

O REGISTRO DE UROPYGI AO LONGO DO TEMPO (NEOCARBONÍFERO, EOCRETÁCIO E RECENTE): IMPLICAÇÕES PALEONTOLÓGICAS E ECOLÓGICAS NA ESTASE EVOLUTIVA DO GRUPO

Gabriel Ladeira Osés¹ (gabriel.oses@usp.br), Setembrino Petri¹ (spetri@usp.br), Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco¹ (forancelli@gmail.com), Regiane Saturnino Ferreira² (sf.regiane@gmail.com)

¹Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências; ²Museu Paraense Emílio Goeldi, Laboratório de Aracnologia

RESUMO

O registro dos escorpiões-vinagre ao longo do tempo geológico revela que estes organismos constituem um grupo extremamente homogêneo, característica que pode ser compreendida pela relativa estase evolutiva apresentada pelo grupo. Dados preliminares apresentados na presente contribuição são compatíveis com esta tendência evolutiva, a qual pode ser explicada por meio de informações obtidas tanto do estudo de fósseis como de organismos atuais.

Palavras-chave: aracnídeos fósseis, escorpiões-vinagre, estase evolutiva

ABSTRACT

Whip scorpions temporal register reveals that these organisms constitute an extremely homogeneous group, characteristic which can be understood by the relative evolutionary stasis shown by this group. Preliminary data herein presented are compatible with this evolutionary trend, which can be explained by means of information obtained through the study of fossils and of living organisms.

Keywords: fossil arachnids, whip scorpions, evolutionary stasis

INTRODUÇÃO

A ordem Uropygi engloba aracnídeos predadores que possuem grandes pedipalpos raptorais e um longo flagelo segmentado na porção terminal do opistossoma (Harvey, 2002). São vulgarmente conhecidos como escorpiões-vinagre, em função de sua aparência e comportamento de defesa, que consiste na liberação de ácido acético quando ameaçados. A diversidade do grupo é baixa, contando com 103 espécies descritas em 16 gêneros e apenas uma família (Harvey, 2002). Consiste de um grupo

homogêneo e adaptativamente conservativo, cuja biologia é pobremente conhecida. As espécies viventes estão distribuídas por todo o mundo, mas o pico de diversidade é alcançado na Ásia e no arquipélago Malaio (Rowland & Adis, 2002).

Os fósseis de escorpiões-vinagre, por sua vez, são praticamente restritos a rochas formadas em ambientes úmidos do Neocarbonífero dos Estados Unidos e da Europa. O sistema deposicional de Mazon Creek, Illinois, dominado por deltas, apresenta aracnídeos fósseis de florestas pantanosas, conhecidos pelo excepcional estado de preservação, inclusive, de partes moles (Nitecki, 1979; Shabica, 1979). O número de espécies fósseis descritas e consideradas válidas diverge entre alguns autores: Harvey (2003) cita nove espécies, enquanto Tetlie & Dunlop (2008) reconheceram apenas sete espécies, e citam outra provável do Mioceno na Califórnia.

A descoberta de *Mesoproctus rowlandi* Dunlop (1998) em estratos de rocha do Eocretáceo da Chapada do Araripe e a descrição de outros três escorpiões-vinagre da mesma região (Dunlop & Martill, 2002) revelam que estes organismos habitavam ambientes mais áridos do que os dos fósseis carboníferos. Os fósseis do Membro Crato (Formação Santana, Bacia Sedimentar do Araripe) apresentam, também, excepcional estado de preservação obtido por meio dos processos de substituição por goethita ou por pirita e de carbonização (Viana & Neumann, 2002; Menon & Martill, 2007). Os fósseis do Eocretáceo da Chapada do Araripe são encontrados em placas de rocha carbonática formada em ambiente lacustre (Viana & Neumann, 2000; Heimhofer & Martill, 2007). O estudo das condições paleoambientais desse lago ou sistema de lagos (Kellner, 2002) revelou que o fundo deste (s) corpo (s) d'água apresentava condições anóxicas, característica intensificada pela alta salinidade, evidências que podem explicar o estado de preservação

dos fósseis de organismos. O registro fóssil do Membro Crato é constituído essencialmente por organismos alóctones (Menon & Martill, 2007) que habitaram o local (Heimhofer & Martill, 2007). Esta informação pode ser justificada pelo caráter inóspito do ambiente e pela presença de organismos terrestres (e.g. *Uropygi*).

