



## Himenópteros e a Bacia do Araripe

**Gabriela Karine Rocha de Carvalho<sup>1</sup>; Maria Helena Hessel<sup>2</sup>; Andrea Limaverde de Araújo<sup>3</sup>**

*Recebido em 10 de setembro de 2011 / Aceito em 13 de abril de 2012*

### Resumo

O presente trabalho sintetiza a ocorrência fossilífera das famílias de himenópteros e sua distribuição no tempo geológico e situando as formas aptianas da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, em seu contexto regional e mundial. A presença de himenópteros é rara no Triássico, mas a partir do Jurássico são insetos relativamente comuns. Os himenópteros, ao longo de sua história geológica, são principalmente representados por vespas do grupo dos Apocrita. As formigas surgiram no Hauteriviano e as abelhas, no Campaniano, cerca de 40 milhões de anos depois do surgimento das angiospermas, sugerindo que o registro dos Apidae deve ser mais antigo ou que algumas vespas desempenhavam um papel na polinização das flores. Das 52 famílias de himenópteros ocorrentes no Eocretáceo, 22 foram mencionadas na Sibéria (Rússia), 21 na região da Mongólia (China, Rússia e Cazaquistão) e possivelmente existem 16 na Bacia do Araripe (Brasil), mostrando que são estas as três regiões do mundo com maior potencial para o estudo de himenópteros desta idade. Do Membro Crato da Formação Santana na Bacia do Araripe foram descritas doze espécies de himenópteros, pertencentes a nove famílias, ainda que outras famílias já foram mencionadas, sem que seus representantes tenham sido formalmente descritos. A descrição de exemplares depositados em acervos institucionais e a realização de novas coletas poderão vir a contribuir com mais informações e detalhes relacionados à história geológica dos himenópteros.

Palavras-chave: Hymenoptera. Distribuição geológica. Bacia do Araripe

### Abstract

*This paper summarizes the occurrence of the fossiliferous families of Hymenoptera and their distribution in geologic time and placing the Aptian fossils of the Araripe Basin, northeastern Brazil, in its regional and global context. The presence of Hymenoptera in the Triassic is rare, but from the Jurassic time they are relatively common. The Hymenoptera, throughout its geological history, are mainly represented by wasps of Apocrita group. The ants appeared in the Hauterivian, and bees in the Campanian, about 40 million years after the emergence of the angiosperms. This suggests that the Apidae record must be older or that some wasps performed a role on the flower pollinization. Of 52 families of Hymenoptera occurring in the Early Cretaceous, 22 were mentioned in Siberia (Russia), 21 in the region of Mongolia (China, Russia and Kazakhstan) and possibly there are 16 in Araripe Basin (Brazil), showing that those are the three regions of the world with the greatest potential for the studying of Hymenoptera of that age. From the Crato Member of the Santana Formation in the Araripe Basin*

*has been described 12 species of Hymenoptera belonging to nine families, while others families have already been mentioned, but not the forms have been formally described. The description of specimens deposited in institutional collections and further collects might contribute with more information and details of the geological history of the Hymenoptera.*

*Keywords: Hymenoptera. Geological distribution. Araripe Basin.*

---

<sup>1</sup> Departamento de Geologia, UFC, Fortaleza; decarvalho\_gabi@hotmail.com

<sup>2</sup> Departamento de Geologia, UFC, Crato; mhhessel@gmail.com

<sup>3</sup> Departamento de Geologia, UFC, Crato; a.limaverde@uol.com.br

## 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 justo 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 região de Taymyr e Okhotsk, e a região desértica da Mongólia, especialmente na região da Transbaikalia, sendo ambas as regiões de clima bem mais rigoroso e de difícil acesso.

Assim, o objetivo deste trabalho é sintetizar a ocorrência fossilífera das diferentes famílias de himenópteros, reconhecendo sua distribuição no tempo geológico e situando as formas aptianas da Bacia do Araripe no nordeste do Brasil em seu contexto regional e mundial.

## 2. Bacia do Araripe e o Membro Crato

A Bacia do Araripe, a maior das bacias interiores mesozóicas 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 E-W, tendo seu eixo maior aproximadamente 240km e largura de cerca de 80km, perfazendo assim uma área total estimada em 12.000km<sup>2</sup> (Arai *et al.*, 2004).

