora descrito.

As três outras famílias têm representantes atuais, todas surgidas no Kimmerdgiano. Gasteruptionidae tem longo pecíolo, e Aulacidae tem pescoço bem distinto, feições que o táxon em discussão não apresenta. A família Evaniidae se caracteriza por apresentar um pescoço curto, mesossoma esclerosado, proporcionalmente alto e curto, antenas com 10 ou 13 segmentos, ovipositor curto e fino, e asas anteriores com nervuras transversais perdidas na porção distal. A maioria destas feições diagnósticas ocorre no exemplar aqui estudado, com exceção das asas, que possuem as nervuras transversais 2r-m e 3r-m. Entretanto, esta pode ser uma característica das formas mais antigas dos Evaniidae, pois há uma tendência a redução das nervuras transversais nos representantes atuais (Deans, 2005). Deste modo, é referido aos Evaniidae. O único gênero eocretáceo desta família é *Cretevania* Rasnitsyn 1975, cujas feições diagnósticas encontram-se na nervação das asas anteriores: nervura subcostal ausente; transversais 3r-m e 1r-rs ausentes; 2r-rs presente; nervuras anais ausentes; e nervura RS não ramificada. Além destas características, *Cretevania* possui longo pecíolo. O espécime aqui estudado possui feições bastante diferentes destas, apenas concordando com a nervura RS não ramificada e ausência da nervura transversal 1r-rs. Deste modo, configura-se como um novo gênero e nova espécie, pois também é diferente de formas cenozoicas, cujas nervuras transversais são perdidas na porção distal das asas anteriores.

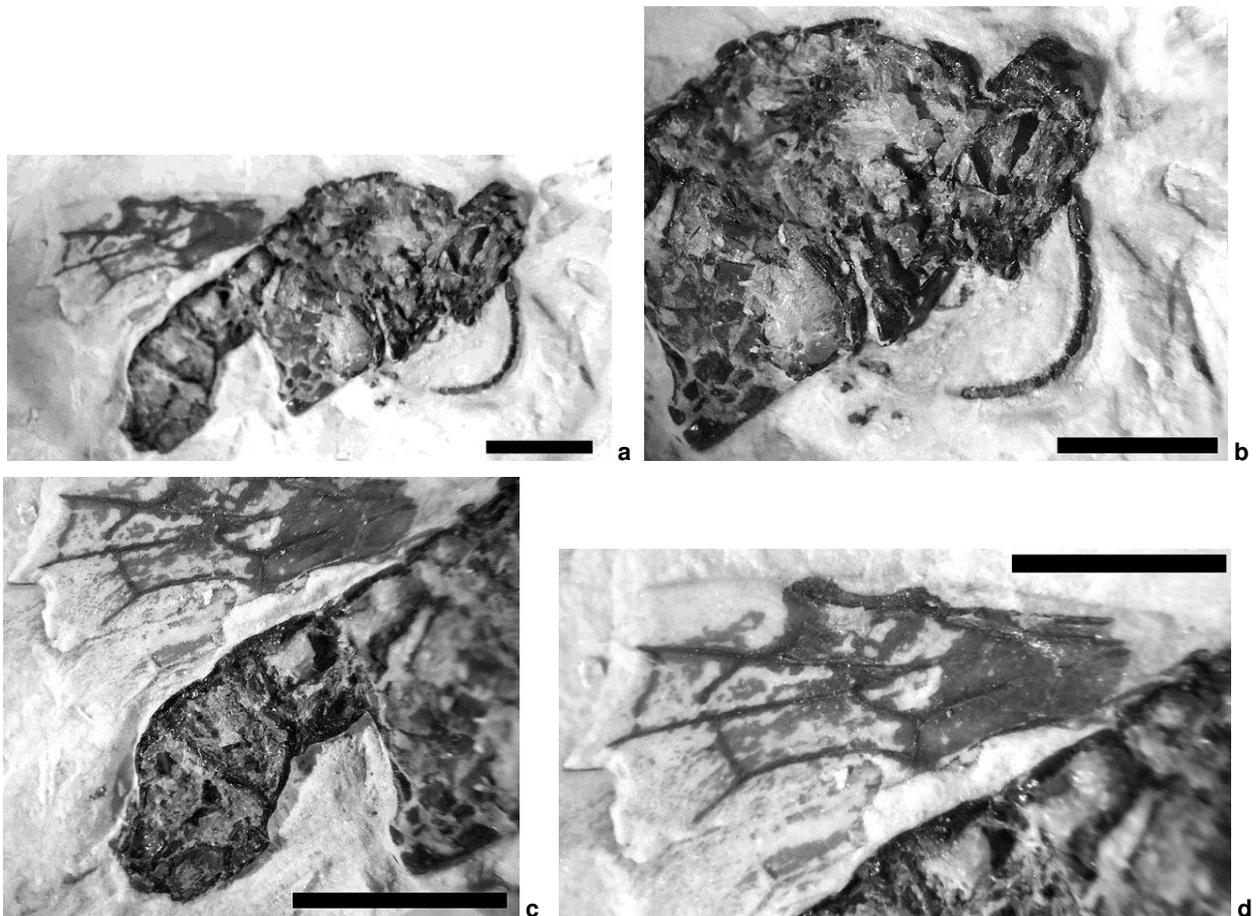


Figura 39. Gênero e espécie nova de Evaniidae (UFC-0010i): a - exemplar inteiro; b - cabeça, antena e mesossoma; c - metassoma; d - asa anterior (escala de 2mm).