A análise da morfologia dos escorpiões-vinagre revela que estes organismos não apresentaram mudanças morfológicas expressivas ao longo de sua trajetória evolutiva (Dunlop *et al.*, 2007), a qual pode ser caracterizada, portanto, pela ocorrência de estase evolutiva.

OBJETIVOS E UNIVERSO DE INTERESSE

Um dos objetivos da presente publicação é tentar ilustrar a estase evolutiva por meio de comparações morfológicas entre alguns fósseis do grupo e os indivíduos atuais baseando-se em dados fornecidos nas publicações de Dunlop (1998), Dunlop & Martill (2002) e Tetlie & Dunlop (2008). As informações utilizadas restringem-se somente aquelas em que a menção comparativa entre fósseis e organismos vivos foi completamente explicitada pelos autores dos artigos acima citados.

Geralinura carbonaria Scudder, 1884 (Pensylvanniano dos Estados Unidos) foi selecionada para as comparações já que os mais variados caracteres morfológicos deste táxon foram sistematicamente correlacionados aos dos grupos atuais em Tetlie & Dunlop (2008). De acordo com estes autores, os fósseis do Neocarbonífero como, por exemplo, *G. carbonaria* e o gênero *Prothelyphonus* Fric, 1904 apresentam diversas características em comum com os escorpiões-vinagre do Recente. *Prothelyphonus*, não considerado na comparação aqui exposta apresenta espécimes que, de modo semelhante aos organismos atuais possuem grandes pedipalpos e trocânter com presença de denticulos. Contudo, segundo estes autores, os gêneros do Neocarbonífero constituem membros basais (externos) de Thelyphonidae, visto que não apresentam pedipalpos (grandes e raptorais nos escorpiões-vinagre atuais) subquelados, a quela formada por grandes apófises patelares e tibiais, conjunto de caracteres que define essa família

e, portanto, todos os gêneros atuais e a espécie descrita para o Eocretáceo, *M. rowlandi* (Dunlop, 1998). Entre o Carbonífero e o Cretáceo há um hiato no registro fóssil de *Uropygi*. A espécie *M. rowlandi* foi escolhida por representar a única ocorrência entre o Carbonífero e o Recente. Esta espécie apresenta, em geral, características bem mais próximas às verificadas nos espécimes do Recente (Dunlop & Martill, 2002). No intervalo de tempo compreendido entre o Cretáceo e o Cenozoico também não há fósseis de escorpiões-vinagre. O gênero vivente *Mastigoproctus* foi selecionado visto que é o único explicitado nas comparações realizadas por outros autores (Dunlop, 1998). Este autor sugere que os membros atuais de *Uropygi* sejam denominados “fósseis-vivos” dado o grau de semelhanças entre os organismos vivos e os fósseis, sobretudo os do Cretáceo. O gênero *Mastigoproctus* está incluso na subfamília Mastigoproctinae, à qual é atribuído o gênero *Mesoproctus* do Cretáceo (Dunlop *et al.*, 2007). Ambos possuem as maiores dimensões dentre todos os escorpiões-vinagre fósseis e vivos, estão relacionados ao mesmo tipo de ambiente e apresentam distribuição geográfica semelhante (Crawford & Cloudsley-Thompson, 1971; Dunlop, 1998; Dunlop & Martill, 2002).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Do número total de características compartilhadas (32) entre os grupos fósseis (*G. carbonaria* e *M. rowlandi*) e os espécimes atuais, 24 são semelhantes. Quando a comparação é restrita aos fósseis do Eocarbonífero e aos organismos vivos, há 11 características morfológicas semelhantes de um total de 18 analisadas para o período correspondente ao final do Carbonífero. O mesmo padrão geral se repete para a comparação entre os fósseis do Eocretáceo e os escorpiões-vinagre atuais: 13 semelhanças de um total de 14 características consideradas.

Este resultado ajuda a corroborar a inclusão, apenas dos organismos do Mesozoico e do Cenozoico na família Thelyphonidae, uma vez que apesar de predominar estase evolutiva há maior similaridade entre os escorpiões-vinagre do Eocretáceo e do Recente do que entre os organismos do Eocarbonífero e do Recente. As maiores diferenças verificadas para o caso do

Carbonífero estão relacionadas a modificações sofridas pelos pedipalpos, cujas características são justamente aquelas que definem Thelyphonidae.