A chapada é constituída por unidades aptianas a cenomanianas, seccionadas por escarpas íngremes que recobrem, em discordância angular, unidades de sequências mais antigas ou repousam diretamente sobre o embasamento cristalino. As sequências 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 Fanerozóico, 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).

Há diferentes propostas para a seqüência

estratigráfica da Bacia do Araripe, sendo aqui adotada a mais recente, de Assine (2007), com algumas modificações baseadas em observações das autoras (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.

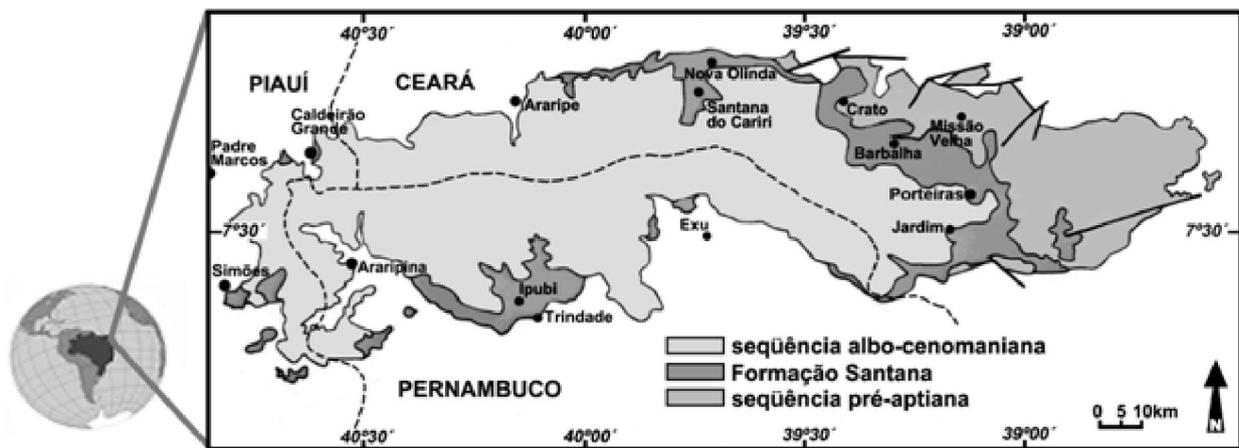


Fig. 1. Bacia do Araripe e a porção aflorante da Formação Santana (incluindo o Membro Crato; modificado de Bruno & Hessel, 2006).

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 neoaptiana a eoalbianas das formações Barbalha e Santana, com depósitos de origem deltaica a lacustre, constituídos por arenitos finos a médios, siltitos e folhelhos da Formação Barbalha e os calcários laminados do Membro Crato, os evaporitos do Membro Ipubi e os folhelhos margosos com concreções calcárias do Membro Romualdo, todos 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 meandantes, de provável idade albo-cenomaniana, da Formação Exu.

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 estão os membros Crato, constituído por calcários finamente laminados com abundantes e diversificados

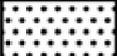
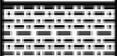
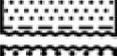
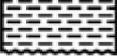
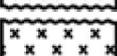
GEOCRONOLOGIA		LITOESTRATIGRAFIA		
MESOZOÍCO	CENOMANIANO		Formação Exu	
	?		Formação Araripina	
	ALBIANO		Formação Santana Membro Romualdo	
	?		Formação Santana Membros Crato/Ipubi	
	NEOAPTIANO		Formação Barbalha	
	EOCRETÁCEO		Formação Abaiara	
	JURÁSSICO			Formação Missão Velha
		NEOJURÁSSICO		Formação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

Fig. 2. Coluna estratigráfica simplificada da Bacia do Araripe (modificado de Manso & Hessel, 2012).

fósseis, e Ipubi, com sedimentação predominantemente evaporítica, onde se intercalam gipsita, anidrita, folhelhos fossilíferos e carbonatos; e no topo está o Membro Romualdo, constituído por arenitos finos, folhelhos margosos com concreções carbonáticas muito fossilíferas, 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, em contato lateral com os evaporitos do Membro Ipubi. 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, 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 fossilífero composto por organismos não-marinhos 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.