6. Considerações finais

Os representantes da subordem Symphyta, que surgiu primeiramente no registro geológico, mostram feições morfológicas bastante primitivas, como asas com mais de dez células e muitas nervuras longitudinais e transversais. De modo geral vivem em climas úmidos. Esta subordem é conhecida no Eocretáceo através de 10 famílias, das quais 50% são extintas. Na análise da literatura sobre a Bacia do Araripe há apenas uma espécie de Symphyta: *Prosyntexis gouleti*, além de um exemplar indeterminado da família dos Siricidae. Considerando que o clima sob o qual ocorreu a sedimentação da Formação Santana foi possivelmente semiárido (Heimhofer *et al.*, 2010), não é de se estranhar esta reduzida ocorrência.

As formas da subordem Apocrita estão reunidas em dois grupos: os Aculeata e os Parasitica. As vespas Parasitica são os himenópteros mais diversificados no Eocretáceo, sendo representadas por 26 famílias. No Araripe ocorrem representantes das extintas famílias dos †Ephialtitidae (*Cratephialtitis kourios*) e †Mesoserphidae, e de famílias e superfamílias ainda atuais, como Proctotrupidae (*Protoprocto asodes*), Ichneumonoidea e Evanioidea. Esta última é registrada pela primeira vez por um novo gênero e nova espécie, descrita neste trabalho. Assim, observa-se uma diversidade levemente maior deste grupo de vespas, que geralmente vive parasitando outros artrópodos terrestres, que eram muito comuns e variados no tempo de deposição do Membro Crato, com baratas, grilos, gafanhotos, libélulas, besouros, *etc.*

Os Apocrita do grupo Aculeata (vespas, abelhas e formigas) reúnem 17 famílias presentes no Eocretáceo. No registro geológico, foi o último grupo de Hymenoptera a surgir, no Caloviano (Neojurássico). As vespas Aculeata na Formação Santana estão representadas pelo maior número de exemplares encontrados, pertencentes aos gêneros *Cretosphex* (*C. parvus* e *C. magnus*) e *Cretobestiola*(?), esfecídeos muito próximos das abelhas, participando da mesma superfamília. Esta ocorrência foi confirmada no presente estudo, que descreve oito exemplares de *Cretosphex*. Considerando a diversificada flora de angiospermas preservada nos calcários do Membro Crato, é natural esperar certa abundância destas vespas, que talvez colaborassem com a polinização das flores destes vegetais. A família dos Sapygidae está representada por *Cretofedtschenkia santanensis*, que neste trabalho tem outro espécime descrito. Outras famílias de vespas Aculeata encontradas no Araripe pertencem aos Rhopalosomatidae (*Mesorhopalosoma cearae*), Scoliidae (*Cretaproscolia josai* e *Cretoscolia brasiliensis*) e Tiphiidae (*Architiphia rasnitsyni*). Os Vespidae foram citados apenas como espécies indeterminadas. As formigas (família Formicidae) foram mencionadas a partir de um único exemplar (*Cariridris bipetiolata*), cuja identificação é ainda controversa. Os Aculeata, que

costumam se alimentar de partes vegetais, encontravam na variada flora das margens do lago formador dos calcários do Membro Crato, com samambaias, gimnospermas, gnetales e angiospermas, a oportunidade de se desenvolverem e se diversificarem. Assim, observa-se que nos Apocrita conhecidos da Bacia do Araripe, há cerca de 50% de famílias Parasítica e 50% de Aculeata.

Bem no início do Jurássico (Hettanguiano), surge a família †Mesoserphidae, com ocorrências cretáceas no nordeste da Rússia, oeste da Mongólia e nordeste do Brasil. No Eojurássico (Hettanguiano-Toarsiano) há dez famílias de vespas, sete hoje extintas e três com formas atuais: Megalyridae, Siricidae e Xyelidae (Tabela 1). No Mesojurássico (Aaleniano-Caloviano) aparecem mais oito novas famílias, quatro extintas, e quatro (Anaxyledidae, Heloridae, Pamphilidae e Roproniidae) com distribuição temporal até o Recente (Tabela 1). O Neojurássico (Oxfordiano-Tithoniano ou Portlandiano) é o período de maior radiação das vespas jurássicas, com o surgimento de 23 novas famílias, sete delas hoje extintas (Tabelas 1 e 2) e 16 com formas recentes.

No Eocretáceo (Berriasiano-Albiano) surge a primeira e única família de formigas (Formicidae), registrada inicialmente no sudeste da Austrália. Aparecem também 14 novas famílias de vespas com representantes atuais, inclusive os Mutillidae, Tiphiidae e Vespidae, e cinco famílias hoje extintas (Tabelas 3 e 4). O Neocretáceo (Cenomaniano-Maastrichtiano) é caracterizado por uma diversificação paulatina dos himenópteros, com o surgimento de cerca de quatro novas famílias a cada andar, com exceção do Coniaciano e Maastrichtiano, quando nenhuma família surgiu. No restante do Neocretáceo surgem três famílias hoje extintas e 18 com representantes atuais (Tabela 4). Neste tempo, há cerca de 84 milhões de anos atrás, surgem as primeiras abelhas, pertencentes à família Apidae.

A himenoptero fauna do Cenozoico mostra sua última grande radiação filogenética, ocorrida no Oligoceno, quando surgiram 18 novas famílias (Tabela 5). Depois dessa época, apenas no Pleistoceno apareceram novas formas. As mais antigas famílias do Terciário são paleocenas (Cimbicidae e Platygastriidae). O Eoceno marca o surgimento da segunda família de abelhas (Megachilidae) e de uma extinta família de vespas (†Electrotomidae). Assim, no Terciário surgem 25 novas famílias (Tabela 7), das quais apenas duas são extintas (†Electrotomidae e †Pelecinopteridae). No Quaternário (Pleistoceno) aparecem duas famílias de himenópteros com registro fóssil: Colletidae e Stenotritidae.

