

Agulhas e pincéis: as relações entre a paleontologia e a neontologia no estudo dos ostracodes (Crustacea: Ostracoda)

Cristianini Trescastro Bergue

Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Laboratório de Micropaleontologia, Avenida Unisinos, 950 Cep 93022 000 São Leopoldo-RS, e-mail: cbergue@unisinos.br

ABSTRACT *NEEDLES AND BRUSHES: THE RELATIONSHIP BETWEEN PALEONTOLOGY AND NEONTOLOGY FOR THE STUDY OF OSTRACODS (CRUSTACEA: OSTRACODA)* The study of ostracodes has developed under different influences, being possible to identify along its history influences of sampling technologies, necessity of knowledge applied to the oil industry and improvements of both optic and electronic microscopy. The origin of ostracodology might be placed in the second half of XVIII century, when recent continental species began to be studied by European researchers. The paleontological research set out with the description of the first fossil species in the beginning of XIX century. The improvement of the paleontological knowledge disclosed the paleoenvironmental and biostratigraphical potential of ostracodology, which made it an important area of micropaleontological research. At that point the study of these crustaceans was widespread and steadily increasing in many institutions around the world both in the academy and oil companies. Nowadays, there is a tendency of the rebirth of the research on recent ostracodes under many approaches. The new knowledge resulting from paleontologic and neontologic studies will contribute to the improvement of the knowledge on the evolution of ostracodes and other crustaceans as well.

*Este artigo deve ser referido como segue:

Bergue C. T. 2010. Agulhas e pincéis: as relações entre a paleontologia e a neontologia no estudo dos ostracodes (Crustacea: Ostracoda). *Terræ Didactica*, 6(1):09-24 <<http://www.ige.unicamp.br/terraedidactica/>>

KEY WORDS: Ostracodes, micropaleontology, history of science

RESUMO *O estudo dos ostracodes se desenvolveu sob diferentes influências, sendo possível identificar em sua história tendências orientadas pelas tecnologias de amostragem, a necessidade de conhecimentos aplicáveis à indústria do petróleo e pelo aprimoramento da microscopia óptica e eletrônica. O início da ostracodologia pode ser situado na segunda metade do século XVIII com o estudo de faunas continentais por zoólogos europeus. A pesquisa paleontológica iniciou-se quando as primeiras espécies fósseis foram descritas no início do século XIX. O aprimoramento do conhecimento paleontológico revelou a potencialidade paleoambiental e bioestratigráfica da ostracodologia, tornando-a um importante ramo da pesquisa micropaleontológica. A partir de então, um número crescente de pesquisadores passou a dedicar-se ao estudo destes crustáceos em diversas instituições do mundo, tanto em âmbito acadêmico quanto aplicado à indústria do petróleo. Atualmente, há uma tendência de recrudescimento da pesquisa em ostracodes recentes sob os mais diferentes enfoques. Os novos conhecimentos paleontológicos e neontológicos fornecidos por ela permitirão conhecer melhor a história evolutiva dos ostracodes e de outros artrópodes.*

PALAVRAS-CHAVE: Ostracodes, micropaleontologia, história da ciência

Introdução

A atividade científica é regida por contingências ou necessidades nem sempre conexas ao mundo acadêmico, que podem desenvolver ou aprimorar metodologias ou linhas de pesquisa. A micropaleontologia não constitui exceção, sendo sua história determinada pela aplicabilidade conforme percebeu o paleontólogo Vladimir Pokorný: “*The development of micropalaeontology during the last four decades shows what enormous strides can be made when a branch of science is closely connected with an industry*” (Pokorný 1963, prefácio).

A origem desta ciência em sua concepção atual remonta ao século XIX, quando o francês Alcide d'Orbigny (1802-1875) realizou os primeiros estudos sobre foraminíferos tornando-os verdadeiros símbolos da micropaleontologia. Dentre os diferentes ramos de pesquisa voltados aos microfósseis, este texto se concentrará na ostracodologia, o estudo do diversificado grupo de crustáceos conhecidos como ostracodes. Sua história se assemelha à de outras investigações micropaleontológicas, devido a suas aplicações paleoecológicas e bioestratigráficas e à influência recebida do aperfeiçoamento tecnológico.