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 fossilífera sugerem que existiram variações ambientais locais que devem ter condicionado a biota que também 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 preservação, incluindo delicados tecidos e padrões de coloração (Menon & Martill, 2007). Artrópodos tipicamente aquáticos são raros e provavelmente autóctones, como os escorpiões d'água, besouros disticídeos e baratas d'água. 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), grilos (Neuropteridae), besouros (Coleoptera), moscas e mosquitos (Diptera) e vespas (Hymenoptera) sejam bastante frequentes. Outros grupos ocorrem raramente, como as lacraias (Dermaptera), 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 *Cladocycclus 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 *Cladocycclus*), indicando certa 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. Formas juvenis ainda não foram encontradas, talvez por causa da alta salinidade das águas (Leal et al., 2007). Representantes das tartarugas são raras, todas pertencentes à espécie *Araripemys barretoii* Price 1973 (Kellner & Campos, 1999). É uma tartaruga de hábitos aquáticos e possivelmente tolerante a condições mesohalinas (Martill, 1993). São preservadas em exemplares completos, tanto de formas adultas como juvenis. Lagartos também são raros, pertencentes a grupos terrestres e com apenas duas espécies registradas: *Tijubina pontei* Bonfim Junior & Marques 1997 e *Olindalacerta brasiliensis* Evans & Yabumoto 1998 (Simões, 2012). Crocodilianos são extremamente raros, sendo conhecida 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 sibbicki* 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 de dinossauros são extremamente raros no Membro Crato (Naish *et al.*, 2007; Leite & Hessel, 2011), ainda que plumas isoladas ocorram com 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 neoaptianos (Arai *et al.*, 2001). Os dados palinológicos sugerem a co-existência de plantas adaptadas a ambientes úmidos e vegetais pioneiros de regiões secas, além de uma vegetação nativa 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* (Duarte & Japiassú, 1971). Posteriormente, novas espécies de araucariáceas foram descritas, como *Brachyphyllum castilhoi* Duarte 1985, *Araucarites vulcanoi* Duarte 1989 e *Araucaria cartelleri* Duarte 1993, e reconheceu a presença de *Brachyphyllum obesum* Heer 1875. Outras gimnospermas encontradas são folhas das queirolepidiaceáceas *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 *Podozamites* sp. (Podozamitaceae), e restos ainda não descritos de Cycadales e Caytoniales (Mohr *et al.*, 2007).

Fragmentos de âmbar encontrados têm sido relacionados à Araucariaceae (Martill *et al.*, 2005) ou 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., e as Lycopsida são referidas como bulbos de *Isoetites* (Dilcher, 2000; Lacerda *et al.*, 2000). As Polypodiopsidas (samambaias) são os representantes mais comuns da paleoflora desta 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), o que era apontado por dados palinológicos (Lima, 1978; 1979). 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 restos foliares de grandes dimensões (*Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher, Bernardes de Oliveira, Pons & Lott 2005), reprodutivos (*Welwitschiostrobus murili* Dilcher, Bernardes de Oliveira, Pons & Lott 2005), *Priscowelwitschia austroamericana* (Dilcher, Bernardes de Oliveira, Pons & Lott 2005) e *Cratonia cotyledon* Rydin, Mohr & Friis 2003 (Dilcher *et al.* 2005). Apenas uma espécie de Ephedraceae 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 polen 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 brasiliiana* 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 ainda *incertae sedis* (*Jara iguassu* Fanton, Branco, Dilcher & Bernardes de Oliveira 2006).

### 3. Himenópteros

Os himenópteros são insetos representados pelos vespões, vespas, formigas e abelhas. O exoesqueleto é constituído por quitina, sendo bastante esclerosado, frequentemente revestido por pelos ou cerdas. O aparelho bucal é do tipo mastigador. Na grande maioria dos himenópteros, as antenas são alongadas e constituídas por dez ou mais segmentos. Nas formas aladas, há dois pares de asas membranosas com pouca nervação, às vezes quase ausente. As asas posteriores são menores do que as anteriores, e possuem pequenas estruturas similares a ganchos (hamuli) que se ligam à prega frenal (uma espécie de canaleta) da margem posterior das asas anteriores, juntando ambas as asas que passam então a atuar como um único aerofólio quando o animal voa (Vilhelmsen, 1997). Esta é uma autopomorfia dos himenópteros. Na asa anterior, as nervuras anais não atingem a margem posterior da asa. Os tarsos das pernas possuem usualmente cinco segmentos. As fêmeas costumam ser mais robustas do que os machos (Carvalho & Hessel, 2011). A ordem Hymenoptera é composta pelos Symphyta e Apocrita. No grupo dos Symphyta estão os vespões e as vespas-da-madeira, que se caracterizam por ter o tórax largamente ligado ao abdômen, uma proeminência do fêmur (trocâter) com dois segmentos, e no mínimo três células fechadas nas nervuras da base da asa posterior. No grupo Apocrita estão as verdadeiras vespas, as formigas e as abelhas. Têm uma ‘cintura’ bem marcada, resultado de uma constrição entre o primeiro e segundo segmento abdominal. Também possuem caracteristicamente uma fusão do primeiro segmento metassomal com o mesossoma, chamada