Tabela 7: Número de famílias de himenópteros com representantes fósseis surgidas ao longo do tempo geológico.

tempo geológico	número de famílias que surgiram																	total	
Quaternário																			2
Terciário																			25
Neocretáceo																			21
Eocretáceo																			20
Neojurássico																			23
Mesojurássico																			8
Eojurássico																			9
Neotriássico																			1

Pela síntese acima, percebe-se que os himenópteros ao longo de sua história geológica são principalmente representados por vespas, que foram as suas formas mais antigas. Elas são mais diversificadas, com mais de uma centena das famílias, enquanto que as abelhas, mais recentes, reúnem apenas seis famílias. As formigas, ainda que extremamente numerosas na atualidade, representam uma só família. No início do Mesozoico (Triássico) a presença de himenópteros é pequena, mas a partir do Jurássico eles são insetos fósseis relativamente comuns. Do Neojurássico ao Terciário há um longo período com grande diversificação taxonômica, quando surgiram mais de 80% das 107 famílias com registro fóssil atualmente conhecido. Entretanto essa pode ser uma visão um pouco distorcida da história geológica do grupo, revelando apenas a idade de localidades temporalmente pontuais com grande número de insetos fósseis: Sibéria (Rússia), Mongólia (China, Rússia e Cazaquistão), Araripe (Brasil), Estados Unidos, República Dominicana e países bálticos.

Ao final da Era Mesozoica houve a extinção dos grandes dinossauros na terra, dos pterossauros no ar e dos mosassauros, plesiosauros e amonóides no mar, além de diversos outros organismos. Computando o número de famílias desaparecidas dos himenópteros, parece que este fenômeno não afetou este grupo de insetos, pois no Maastrichtiano, final do Cretáceo, apenas três famílias se extinguiram. De todas as 107 famílias de himenópteros com registro fóssil, 23 delas foram extintas ao longo do Mesozoico (5 no Jurássico e 18 no Cretáceo) e duas no Cenozoico (Tabela 8). Os himenópteros atuais reúnem um número incalculável de indivíduos, indicando que o registro paleontológico é bastante pobre, pois há menos de mil espécies de himenópteros fósseis descritas. Isto pode levar a equívocos na interpretação evolutiva e paleoecológica. Por serem organismos de frágil esqueleto e muitos de porte diminuto, são preservados e estudados seletivamente. Seus fósseis possuem uma distribuição temporal e geográfica pontual, o que impede que sejam bons datadores estratigráficos.

As exposições rochosas de áreas semidesérticas do norte e oeste da Mongólia (China e sul do Cazaquistão), também mostram enorme quantidade de insetos eocretáceos preservados, de larvas a adultos, que viviam em ambiente lacustre, raso e calmo. Assim, os himenópteros, terrestres, mesmo que de numerosas famílias, não são tão abundantes como outros artrópodos fósseis lá ocorrentes (Ponomarenko & Popov, 1980). Há o predomínio de representantes dos Apocrita (17 famílias) e apenas quatro famílias de Symphyta, entre as quais os †Sepulcidae. Dos Apocrita, há espécies dos Parasitica, como †Archaeocynipidae, †Eoichneumonidae, Figitidae, †Mesoserphidae e Proctotrupidae, e dos Aculeata, como Mutillidae, Sapygidae, Sphecidae, Rhopalosomatidae, Tiphidae e Vespidae. É notável a ocorrência de Sphecidae, relacionados às angiospermas basais, que tanto lá, como aqui, estão preservadas nas mesmas camadas.

Nos calcários litográficos eocretáceos de La Cabrúa e La Pedrera da região de Alava, norte da Espanha, a abundante himenopterofauna está representada por 30 espécies de 13 famílias (Rasnitsyn & Martínez-Delclòs, 2000). Os Symphyta estão representados por três famílias (Anaxyelidae, Sepulcidae e Xyelotomidae), e os Apocrita mostram maior diversidade de espécies do grupo dos Parasitica (†Andrenelidae, †Ephialtitidae, Gasteruptiidae, †Mesoserphidae, †Praeaulacidae e Scelionidae) do que dos Aculeata (Bethyloymidae, Bethylidae?, Scoliidae e Sphecidae), diferentemente do que se observa na Bacia do Araripe, onde ambos os grupos participam da biota de modo equilibrado. As famílias Evaniidae e Scelionidae estão representadas por cerca de 48% de todos os espécimes já catalogados, enquanto os Sphecidae são representados por um número bem menor (Martinez-Delclós *et al.*, 1999). Esta distribuição é inversa da encontrada na Bacia do Araripe, onde os Sphecidae predominam sobre os Evaniidae. A abundância de exemplares de himenópteros, especialmente de Parasitica, se deve provavelmente a origem deste depósito, que é terrestre, rico em vegetais.

No sudeste Austrália, uma das áreas fossilíferas mais interessantes é a região de Koonwarra, no distrito de Victoria, onde há uma exposição de 8m de espessura de rochas neoptianas do Grupo Korumburra, Bacia de Gippsland, descoberta em 1961 (Jell & Duncan, 1986). A biota inclui restos de peixes, vegetais (inclusive angiospermas primitivas), artrópodos (larvas e adultos) e outros invertebrados, fossilizada em siltitos depositados em ambiente lacustre raso e dulcícola. Os insetos terrestres preservados são frequentes, dos quais os himenópteros são representados por vespas da subordem Apocrita do grupo Parasitica das famílias Aulacidae, Diapriidae, †Eoichneumonidae, Figitidae, †Ichneumonidae e Proctotrupidae, e do grupo Aculeata, representado pelas famílias Bethylidae?, Formicidae, Rhopalosomatidae, Sapygidae, Tiphidae e Vespidae (Jell & Duncan, 1986). Esta himenopterofauna é bastante distinta da

encontrada no Araripe, apresentando em comum apenas a família Formicidae, cuja presença, tanto no Araripe como em Gippsland, é ainda controversa (Naumann, 1993).