Para a realização deste estudo buscou-se, preferencialmente, a consulta de informações originais. Contudo, alguns trabalhos não puderam ser obtidos e as informações a eles referentes são oriundas de fontes secundárias. Face à relevância da pesquisa dos ostracodes nas Geociências, este texto objetiva apresentar uma síntese histórica da pesquisa do grupo, mostrando suas diferentes fases e contribuições de importantes autores. Apresenta ainda algumas reflexões a respeito da influência de inovações tecnológicas, especialmente na área da microscopia, na pesquisa destes organismos. Em face destes objetivos, procurou-se minimizar o uso de terminologia específica, sendo o leitor interessado em informações adicionais necessárias à compreensão dos assuntos aqui discutidos, remetido a Coimbra & Bergue (2002).

Zoólogos, paleontólogos... ostracodologistas!

Os ostracodes constituem o mais diversificado grupo de crustáceos maxilópodes, havendo em torno de 13.000 espécies descritas viventes (Brusca & Brusca 2007). Somando-se a elas as espécies fósseis, este número chega a 65.000, o qual pode

ser superestimado devido a sinonímias (Horne *et al.* 2002). De forma simplificada os ostracodes são definidos como artrópodes bivalves, com até oito pares de apêndices diferenciados e totalmente envolvidos por uma carapaça sem linhas de crescimento (Cohen *et al.* 1998).

A posição taxonômica dos ostracodes no universo dos crustáceos sempre constituiu um fértil campo de discussão entre os pesquisadores. Consultando-se diferentes fontes, desde as mais generalistas, como antigos compêndios de zoologia, até as mais específicas, percebe-se que foram classificados como táxon de família (Gerstaecker & Carus 1863), ordem (Hertwig 1912; Morkhoven 1963) e subclasse (Benson *et al.* 1961). Contudo, a maioria dos pesquisadores atuais os considera uma classe à parte (Horne *et al.* 2002, p.ex.) ou uma subclasse dos Maxillopoda (Liebau 2005). Há inclusive autores que sustentam a possibilidade de não serem crustáceos verdadeiros, devido à presença de apenas quatro pares de apêndices cefálicos (o segundo par de maxilas encontra-se ausente), em vez de cinco.

Apesar de pequenos (adultos entre 0,4 - 1,0 mm, em geral), sua abundância e abrangência de habitats possivelmente permitiram serem percebidos pelos naturalistas ainda na Antiguidade Clássica (Hartmann & Guillaume 1996). Há divergências sobre quem iniciou o estudo destes animais, mas provavelmente os primeiros trabalhos abordaram espécies de água doce e foram desenvolvidos no século XVIII. Neste período memorável em termos políticos, artísticos e científicos, conhecido como Iluminismo, ocorreu a expansão das universidades e a valorização das ciências naturais (Sedgwick & Tyler 1952). É neste contexto, no qual novos conhecimentos sobre a anatomia e a taxonomia lançam as bases da biologia moderna, que tem origem a ostracodologia.

Carl von Linné (1707-1778) é considerado o primeiro naturalista a fazer referência aos ostracodes em uma obra científica. É pertinente lembrar, porém, que outros pequenos crustáceos de água doce também possuem carapaças, como, por exemplo, alguns branquiópodes (Crustacea: Branchiopoda). Com base nisso, foi constatado que, dentre os ostracodes do gênero *Monoculus* que Linné citou na décima edição do *Sistema Naturae*, em 1758, apenas *M. conchaceus* de fato pertencia ao grupo (Kempf 1981). *Monoculus* foi utilizado pela última vez para descrição de ostracodes ainda no início

do século XIX e as espécies nele descritas foram posteriormente alocadas em *Cypris*, eliminando-o, desde então, da taxonomia ostracodológica (Jurine 1820; Desmarest 1825) (Fig. 1).