propódeo, um ou dois segmentos no trocâter do fêmur, e no máximo duas células fechadas nas nervuras da base da asa posterior.

#### 3.1. 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 1a-1e) 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 fósseis mais antigos, da família Xyelidae, do grupo dos Symphyta, provêm de camadas neotriássicas (Carniano) aflorantes em Queensland, Austrália (Riek, 1955) e possivelmente triássicos da África (Schlüter, 2000). O próximo registro mais antigo provém do Eojurássico (Pliensbachiano) de Kisyl-Kiya, na Turquia. Desde então, sofreram uma diversificação exponencial, compondo mais de uma centena de famílias de himenópteros com registro fóssilífero. No Jurássico, existem apenas representantes dos vespões e 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 surgem as formigas e no Neocretáceo, as abelhas. No Cenozóico, a diversidade de vespas diminui e das abelhas aumenta.

No andar Hettanguiano, início do Jurássico, surgem representantes da família †Mesoserphidae (Tabela 1a), também com ocorrências até o Albiano do nordeste da Rússia, oeste da Mongólia e nordeste do Brasil. No andar subsequente, o Sinemuriano, aparecem três novas famílias:



As demais 16 famílias, predominantemente encontradas no Canadá, Sibéria, Mongólia, Austrália, Brasil e oeste da Europa, ainda possuem representantes atuais: Aulacidae, Bethyidae, Braconidae, Chrysididae, Dryinidae, Evaniidae, Gasteruptiidae, Ichneumonidae, Megaspilidae, Monomachidae, Pelecinidae, Pompilidae, Proctotrupidae, Scoliididae, Sphecidae e Tenthredinidae, esta a única representante dos Symphyta.

No Berriasiano, início do Cretáceo, surgem cinco famílias (Tab. 1c), 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, Stigamaphronidae e Trigonalidae, que ocorrem principalmente no Alaska, Rússia e China. A família Formicidae foi registrada em terrenos possivelmente hauterivianos da Austrália, no Aptiano e Oligoceno do Brasil e no Turoniano dos Estados Unidos. A família Mymaridae, também surgida no Hauteriviano, ocorre no Canadá e França, tendo ainda representantes atuais.

*Tab. 1b - Distribuição temporal de famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram do Kimmerdgiano (Neojurássico; conforme Rasnitsyn, 1988; Darling & Sharkey, 1990; Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).*

Famílias (20)	Tr					J					K					T		Q																		
	Ladiniense	Camiano	Norian	Retiano	Helangiano	Sinemuriano	Piensbaquiano	Turoniano	Albiano	Bajociano	Batuniano	Caloviano	Oxfordiano	Kimmerdgiano	Portlandiano	Berriasiano	Valangiano	Hauteriviano	Barreniano	Aptiano	Albiano	Cenomaniano	Turoniano	Coniaciano	Santoniano	Campaniano	Maastrihtiano	Paloceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno		
Bethyidae																																				
Chrysididae																																				
Dryinidae																																				
Sphecidae																																				
Scoliididae																																				
Megaspilidae																																				
Pompilidae																																				
Aulacidae																																				
Braconidae																																				
Evaniidae																																				
Gasteruptiidae																																				
Ichneumonidae																																				
Monomachidae																																				
Pelecinidae																																				
Proctotrupidae																																				
Tenthredinidae																																				
†Serphitidae																																				
†Stigamaphronidae																																				
†Xyelotomidae																																				
†Praeichneumonidae																																				

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 (Tab. 1c): Diapriidae, Figitidae, Mutillidae, Mymaromatidae, Rhopalosomatidae, Sapygidae, Scelionidae, Tiphidae e Vespidae. No

Albiano surgem 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.