Os himenópteros eocretáceos são representados por 52 famílias (Tabelas 1-3), das quais mais da metade delas (29) está representada nas cinco himenopterofaunas examinadas na literatura (incluindo a da Bacia do Araripe). A fauna de himenópteros eocretáceos do Araripe possui famílias em comum com a Mongólia (oito), Austrália (sete), Espanha (cinco) e Sibéria russa (três). Porém, no nível de principais grupos, a himenopterofauna do Araripe se parece mais com a de La Pedrera na Espanha e Mongólia, como já foi observado por Rasnitsyn & Martínez-Declòs (2000). A característica generalizada destas cinco principais ocorrências eocretáceas de himenópteros no mundo é a pequena participação dos Symphyta. Em nível genérico ou específico, entretanto, a fauna do Araripe é bastante distinta das demais faunas e endêmica, pois nenhum gênero é compartilhado.

Em síntese, os Symphyta ocorrem no Araripe, Mongólia e Espanha, com a família †Sepulcidae sempre presente e com maior diversidade neste último país. Dos Apocrita, as famílias de Parásitica presentes no Araripe, duas também ocorrem na Mongólia e Espanha (†Mesoserphidae) ou Austrália (Proctotrupidae), e as duas outras (†Ephialtitidae e Ichneumonidae) são individualmente cocorrentes com estes dois últimos países. Os †Eoichneumonidae e Figitidae estão representadas na Sibéria, Mongólia e Austrália. As demais famílias ocorrem isoladamente. E dentre os Aculeata, três famílias ocorrem tanto no Sibéria como no Brasil, Mongólia e Austrália (Rhopalosomatidae, Sapygidae e Tiphiidae) ou somente nestas três últimas paleofaunas (Vespidae). Três famílias presentes no Araripe também têm representantes ou na Austrália (Formicidae) ou Espanha (Scoliidae) ou Mongólia (Sphecidae e Scoliidae).

Os himenópteros do Membro Crato estão preservados por substituição mineral (piroluzita), articulados, com poucas partes perdidas, principalmente as antenas e pernas. Também, de modo geral, eles se encontram com asas abertas e pernas estendidas, uma indicação de que voavam sobre as águas quando morreram. Ao caírem na superfície do lago de águas calmas e salobras, flutuaram e ficaram à deriva até serem envolvidos pelas águas lodosas e definitivamente serem recobertos por sedimentos.

O clima sob o qual os calcários laminados do Membro Crato se depositaram era predominantemente árido ou semiárido, causando grande evaporação das águas, salinizando-as (Heimhofer *et al.*, 2010). Entretanto, a flora que se desenvolveu nas áreas terrestres adjacentes era bastante diversificada, com angiospermas adaptadas a ambientes aquáticos ou úmidos marginais. Outras plantas que possuíam flores eram as gnetales (grupo intermediário

entre as gimnospermas e angiospermas), que habitavam áreas mais áridas. Deste modo, havia vegetais suficientes para alimentar as vespas que viviam nesta época no Araripe. Também existiam boas condições de desenvolvimento de uma variada e abundante fauna, não só de himenópteros, mas também de outros insetos que poderiam servir de hospedeiros a eles, como baratas, besouros e grilos. Por outro lado, os himenópteros poderiam ser a fonte proteica de muitos anuros e lagartos, também encontrados no Membro Crato (Bechly, 1998).

As angiospermas, com registro já bem conhecido no Aptiano, necessitavam de agentes para polinizar suas flores, e assim garantirem sua propagação. Os variados coleópteros encontrados no Membro Crato poderiam ter iniciado esse processo, tendo em vista que são os polinizadores das gnetales até hoje. Porém, considerando que besouros têm limitada habilidade para o vôo (por causa dos élitros), os himenópteros de então seriam os polinizadores em potencial para as delicadas flores das angiospermas (Grimaldi, 1999). As primeiras abelhas do registro geológico provêm do Campaniano, cerca de 40 milhões de anos depois do surgimento deste grupo vegetal. Assim, é provável ou que as abelhas surgiram antes de seu registro conhecido ou que as vespas Sphecidae (pertencentes à mesma superfamília) ou Scolidae (atuais vespas polinizadoras) realizaram esta tarefa no Eocretáceo. É notável que exatamente os esfecídeos sejam os himenópteros mais abundantes na Bacia do Araripe, o que se confirma também com o presente trabalho.

A história da pesquisa dos himenópteros cretáceos no Brasil tem sido um desafio a ser superado, pois poucos paleontólogos nacionais tem se dedicado ao seu estudo, um hoje já falecido e outros já bem idosos. Esta situação deixa uma lacuna que facilita que pesquisadores de outros países venham a descrever esse material, sem que haja trabalhos em conjunto. Deste modo, a maior e mais completa análise sobre os himenópteros do Membro Crato foi realizada pelos estadunidenses Christopher Darling e Michael Sharkey, e trabalhos posteriores tem sido efetuados por pesquisadores europeus. A única espécie nova de himenóptero descrita por brasileiros, *Cariridris bipetiolata*, ainda hoje é motivo de controvérsia. Deste modo, a maioria dos exemplares de Hymenoptera provenientes do Membro Crato da Bacia da Araripe encontra-se fora do Brasil, em outros museus e até em coleções particulares, dificultando o acesso a holótipos e parátipos. Torna-se, portanto, muito importante que paleontólogos brasileiros assumam o estudo desta ordem de insetos ocorrente na abundante e bem preservada biota da Formação Santana, efetuando novas coletas e melhores identificações, venham a contribuir significativamente para o melhor entendimento da himenopterofauna, dos paleoambientes e da história geológica da Bacia do Araripe, enriquecendo os acervos brasileiros com seus fósseis.