A conquista de ambientes mais áridos pelos escorpiões-vinagre constitui exceção à regra verificada no passado geológico e atual: ocupação de habitats de florestas tropicais úmidas (Dunlop *et al.*, 2007). A invasão de locais secos, verificada primeiramente no Eocretáceo, pode ser fundamental para a compreensão do estabelecimento de *Thelyphonidae* por meio da quebra momentânea de estase. Estabelecidos estes pressupostos, pode-se inferir que o surgimento de pedipalpos subquelados totalmente desenvolvidos, característica esta que contribui para alimentação mais eficiente, pode ter sido resultado das necessidades adaptativas frente à conquista de ambientes mais áridos por parte dos escorpiões-vinagre. Entretanto, segundo Gomulkiewicz & Holt (1995) isso ocorre somente se o grupo em questão apresentar característica adaptativa prévia, caso contrário há a tendência de extinção já que as pressões ambientais são maiores do que as taxas de mudança adaptativa. No caso dos escorpiões-vinagre, uma dessas características pode ser o hábito de cavar (proteção contra a desidratação), provavelmente já presente em organismos do carbonífero, visto que organismos atuais tanto de climas secos como de climas úmidos possuem esse comportamento (Crawford & Cloudsley-Thompson, 1971; Dunlop, 1998).

A descoberta de fósseis de *Thelyphonidae* em rochas que representam paleoambiente árido também se reveste de importância no sentido de explicar parcialmente o padrão evolutivo do grupo aqui tratado (principalmente para a grande semelhança entre *M. rowlandi* e *M. giganteus* Lucas, 1835) verificado após a quebra de estase registrada no Eocretáceo: tendência de estase evolutiva, resultando na existência da alta homogeneidade (Tetlie & Dunlop, 2008) dos gêneros atuais. Segundo Lieberman *et al.* (1995), como as espécies são fragmentadas em ambientes distintos e, portanto, sujeitas a mudanças evolutivas, a variação total verificada para uma espécie é igual a todas essas mudanças menores. Consequentemente, a distribuição de uma espécie em ambientes distintos (no caso dos escorpiões-vinagre ambiente úmido x ambiente árido) leva

a poucas mudanças globais ou estase evolutiva (Lieberman *et al.*, 1995).

A construção de tocas como estratégia de proteção contra desidratação e o comportamento agressivo apresentado pelos escorpiões-vinagre (elevação do opistossoma, compreendida como postura agressiva semelhante aquela realizada por escorpiões e a liberação de substância irritante como estratégias de defesa) (Crawford & Cloudsley-Thompson, 1971; Dunlop *et al.*, 2007) podem explicar as baixas taxas de extinção verificadas para o grupo ao longo de sua trajetória evolutiva (Eldredge *et al.*, 2005), sobrevivendo inclusive, à extinção em massa permotriássica.

De todos os mecanismos de estase evolutiva, um ainda é potencialmente aplicável no caso específico dos organismos aqui tratados. Segundo Foote & Miller (2007), o conceito de habitat tracking sustenta a ideia de que populações migram para outros ambientes após variações nas condições locais, mantendo-se assim, em estase. A ampla distribuição geográfica dos escorpiões-vinagre é resultante de sua alta capacidade de dispersão. Este padrão foi gerado, provavelmente, no Eocarbonífero, período em que as massas terrestres estavam unidas, constituindo o supercontinente Pangea. Segundo Scotese (2002), no Eocarbonífero, a região que corresponde ao atual hemisfério norte estava concentrada no Equador. Por outro lado, outras regiões como a América do Sul, a África e a Austrália encontravam-se ao sul do Equador, em latitudes mais altas do que as atuais. Assim, enquanto florestas eram comuns na América do Norte e na Europa, as áreas mais ao sul do planeta estavam cobertas por gelo. Estes cenários diametralmente opostos podem estar relacionados à presença de fósseis de escorpiões-vinagre em rochas do Carbonífero da Europa e dos Estados Unidos, enquanto os fósseis do grupo que aparecem em áreas correspondentes ao hemisfério sul, datam somente do Eocretáceo, período em que a Terra apresentava temperatura bem superior à atual.