No Cenomaniano, início do Neocretáceo (Tab. 1d), aparecem novas cinco famílias distribuídas em latitudes bem setentrionais (Canadá, Alaska e Sibéria): Cynipidae, Orussidae, Scolebythidae, Tetracampidae e



Tab. 1d - Distribuição temporal de famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram no Neocretáceo (Albiano ao Masstrichtiano; conforme Rasnitsyn, 1988; Darling & Sharkey, 1990; Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).

Famílias (21)	Tr				J								K							T		O													
	Ladiniano	Carniano	Norian	Retiano	Hetangiano	Sinemuriano	Pliensbachiense	Turoniano	Aaleniano	Bajociano	Bathoniano	Calloviano	Oxfordiano	Kimmeridgiense	Portlandiano	Berriasiense	Valangiano	Hauteriviense	Barremiano	Aptiano	Albiano	Cenomaniano	Turoniano	Coniaciano	Santoniano	Campaniano	Maestrichtiano	Paleoceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno	
Apidae																																			
Ormyridae																																			
Trichogrammatidae																																			
Vanhornidae																																			
Ibalidae																																			
Plumariidae																																			
Pteromalidae																																			
Torymidae																																			
†Maimetseidae																																			
Ceraphronidae																																			
Eulophidae																																			
Eumenidae																																			
†Eupelmidae																																			
Cynipidae																																			
Orussidae																																			
Scolecbythidae																																			
Tetracampidae																																			
†Spheconyrmidae																																			
Cephiidae																																			
Xiphydriidae																																			
†Armaniidae																																			

Assim, observa-se que os himenópteros eram raros no Neotriássico, mas a partir do Jurássico eles são insetos relativamente comuns, mostrando dois períodos de maior diversificação: no Kimmeridgiense (Neojurássico), quando surgiram 20 novas famílias, e no Oligoceno (Terciário), quando mais 17 novas famílias são 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 nas 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 e Inglaterra, no oeste europeu. 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, o Taymyr e Transbaikalia (Sibéria russa), 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 Bacia do Araripe no nordeste do Brasil. No Neocretáceo, somam-se as ocorrências de Okhotsk no nordeste da Rússia, de New Jersey e Nebraska dos Estados Unidos, e da região de Alberta no Canadá. No Cenozóico, as principais ocorrências estão nos Estados Unidos: em Washington, Colorado (Florissant) e oeste do Tennessee. Também são conhecidas ocorrências no Báltico, República Dominicana, Trinidad e sudeste da Austrália.

Tab. 1e - Distribuição temporal das famílias de himenópteros com representantes fósseis que surgiram a partir do Terciário (conforme Labandeira, 1994; Rasnitsyn & Quicke, 2002; e Grimaldi & Engel, 2005).

Famílias (27)	Tr				J								K							T					Q										
	Ladniano	Carniano	Noriano	Retiano	Hetangiano	Sinemuriano	Pitensbaquiano	Toarciano	Aaleniano	Bajociano	Batoniano	Caloviano	Oxfordiano	Kimmeridgiano	Portlandiano	Berriásiano	Valangiano	Hauteriviano	Barremiano	Aptiano	Albiano	Senoniano	Turoniano	Colacião	Santoniano	Campaniano	Maastriçhiano	Paleoceno	Eoceno	Oligoceno	Mioceno	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno	
Colletidae																																			
Stenotritidae																																			
Agaonidae																																			
Andrenidae																																			
Aphelinidae																																			
Aphidae																																			
Blasticotomidae																																			
Ctenoplectridae																																			
Diprionidae																																			
Embolemidae																																			
Encyrtidae																																			
Eucoilidae																																			
Halictidae																																			
Melittidae																																			
Pergidae																																			
Perilampidae																																			
Sierolomorphidae																																			
Signiphoridae																																			
Stephanidae																																			
†Pelecinopteridae																																			
Anthophoridae																																			
Argidae																																			
Eurytomidae																																			
Megalchilidae																																			
†Electrotomidae																																			
Cimbicidae																																			
Platygastriidae																																			

No Campaniano surge a mais antiga família de abelhas (Apidae), no Oligoceno aparecem quatro novas famílias (Andrenidae, Halictidae, Megalchilidae e Melittidae) registradas nos Estados Unidos, e no Pleistoceno estão os mais antigos representantes dos Colletidae, registrados em Trinidad (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 com os himenópteros da Bacia do Araripe.