7. Conclusões

Com o desenvolvimento deste trabalho, que sumariou diversas himenóptero-faunas do mundo, especialmente as eocretáceas, e descreveu novos espécimes coletados nos calcários laminados do Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, aflorantes no município de Nova Olinda, sul do Estado do Ceará, é possível listar as seguintes principais conclusões:

a) O estudo de dez novos espécimes de Hymenoptera Apocrita do Membro Crato revelou a ocorrência de duas famílias da superfamília Apoidea: Sphecidae (*Cretosphex magnus* Darling 1990 e *C. parvus* Darling 1990) e Sapygidae (*Cretofedtschenkia santanensis* Osten 2007), assim como de um gênero e espécie novos, pertencente à superfamília Evanioidea, família Evaniidae.

b) A subordem Symphyta é conhecida no Eocretáceo através de dez famílias, das quais 50% são extintas, e na Bacia do Araripe é representada apenas por uma espécie da família Sepulcidae (*Prosyntexis gouleti*) e um exemplar indeterminado da família Siricidae, ocorrência bastante pobre que pode ser explicada pela aridez do clima vigente.

c) Os Parasitica da subordem Apocrita compõem o grupo de himenópteros mais diversificados durante o Eocretáceo (27 famílias, das quais nove são extintas), sendo representados na Bacia do Araripe pela superfamília Ichneumonoidea, e pelas famílias †Ephialtitidae (*Cratephialtites kourios*), Proctotrupidae (*Protoprocto asodes*), †Mesoserphidae e Evaniidae, esta registrada pela primeira vez por um novo gênero e nova espécie neste trabalho.

d) Os Aculeata da subordem Apocrita reúnem 17 famílias presentes no Eocretáceo (três extintas), sendo representadas no Membro Crato pelo maior número de exemplares descritos, pertencentes às famílias Sphecidae (*Cretobestiola*(?), *Cretosphex magnus* e *C. parvus*), Sapygidae (*Cretofedtschenkia santanensis*), Rhopalosomatidae (*Mesorhopalosoma cearae*), Scoliidae (*Cretaproscolia josai* e *Cretoscolia brasiliensis*), Tiphidae (*Architiphia rasnitsyni*), Vespidae e possivelmente Formicidae (*Cariridris bipetiolata*), com novos espécimes descritos neste trabalho que ampliam suas descrições originais.

e) Nos Apocrita conhecidos da Bacia do Araripe, há cerca de 50% de famílias Parasitica (que parasitam artrópodos terrestres) e 50% de Aculeata (que se alimentam de vegetais), cada grupo vivendo em seu nicho particular, com o predomínio da família Sphecidae que, neste trabalho, tem oito exemplares descritos.

f) Os himenópteros ao longo de sua história geológica são principalmente representados por vespas (cerca de 100 famílias), enquanto que as abelhas, mais recentes, reúnem seis famílias, e as formigas, apenas uma. No Triássico, a presença dos himenópteros é pequena, mas a partir do Jurássico eles são insetos relativamente comuns, apresentando um longo período de grande diversificação (do Neojurássico ao Terciário), quando surgiram mais de 80% de todas as 107 famílias com registro fóssil conhecidas.

g) Na himenopterofauna do Membro Crato não há larvas conhecidas e há maior ocorrência de espécimes fêmeos, provavelmente porque as fêmeas, diploides, sobrevivem mais do que os machos, haploides.

h) A fauna de himenópteros da Bacia do Araripe é bastante distinta das principais himenopterofaunas eocretáceas conhecidas (Espanha, Mongólia, Austrália e Sibéria), não compartilhando nenhum gênero, mas tendo como característica em comum o pequeno número de Symphyta.

i) Os himenópteros do Membro Crato estão preservados por substituição mineral, articulados, com poucas partes perdidas e, em geral, com asas abertas e pernas extendidas, numa clara indicação de que voavam quando morreram ao caírem na superfície de águas salobras de algum lago.

j) A abundância de Sphecidae associados a restos de angiospermas em rochas do Eocretáceo, inclusive no Membro Crato, sugere que estes himenópteros seriam os polinizadores em potencial de suas flores.

k) A história da pesquisa dos himenópteros cretáceos no Brasil mostra que a maioria e os mais significativos trabalhos têm sido efetuados por pesquisadores estrangeiros, de modo que a maioria dos exemplares de Hymenoptera provenientes do Membro Crato da Bacia da Araripe encontra-se fora do Brasil, tornando-se necessário que paleontólogos brasileiros assumam seu estudo, efetuando novas coletas e melhores identificações, que venham efetivamente a contribuir para o melhor conhecimento da paleofauna da Bacia do Araripe e permitam a permanência de seus fósseis no Estado de sua origem.