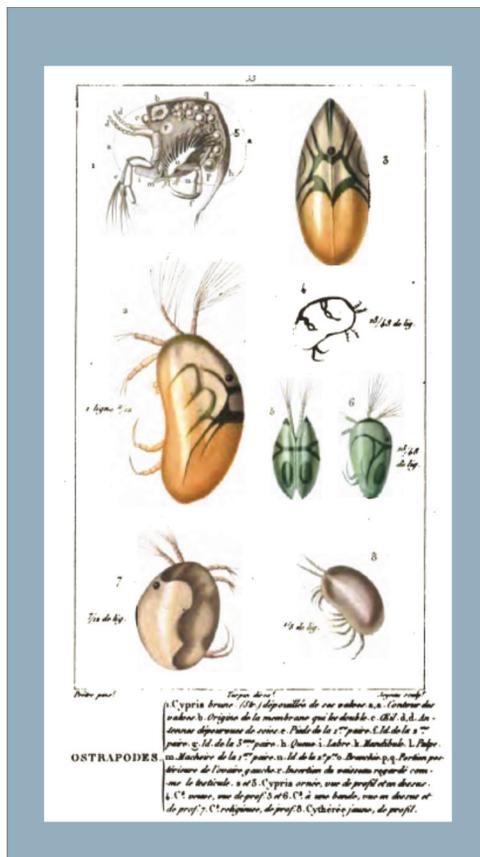


Figura 1 - Os primórdios da ostracodologia. Estampa 55 do trabalho de Desmarest (1825) sobre os crustáceos atuais da França. Observar na legenda original a utilização do termo 'Ostrapodes', proposto por Strauss (1821)

As mudanças ocorridas na classificação dos ostracodes foram consoantes com as ocorridas nos demais crustáceos, levando a proposição de novas categorias taxonômicas em nível genérico e supragenérico conforme novas espécies foram descobertas. A sistematização do conhecimento sobre a diversidade dos seres vivos é uma atividade tão antiga quanto controversa, pois fundamenta-se em diferentes percepções sobre a anatomia e relações filogenéticas entre os táxons. O século XIX vislumbrou a efervescência destas ideias, gerando propostas de classificação baseadas em aspectos morfológicos ou fisiológicos e, posteriormente, influenciadas pelas escolas evolutivas (Fig. 2). Na concepção de Linné, por exemplo, a classe Insecta

reunia em uma mesma ordem (Aptera) os insetos ápteros, aracnídeos, crustáceos, quilópodos e diplópodos (Comstock 1967), gerando uma concepção de insetos diferente da atual (Arthropoda: Hexapoda). Um bom exemplo da forte influência da escola lineana está representado no título do trabalho do dinamarquês Otto Fridericus Müller *Entomostraca seu insecta testacea, quae in aquis daniae et norvegie reperit, descripsit et iconibus illustravit* o qual sequer deixa transparecer que se refere a ostracodes e a outros crustáceos.

Os antigos carcinólogos subdividiam os crustáceos em dois grupos principais: os Malacostraca e os Entomostraca, sendo o último proposto por O. F. Müller para agrupar os chamados 'monoculi', ou seja, animais similares a insetos dotados de uma carapaça que cobria o corpo total ou parcialmente (Jones 1849). Em 1802, o entomólogo francês Pierre André Latreille, em um célebre estudo sobre artrópodes, propôs a reunião de alguns entomostráceos em 'Ostrachoda', cuja grafia foi modificada em 1804 para 'Ostracoda', quando também surgiu a variante 'ostracode' (Benson 1981). Morkhoven (1963) comenta que o táxon proposto por Latreille reunia sob Ostracoda tanto ostracodes como cladóceros (Crustacea: Branchiopoda). É possível, porém, que sua intenção tenha sido dizer 'algumas espécies de cladóceros', uma vez que, para Jones, (1849) Cladocera, Ostracoda e Copepoda (Crustacea: Copepoda) já constituíam "seções" distintas da ordem Lophyropa, também proposta por Latreille. É atribuída a Strauss (1821) a primeira proposta de separar os ostracodes dos demais entomostráceos no táxon Ostrapoda, a qual não foi adotada pelos pesquisadores, resultando na consagração do termo Ostracoda (Benson 1981).

A primeira publicação fazendo referência aos ostracodes planctônicos é o trabalho de Godeheu de Riville (1760), no qual estudou a bioluminescência em "insetos" aquáticos. Riville era membro da Academia de Ciências da França e foi provavelmente a bioluminescência daquelas espécies que o levou a estudá-las, uma vez que seu trabalho e não visava um grupo específico. Por esta razão, afirma-se que O. F. Müller foi o primeiro ostracodologista. Em 1776, este autor constatou que os ostracodes eram muito diferentes dos demais insetos, levando-o a propor o gênero *Cypris* para reunir as espécies descobertas. Posteriormente, a expansão do seu estudo para o ambiente marinho levou Müller a estabelecer um novo gênero, *Cythere*, em 1785.