A maioria das 63 famílias de himenópteros

existentes no Cretáceo tem representantes atuais e apenas 10 delas são extintas. Das 52 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.

### 3.2. 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 fósseis é de 1987, quando Rodrigues *et al.* descrevem a ocorrência de um ninho de vespas do gênero *Stelopolybia* sp., petrificado por incrustação e substituição 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 mencionada 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 gouletii* e *Protoprocto asodes*, além de *Karataus kourios* (atual *Cratiphialites 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 Mesosiphidae também é 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) descreve do Terciário da Formação Tremembé, 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) descrevem 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) descrevem 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) descreve 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 as demais pertencem ao *Staatliches Museum für Naturkunde* em Stuttgart, Alemanha. No mesmo ano e também da mesma Formação, Martins Neto *et al.* (2007) publicaram a descrição de *Prosyntexis legitima*, hoje um sinônimo junior de *P. gouletii*. Santos (2011) menciona a descoberta de um representante dos Formicidae, *Martialis heureca*, em âmbar possivelmente cretáceo da Amazônia, sem mencionar quem a descreveu. A autora parece estar equivocada, pois o Cretáceo não tem rochas aflorantes na área citada e sendo preservada em âmbar deve ser Terciário. Em 2009, Palmer ilustra e menciona o gênero *Cretofedtschenkianum* em um atlas de divulgação. O mais novo 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*, 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 e Márcio Mendes. Do exterior, há autores russos (Alexandr Pavlovich Rasnitsyn), norteamericanos (David Grimaldi, Christopher Darling e Michael Sharkey), ingleses (David Michael Martill e Till Osten), espanhóis (Xavier Martínez Delclòs e André Nel), franceses (Romain Jattiot) e alemães (Lars Krogmann).

Tab. 2. Táxons de Hymenoptera encontrados no Membro Crato da Formação Santana na Bacia do Araripe.

família	espécies
†Sepulcidae	<i>Prosyntexis gouleti</i> Sharkey 1990
†Ephialtitidae	<i>Cratephialtites kourios</i> (Sharkey 1990)
Formicidae(?)	<i>Carinidris 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 rasnitsyn</i> Darling 1990

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* Doyle, Jardiné & Doerenkamp 1982 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 no Membro Crato, que os autores afirmam que seus representantes ainda não foram descritos, como Ichneumonoidea, Pompilidae, Siricidae, Vespidae e

### 3.3. Himenópteros na Bacia do Araripe

Dos insetos preservados no Membro Crato da Formação Santana na Bacia do Araripe, cerca de 4% pertencem aos himenópteros (Osten, 2007). Quase uma vintena de famílias de himenópteros 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 (Tab. 2). †Sepulcidae é a única família do grupo dos Symphyta; todos os demais são Apocrita.

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, 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).

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*, originalmente referido ao gênero *Karataus* Rasnitsyn 1977. A asa anterior tem mais de 10 células fechadas e mede cerca de 11mm de comprimento. O metassoma 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).

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. Esta espécie tem sua classificação controversa, podendo pertencer a outra família de himenópteros (Grimaldi et al., 1997). Entretanto, novos exemplares foram encontrados (depositados no *Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart*), confirmando a validade da espécie (Osten, 2007). No holótipo, a cabeça tem 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 *Protoprocto asodes* Sharkey 1990, 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).

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. As asas anteriores têm pterostigma alongado e nove células fechadas, sendo a célula costal 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 gaster tem comprimento similar ao restante do corpo. Os fêmures e tíbias são longos, sem fortes espinhos (Darling & Sharkey, 1990).

A família Sapygidae no Membro Crato 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. 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* encontra-se depositado na coleção particular de Masayuki Murata 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 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, *C. parvus* Darling 1990 e *Cretobestiola* sp. (Osten, 2007). *C. magnus* foi descrito baseado em dois espécimes do *American Museum of Natural History* de New York. Possui 15mm de comprimento, com asas pilosas e célula marginal cinco vezes mais longa do que larga. As antenas são cerca de duas vezes e meia mais longas do que largas. O metassoma é largamente ovalado, sem pecíolo. Os fêmures posteriores são robustos e fusiformes, cerca de 2,5 mais longo do que sua largura. A tíbia é longa e delgada, com distintos espinhos na superfície externa. *C. parvus* 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 pouco pilosas de cerca de 5mm de comprimento e 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.