Referências

- Arai, M., Carvalho, I.S. & Cassab, R.C.T. 2004. Bacia do Araripe. *Phoenix*, Aracaju, 6(72): 1-6.
- Arai, M., Coimbra, J.C. & Telles Jr, A.C.S. 2001. Síntese bioestratigráfica da Bacia do Araripe (nordeste do Brasil). *Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*, 1[1990] e 2[1997], Crato, *Comunicações*, DNPM/URCA/SBP: 27, 109-117 e 122-124.
- Assine, M.L. 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, 22(3): 289-300.
- Assine, M.L. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras*, Rio de Janeiro, 15(2): 371-389.
- Azar, D. & Nel, A. 2002. New Cretaceous psychodid flies from Lebanese amber and chapada do Araripe, Santana Formation (Brazil) (Insecta, Diptera, Psychodidae). *Annals de la Société Entomologique de France*, Paris, 38: 253-262.
- Bachmann, A.O. 2008. Hexapoda. In: H.H. Camacho (ed.). *Los invertebrados fósiles*. Buenos Aires, Vazquez Mazzini, 655-680.
- Bechly, G. 1998. New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of Northeast Brazil (Insecta, Odonata). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde [série B]*, Stuttgart, 264: 1-66.
- Bernardes de Oliveira, M.E.C, Dilcher, D., Lacerda, A.F.M., Pons, D. & Branco, F.R. 2000. Gnetalean macrofossils of the Crato Member, Santana Formation, Late Aptian-Early Albian, chapada do Araripe, Brazil. *International Geological Congress, 31*, Rio de Janeiro, *Abstracts*, SBG: GO-2020-11.
- Bernardes de Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Barreto, A.M.F., Branco, F.R., Mohr, B.A.R. & Fernandes, M.C.C. 2003. La flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico temprano de la Cuenca de Araripe, noreste del Brasil. *Congreso Geológico de Chile, 10*, Concepción, *Actas*, Sociedad Geológica de Chile: 8p. in *CD-Rom*.
- Borror, D.J. & DeLong, D.M. 1970. *An introduction to the study of insects*. Ohio, Holt, Rinehart & Wiston, 812p.
- Brandão, C.R.F., Martins Neto, R.G. & Vulcano, M.A. 1989. The earliest known fossil ant (first Southern Hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera, Formicidae, Myrmeciinae). *Psyche*, Cambridge 96(3/4): 195-208.
- Brito, I.A.M. 1990. *O Cretáceo e sua importância na geologia do Brasil*. Rio de Janeiro, UFRJ, 95p.
- Brito, P.M.M. 2007. The Crato Formation fish fauna. In: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 429-443.
- Bruno, A.P. & Hessel, M.H. 2006. Registros paleontológicos do Cretáceo marinho na Bacia do Araripe. *Estudos Geológicos*, Recife, 16(1): 30-49.

- Caldas, E.B., Martins Neto, R.G. & Lima F^o, F.P. 1989. *Afropollis* sp. (pólen) no trato intestinal de vespa (Hymenoptera, Apocrita, Xyelidae) no Cretáceo da Bacia do Araripe. *Simpósio de Geologia do Nordeste*, 13, Fortaleza, Atas, SBG: 195-196.
- Carvalho, G.K.R. & Hessel, M.H. 2011. Abelhas versus vespas no registro fossilífero. *Encontro de Pós-graduação e Pesquisa da UNIFOR*, 11, Fortaleza, Resumos Expandidos, UNIFOR: 5p. in CD-Rom.
- Comstock, J.H & Needham, J.G. 1898. The wings of insects. *American Naturalist*, Chicago, 32: 43-48, 81-89, 231-257, 335-340, 413-424, 561-575, 768-777, 903-911.
- Comstock, J.H & Needham, J.G. 1899. The wings of insects. *American Naturalist*, Chicago, 33: 117-126, 573-582, 845-860.
- Comstock, J.H. 1918. *The wings of insects*. New York, Ithaca, 430p.
- Darling, D.C. & Sharkey, M.J. 1990. Hymenoptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 195: 123-153.
- Deans, A.R. 2005. Annotated catalog of the world's ensign wasp species (Hymenoptera, Evaniidae). *Contributions of the American Entomological Institute*, 34(1): 1-164.
- Dilcher, D.L., Bernardes de Oliveira, M.E.C., Pons, D. & Lott, T.A. 2005a. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *American Journal of Botany*, Saint Louis, 92(8): 1294-1310.
- Dilcher, D.L., Bernardes de Oliveira, M.E.C., Pons, D. & Lott, T.A. 2005b. Erratum. *American Journal of Botany*, Saint Louis, 92(9): 1957.
- Duarte, L. 1983. Vegetais fósseis da chapada do Araripe, CE. *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 8, Rio de Janeiro, Resumos das Comunicações, SBP: 100.
- Duarte, L. 1985. Vegetais fósseis da chapada do Araripe, CE. *Coletânea de Trabalhos paleontológicos do DNPM [série Geologia]*, Brasília, 27: 557-563.
- Duarte, L. & Japiassu, A.M.S. 1971. Vegetais meso e cenozoicos do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 43(Suplemento): 433-443.
- Dunlop, J.A., Selden, P. & Menon, F. 2007. Arachnida: Spiders, scorpions and allies. In: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 103-132.
- Fanton, J.C.M., Branco, F.R., Dilcher, D. & Bernardes de Oliveira, M.E.C. 2006. *Iara*, a new genus aquatic angiosperm from the Crato paleoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe, northeastern Brazil). *Simpósio do Cretáceo do Brasil*, 7, Serra Negra, Boletim, UNESP: 50.
- Gaston, K.J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, Vermont, 5: 283-296.
- Gauld, I. & Bolton, B. 1988. *The Hymenoptera*. New York, Oxford University, 332p.