CONCLUSÕES

Algumas hipóteses aqui formuladas sustentam uma conclusão fundamental em relação à evolução de Uropygi: mecanismos

comportamentais, ecológicos, biogeográficos e adaptativos podem auxiliar tanto na compreensão da característica estase evolutiva, apresentada pelo grupo, como na explicação do surgimento de caracteres morfológicos que definem a família Thelyphonidae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CRAWFORD, C.S. & CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. 1971. Water relations and desiccation-avoiding behavior in the vinegaroon *Mastigoproctus giganteus* (Arachnida: Uropygi). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 14:99-106.
- DUNLOP, J.A. 1998. A fossil whipscorpion from the Lower Cretaceous of Brazil. *The Journal of Arachnology*, 26:291-295.
- DUNLOP, J.A. & MARTILL, D.M. 2002. The first whipspider (Arachnida: Amblypygi) and three new whipscorpions (Arachnida: Thelyphonida) from the Lower Cretaceous Formation of Brazil. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 92:325-334.
- DUNLOP, J.A.; MENON, F. & SELDEN, P.A. 2007. Arachnida: Spiders, Scorpions and Allies. In: MARTILL, D.M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R.F. (eds.) *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World*, New York, Cambridge University Press, p. 103-132.
- ELDREDGE *et al.*, 2005. The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, 31(2):133-145.
- FOOTE, M. & MILLER, A.I. 2007. Evolutionary Rates and Trends. In: FOOTE, M. & MILLER, A.I. *Principles of Paleontology*, New York, W. H. Freeman and Company, p. 175-210.
- GOMULKIEWICZ, R. & HOLT, R.D. 1995. When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution*, 49(1):201-207.
- HARVEY, M.S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? *The Journal of Arachnology*, 30:357-372.
- HARVEY, M.S. 2003. *Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia. 385 pp.
- HEIMHOFER, U. & MARTILL, D.M. 2007. The Sedimentology and Depositional Environment of the Crato Formation. In: MARTILL, D.M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R.F. (eds.) *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World*, New York, Cambridge University Press, p. 44-62.
- KELLNER, A.W. 2002. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE: um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M. & BERBERT-BORN, M.L.C. (eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. 1ª ed. Brasília, DNPM/CPRM-SIGEP, p. 113-120. (Volume 1).
- LIEBERMAN, B.S.; BRETT, C.E. & ELDREDGE, N. 1995. A study of stasis and change in two species lineages from the Middle Devonian of New York State. *Paleobiology*, 21(1):15-27.
- MENON, F. & MARTILL, D.M. 2007. Taphonomy and Preservation of Crato Formation Arthropods. In: MARTILL, D.M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R.F. (eds.) *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World*, New York, Cambridge University Press, p. 79-96.
- NITECKI, M.H. 1979. Mazon Creek Fauna and Flora: A Hundred Years of Investigation. In: NITECKI, M.H. (ed.) *Mazon Creek Fossils*, New York, Academic Press Inc., p. 1-11.
- ROWLAND, J.M. & ADIS, J. 2002. 4.11 Uropygi (Thelyphonida). In: ADIS, J. (ed.).

- Amazonian Arachnida and Myriapoda. Sofia: Pensoft Publishes, p. 449-456.
- SCOTese, C.R. 2002. Paleomap Website. Disponível em: .
- SHABICA, C.W. 1979. Pennsylvanian Sedimentation in Northern Illinois: Examination of Delta Models. In: NITECKI, M.H. (ed.) Mazon Creek Fossils, New York, Academic Press Inc., p. 13-40.
- TETLIE, O.E. & DUNLOP, J.A. 2008. *Geralinura Carbonaria* (Arachnida; Uropygi) from Mazon Creek, Illinois, USA, and the origin of subchelate pedipalps in whip scorpions. *Journal of Paleontology*, 82(2):299-312.
- VIANA, M.S. & NEUMANN, V.H. 2002. O Membro Crato da Formação Santana. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M. & BERBERT-BORN, M.L.C. (ed.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. 1ª ed. Brasília, DNPM/CPRM-SIGEP, p. 113-120. (Volume 1).