*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, considerando suas pernas extremamente longas e possíveis 10 segmentos antenais, ou 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 ainda 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 estes exemplares deveriam ser referidos, seria necessário obter espécimes com as nervuras das asas anteriores preservadas. O espécime descrito em Darling & Sharkey (1990) tem 7mm de comprimento, com antenas longas e finas (5mm), mesossoma delgado, duas vezes mais longo do que largo, com um longo pecíolo com cristas longitudinais. As pernas posteriores são extremamente longas e delgadas, com cerca de 7,5mm.

A família Tiphidae é um grupo com ampla distribuição geográfica, representado no Brasil pela espécie *Architiphia rasnitsyni* Darling 1990, descrita com base em um exemplar do *American Museum of Natural History*. Dois exemplares posteriormente encontrados são relacionados tentativamente a esta espécie, mas ainda não descritos (Osten, 2007). Têm aproximadamente 16mm de comprimento, cabeça 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).

#### 4. Considerações finais

Os representantes da sub-ordem 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 sub-ordem 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 gouletii*, além de um exemplar indeterminado da família dos Siricidae. Considerando que o clima sob o qual ocorreu a sedimentação da Formação Santana foi possivelmente semi-árido (Heimhofer *et al.*, 2010), não é de se estranhar esta reduzida ocorrência.

As formas da sub-ordem Apocrita estão reunidas em dois grupos: os Aculeata e os Parasitica. As vespas do grupo Parasitica são os himenópteros mais diversificados no Eocretáceo, sendo representadas por 27 famílias. No Araripe ocorrem representantes da extinta família dos *Æphialtitidae* (*Cratæphialtitis kourios*) e de famílias ainda recentes, como Proctotrupidae (*Protoproctosodes*), Mesoserphidae e Ichneumonoidea. 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 dos Aculeata (vespas, abelhas e formigas) reúnem 15 famílias presentes no Eocretáceo. No registro geológico, Aculeata foi o último grupo de Hymenoptera a surgir, no Caloviano (Neojurássico). As vespas deste grupo na Formação Santana estão representadas pelo maior número de exemplares encontrados, pertencentes aos gêneros *Cretosphex* (*C. parvus* e *C. magnus*) e *Cretobestiola*(?), esfécideos muito próximos das abelhas, participando da mesma superfamília. Considerando a abundante flora de angiospermas preservada nos calcários do Membro Crato, é natural esperar certa abundância destas vespas, que talvez colaborassem com a polinização das flores de morfologia ainda muito simples destes vegetais. Outras famílias de Aculeata encontradas no Araripe são os Rhopalosomatidae, Sapygidae, Scoliidae, Tiphidae e Formicidae. 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 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 Parasitica e 50% de Aculeata, cada grupo vivendo em seu nicho particular.

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 há nove famílias de vespas, seis hoje extintas, além dos Megalyridae, Siricidae e Xyelidae, que possuem formas atuais. No Mesojurássico aparecem mais nove novas famílias, cinco extintas, e quatro (Anaxyletidae, Heloridae, Pamphilidae e Roproniidae) com distribuição temporal até o Recente. O Neojurássico é o período de maior radiação das vespas jurássicas, com o surgimento de 22 novas famílias, seis delas hoje extintas e 16 famílias que possuem também formas recentes. No Eocretáceo surge a primeira e única família de formigas (Formicidae), registrada inicialmente no sudeste da Austrália. Aparecem também treze novas famílias de vespas com representantes atuais, inclusive os Mutillidae, Tiphidae e Vespidae, e três famílias hoje extintas. O Neocretáceo 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 nova família apareceu. No restante do Neocretáceo surgem quatro famílias hoje extintas e 16 com representantes atuais. Neste tempo, há cerca de 84 milhões de anos atrás, surgem as primeiras abelhas, pertencentes à família Apidae. A himenopterofauna do Cenozóico mostra sua última grande radiação filogenética, ocorrida no Oligoceno, quando surgiram 19 novas famílias. 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). No restante do Terciário surgem 21 novas famílias, das quais apenas uma é extinta (†Pelecinopteridae). No Quaternário (Pleistoceno) aparecem apenas duas famílias de himenópteros com registro fóssil.