- Grimaldi, D., Agosti, D. & Carpenter, J.N. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera, Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates*, New York, 3208: 1-43.
- Grimaldi, D. 1999. The co-radiation of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86(2): 373-406.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. Hymenoptera: Ants, bees, and other wasps. In: D. Grimaldi & M.S. Engel (eds) *Evolution of the insects*. New York, Cambridge University: 407-467.
- Grissell, E.E. 1999. Hymenopteran diversity: Some alien notions. *American Entomologist*, Washington D.C., 45: 235-244.
- Hanson, P.E. & Gauld, I. 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University, Oxford, 893p.
- Heimhofer, U., Ariztegui, D., Lenniger, M., Hesselbo, S.P. & Martill, D.M. 2010. Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, Northeastern Brazil). *Sedimentology*, London, 57: 677-694.
- Hessel, M.H. & Carvalho, G.K.R. 2011. Famílias cretáceas de himenópteros. *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 22, Natal, *Anais*, SBP/UFRN: 3p.
- Huber, J.T. & Sharkey, M.J. 1993. Structure. In: H. Goulet & J.T. Huber (eds). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Ottawa, Agriculture Canada, 13-58.
- Huber, J.T., Sharkey, M.J. & Fernández, F. 2006. Estructura y glosario. In: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). *Introducción a los Hymenoptera de la región neotropical*. Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología & Universidad Nacional de Colombia, 893p.
- Jattiot, R., Krogmann, L. & Nel, A. 2011. Revision of *Prosyntexis* from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil (Hymenoptera, Sepulcidae, Trematothoracinae). *Zootaxa*, Melbourne, 3058: 55-62.
- Jell, P.A. & Duncan, M. 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. In: P.A. Jell & J. Roberts (eds). *Plants and invertebrates from the lower Cretaceous Koonwarra fossil bed, south Gippsland, Victoria*. Sydney, Association of Australian Palaeontologists, 111-205.
- Kellner, A.W.A. & Campos, D.A. 1986. Primeiro registro de Amphibia (Anura) no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 58(4): 610.
- Kellner, A.W.A. & Campos, D.A. 1999. Vertebrate paleontology in Brazil: A review. *Episodes*, Beijing, 22(3): 238-251.
- Labandeira, C.C. 1994. A compendium of fossil insect families. *Contributions in Biology and Geology*, Milwaukee Public Museum, 88: 1-71.

- Lacerda, A.F.M., Dilcher, D., Barreto, A.M., Bernardes de Oliveira, M.E.C. & Pons, D. 2000. Reproductive structures of Magnoliophytes of the Santana Formation, Late Aptian-Early Albian, chapada do Araripe, Brazil. *International Geological Congress, 31*, Rio de Janeiro, Abstracts, SBG: GO-2020-19.
- Leal, M.E.S.C., Martill, D.M. & Brito, P.M.M. 2007. Anurans of the Crato Formation. In: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 444-451.
- Leite, K.J.G. & Hessel, M.H. 2011. Novas evidências de pequenos dinossauros no Membro Crato da Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe, Brasil. *Encontro de Pós-graduação e Pesquisa da UNIFOR, 11*, Fortaleza, Resumos Expandidos, UNIFOR: 5p. in CD-Rom.
- Leme, E.M.C., Brown, G.K., Dilcher, D.L., Bernardes de Oliveira, M.E.C., Siqueira, J.A. & Sales, A.M.F. 2005. Protanaceae, a new fossil monocot family from the Lower Cretaceous, Santana Formation, northeastern Brazil. *Botany Conference of Austin, 9*, Austin, Abstracts, American Society of Plant Biologists: 666.
- Lima, M.R. 1978. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do nordeste do Brasil). São Paulo, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 390p.
- Lima, M.R. 1979. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil) 2: descrição sistemática dos esporos da subturma Zonotriletes e turma Monoletes e dos polens das turmas Saccites e Aletes. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 16: 27-63.
- Lima, M.R. 1981. Palinologia do Mesozoico brasileiro: uma síntese. In: W. Volkheimer (ed.). *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur 2*. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires: 445-460.
- Manson, W.R.M. & Huber, J.T. 1993. Order Hymenoptera. In: H. Goulet & J.T. Huber (eds) *Hymenoptera of the World: An identification guide to families*. Ottawa, Agriculture Canada, 4-12.
- Martill, D.M. 1993. Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. *The Palaeontological Association Field Guides to Fossils*, London, 5: 1-159.
- Martill, D.M., Loveridge, R.F., Andrade, J.A.F.G. & Cardoso, A.H. 2005. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: The Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. *Paleontology*, London, 48: 1399-1408.
- Martill, D.M., Bechly, G. & Loveridge, R.F. 2007. *The Crato fossil beds of Brazil: Window into an ancient world*. Cambridge, Cambridge University, 625p.
- Martinez-Delclós, X., Peñalver-Molla, E. & Rasnitsyn, A. 1999. Hymenoptera insects from the Lower Cretaceous amber of Alava (Spain). *International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, 7*, Buenos Aires, Abstracts, APA: 42.

- Martins Neto, R.G. 1998. A paleoentomofauna da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté) Oligoceno do Estado de São Paulo: novos Hemiptera, Auchenorrhyncha, Hymenoptera, Coleoptera e Lepidoptera (Insecta). *Geociências*, São Paulo, 3(6): 59-70.
- Martins Neto, R.G. & Mendes, M. 2002. The Fonseca Formation paleoentomofauna (Fonseca Basin, Oligocen of Minas Gerais State, Brazil) with description of new taxa. *Acta Geologica Leopoldensia*, São Leopoldo, 25(55): 27-33.
- Martins Neto, R.G. 2005. Estágio atual da paleoartropodologia brasileira: hexápodes, miriápodes, crustáceos (Isopoda, Decapoda, Eucrustacea e Copepoda) e quelicerados. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, 63(3): 471-494.
- Martins Neto, R.G., Melo, A.C. & Prezoto, F. 2007. A new species of wasp (Symphyta, Sepulcidae) from the Santana Formation (Lower Cretaceous, Northeast Brazil). *Journal of the Entomological Research Society*, Ankara, 9(1): 1-6.
- Menon, F. & Martill, D.M. 2007. Taphonomy and preservation of Crato Formation arthropods. In: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 70-77.
- Mohr, B.A.R. & Friis, E.M. 2000. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. *International Journal of Plant Sciences*, Chicago, 161(6, Supplement): S155-S167.
- Mohr, B.A.R., Rydin, C. & Friis, E. M. 2003. Gnetalean diversity during the Early Cretaceous of Brazil. *Botany 2003*, Mobile, *Abstracts*, Botanical Society of America: 65.
- Mohr, B.A.R., Bernardes de Oliveira, M.E.C., Barale, G. & Ouaja, M. 2006a. Paleogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, an Early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. *Cretaceous Research*, Amsterdam, 27: 464-472.
- Mohr, B.A.R., Bernardes de Oliveira, M.E.C. & Pons, D. 2006b. Angiosperm diversity and biology of Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *European Paleobotany Palinology Conference*, 7, Prague, *Program and Abstracts*, National Museum: 95.
- Mohr, B.A.R., Bernardes de Oliveira, M.E.C. & Loveridge, R.F. 2007. The macrophyte flora of the Crato Formation. In: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 537-565.
- Naish, D., Martill, D.M. & Merrick, I. 2007. Birds of the Crato Formation. In: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 525-535.
- Naumann, I.D. 1993. The supposed Cretaceous ant *Cretacoformica explicata* Jell and Duncan (Hymenoptera). *Journal of Australian Entomology Society*, Sidney, 32: 355-356.
- Neumann, V.H.M.L. 1999. Sistemas lacustres aptiense-albienses de la Cuenca de Araripe, NE, Brasil. Barcelona, Universidad de Barcelona, Tese de Doutorado, 250p.
- Noyes, J.S. 1989. The diversity of Hymenoptera in the tropics with special reference to Parasitica in Sulawesi. *Ecological Entomology*, Londres, 14: 197-207.

- Osten, T. 2007. Hymenoptera: Bees, wasps and ants. *In*: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. New York, Cambridge University: 350-364.
- Palmer, D. 2009. *Evolução, a história da vida*. São Paulo, Larousse, 374p.
- Pereira, R., Carvalho, I.S., Fernandes, A.C.S. & Azevedo, D.A. 2009. Composição molecular e origem paleobotânica de âmbares da Bacia do Araripe, Formação Santana. *Química Nova*, São Paulo, 32(6): 1528-1533.
- Ponomarenko, A.G. & Popov, Y.A. 1980. Paleobiocoenoses of Early Cretaceous Mongolian lakes. *Paleontological Journal*, Moscow, 3: 1-11.
- Pons, D., Bernardes de Oliveira, M.E.C. & Lima, M.R. 1992. Les Ephedrales de la Formation Santana, Crétacé Inférieur du Bassin d'Araripe (Brésil). *Organisation Internationale de Paléobotanique Conference, 4, Paris, Resumés*, Muséum National d'Histoire Naturelle: 125.
- Rasnitsyn, A.P. 1975. Hymenoptera Apocrita of Mesozoic. *Transactions of the Palaeontological Institute Academy of Sciences of the USSR*, Moscow, 147: 1-134.
- Rasnitsyn, A.P. 1977. New Hymenoptera from the Jurassic and Cretaceous of Asia. *Paleontological Journal*, Moscow, 3: 98-108.
- Rasnitsyn, A.P. 1983. Fossil Hymenoptera of the superfamily Pamphilioidea. *Paleontological Journal*, Moscow, 2: 56-70.
- Rasnitsyn, A.P. 1988. An outline of evolution of hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects*, Philadelphia, 22: 115-145.
- Rasnitsyn, A.P. & Martinez-Delclòs, X. 1999. New Cretaceous Scoliidae (Vespida = Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Spain and Brazil. *Cretaceous Research*, London, 20: 767-772.
- Rasnitsyn, A.P., Jarzembowski, E.A. & Ross, A.J. 1998. Wasps (Insecta, Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden Supergroups (Lower Cretaceous/?uppermost Jurassic) of Southern England and their biostratigraphical and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Research*, London, 19(3-4): 329-391.
- Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. (eds). 2002. *History of insects*. Dordrecht, Kluwer Academic, 517p.
- Riek, E.F. 1955. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland. *Australian Journal of Zoology*, Melbourne, 3: 654-691.
- Rodrigues, V.M., Raposo Filho, J.R., Santos, S.B. & Fernandes, A.C.S. 1987. Ocorrência de ninho fossilizado de vespas (Insecta, Hymenoptera, Vespidae, Polybiini) em Minas Gerais. *Congresso Brasileiro de Paleontologia, 10, Rio de Janeiro, Resumos*, SBP: 1p.
- Ross, H.H. 1936. The ancestry and wing venation of the Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, Maryland, 29: 99-111.
- Roth, M. 1974. *Initiation à la morphologie, la systématique et la biologie des insectes*. Paris, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, 258p.
- Santos, C. 2011. *A vida secreta das formigas*. São Paulo, Cortez, 24p.

- Schlüter, T. 2000. *Moltenia rieki* n. gen. n. sp. (Hymenoptera, Xyelidae?), a tentative sawfly from the Molteno Formation (Upper Triassic), South Africa. *Paläontologische Zeitschrift*, Berlin, 74: 75-78.
- Schweigert, G., Martill, D.M. & Williams, M. 2007. Crustacea of the Crato Formation. In: D.M. Martill, G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 133-141.
- Sharkey, M.J. 2007. Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa*, Melbourne, 1668: 521-548.
- Simões, T.R. 2012. Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia, Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 84(1): 1-4.
- Sinitshenkova, N. 1998. The Mesozoic aquatic assemblages of Transbaikalia, Russia. *International Palaeoentomological Conference, 1, Moscow, Proceedings*, AMBA: 149-154.
- Scotese, C.R. 2001. *Atlas of Earth History*. Arlington, Paleomap Project, 52p.
- Stork, N.E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, New York, 7: 161-180.
- Sucerquia, P., Bernardes de Oliveira, M.E.C. & Mohr, B. 2008. Preservação de finos detalhes epidérmicos e estruturas anatômicas em macrofitofósseis da Formação Crato. *Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos, 12, Florianópolis, Boletim de Resumos*, ALPP: 213.
- Vilhelmsen, L. 1997. The phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, London, 35: 49-70.