Através desta síntese, 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 Mesozóico (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% de todas as 107 famílias com registro fóssil atualmente conhecidas. 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 Mesozóica 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 também afetou este grupo de insetos, com o maior número de famílias extintas de sua história (10). De todas as 107 famílias de himenópteros com registro

fóssil, 24 delas foram extintas ao longo do Mesozóico e duas no Cenozóico.

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. Esta situação deixa uma lacuna que facilita que pesquisadores de outros países venham a descrever esse material, sem que haja trabalhos em conjunto. 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 controvérsias. 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. Torna-se assim 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, que venham a contribuir significativamente para o melhor entendimento da himenopterofauna e da história geológica da Bacia do Araripe, enriquecendo os acervos brasileiros com seus fósseis.

## 5. Conclusões

Com a realização do presente trabalho sobre os himenópteros fósseis ocorrentes no mundo e no Membro Crato da Formação Santana da Bacia do Araripe, Brasil, podem ser arroladas as seguintes principais conclusões:

- a) A sub-ordem 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 gouletii*) e um exemplar indeterminado da família Siricidae, uma ocorrência bastante pobre que pode ser explicada pela aridez do clima vigente.
- b) Os Parasítica da sub-ordem Apocrita compõem o grupo de himenópteros mais diversificados durante o Eocretáceo (27 famílias), sendo representados na Bacia do Araripe pela superfamília Ichneumonoidea, e pelas famílias †Ephialtitidae (*Cratephialtites kourios*), Proctotrupidae (*Protoprocto asodes*) e Mesoserphidae.
- c) Os Aculeata da sub-ordem Apocrita reúnem 15 famílias presentes no Eocretáceo, 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*), Scoliididae (*Cretaproscolia josaie* *Cretoscolia brasiliensis*), Tiphidae (*Architiphia rasnitsyni*), Vespidae e possivelmente Formicidae (*Cariridris bipetiolata*).
- d) Os himenópteros ao longo de sua história geológica são principalmente representados por vespas (mais 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.
- e) 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.

### Agradecimentos

Somos muito gratas pelas colaborações dos professores da Universidade Federal do Ceará, Dr. **Francisco** Roberto de Azevedo (Departamento de Agronomia) e Dr. Marcio Mendes (Departamento de Geologia).

### Referências Bibliográficas

- Arai, M., Carvalho, I.S. & Cassab, R.C.T. 2004. Bacia do Araripe. *Phoenix*, Aracaju, 672): 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.
- 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*.
- 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 Filho, 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. 2011b. Abelhas versus vespas no registro fossilífero. *Encontro de Pós-graduação e Pesquisa da UNIFOR, 11*, Fortaleza, *Resumos Expandidos*, UNIFOR: 5p *in CD-Rom*.
- Darling, D.C. & Sharkey, M.J. 1990. Hymenoptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, *195*: 123-153.
- Dilcher, D.L. 2000. Lower Cretaceous angiosperms, their evolution and diversity. *Revista da Universidade de Guarulhos*, Guarulhos, *5*: 251.
- Dilcher, D.L., Bernardes de Oliveira, M.E.C., Pons, D. & Lott, T.A. 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *American Journal of Botany*, Saint Louis, *92*(8): 1294-1310.
- 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. & Japiassú, A.M.S. 1971. Vegetais meso e cenozóicos 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.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. Hymenoptera: Ants, bees, and other wasps. *In*: D. Grimaldi & M.S. Engel (eds) *Evolution of the insects*. Hong Kong, Cambridge University: 407-467.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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 UNIFOR, 11*, Fortaleza, Anais, 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 Mesozóico 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.
- Manso, C.L.C. & Hessel, M.H. 2012. Novos equinoides (Echinodermata: Echinoidea) do Albiano da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, *42*(1): 187-197.
- 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.
- 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. 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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 Conférence, 4*, Paris, *Resumés*, Muséum National d'Histoire Naturelle: 125.
- 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**(6): 767-772.
- 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*, New South Wales, **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.
- 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 ponteji*, 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.
- 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.