Aristóteles	Linné	Lamarck	Curvier
Quadrúpedes vivíparos	Mamíferos	Mamíferos	Vertebrados
Quadrúpedes ovíparos	Anfíbios	Anfíbios	
Aves	Aves	Aves	
Peixes	Peixes	Peixes	
Malacostracos	Insetos	Cirripédios	Articulados
Entomas		Crustáceos	
Mosucos	Vermes	Aracnídeos	
		Insetos	
Moluscos		Moluscos	
Ostracodemos		Vermes	Radiados
		Radiados	
		Pólipos	
		Infusórios	
		Anelídeos	

Figura 2 - A classificação do reino animal segundo diversos autores. Na concepção de Aristóteles, o táxon Moluscos compreendia apenas os cefalópodes. Os artrópodes eram divididos em Malacostracos (crustáceos) e Entoma (insetos e anelídeos), enquanto Ostracodermos reunia os demais moluscos, equinodermos e outros animais com esqueletos externos rígidos. Linné (séc. XVIII) propôs uma classificação mais simplificada, reunindo todos os artrópodes no táxon Insetos. Lamarck (séc. XIX) adotou as quatro classes de vertebrados propostas por Linné, porém subdividiu os invertebrados em dez outras. Posteriormente, Cuvier propôs um modelo de classificação mais simplificado composto por quatro classes, no qual os artrópodes eram todos reunidos no táxon Articulados

Ao longo de sua carreira, O. F. Müller descreveu um total de 11 espécies não-marinhas e oito marinhas (Caraión 1967) e certamente não imaginava a real diversidade do grupo, que tornaria em poucos anos os gêneros *Cypris* e *Cythere* insuficientes para sua classificação. Com o passar do tempo os dois gêneros primordiais tornaram-se raízes para a grafia de novas categorias taxonômicas, em nível genérico e supragenérico, tais como, *Heterocypris*, *Cytherellidae* e *Cypridoidea*. Da alusão à deusa romana da beleza (*Cypris* e *Cythere* são variantes regionais da Vênus adorada nas ilhas mediterrâneas de Chipre e *Cythera*, respectivamente, os nomes dos gêneros propostos subsequentemente resultaram de diferentes inspirações. É possível encontrar nomes que fazem referência a grãos (*Krithe* Brady, Crosskey & Robertson), companhias petrolíferas (*Petrobrasia* Krömelbein) e até marcas de motocicletas (*Harleya* Jellinek & Swanson). A Figura 3 mostra alguns gêneros de ostracodes propostos em homenagem a paleontólogos e naturalistas.

Da água às rochas

Embora a espécie fóssil *Cypris faba* tenha sido

descrita por A. G. Desmarest em 1813, o estudo dos ostracodes centrou-se inicialmente em formas atuais. Em 1830, Georg Graf von Münster descreveu outras formas fósseis daquele gênero bem como de *Cythere*, estabelecendo definitivamente a ostracodologia no âmbito da pesquisa paleontológica.

Outros pesquisadores que se dedicaram ao estudo das faunas fósseis promoveram um fantástico desenvolvimento deste ramo da pesquisa. Segundo o *Index and Bibliography of Marine Ostracodes* (Kempff 1986), o britânico Thomas Rupert Jones publicou, entre 1849 e 1905, mais de 100 contribuições sobre o tema, e seu trabalho publicado em 1849 sobre ostracodes fósseis da Inglaterra é considerado um dos mais importantes da ostracodologia.

A taxonomia dos ostracodes, àquela época, já mostrava inconsistências quanto à abrangência dos gêneros, sendo as espécies marinhas até então descritas em *Cythere* Müller, *Cytherina* Lamarck ou *Bairdia* McCoy. O estudo detalhado das espécies cretáceas encontradas na Inglaterra levou Jones a propor os subgêneros *Cytherella* e *Cythereis*, promovendo uma significativa melhora no conhecimento taxonômico de então. Sua proposta de classificação foi sintetizada em um levantamento de sinonímias

Gênero	Autor	Pesquisador homenageado
<i>Adamczakellus</i>	Gross-Ufferorde, 1979	Franciszek Adamczak, paleontólogo sueco
<i>Bradleya</i>	Hornibrook, 1952	Peter Sylvester-Bradley, paleontólogo britânico
<i>Cushmanidea</i>	Blake, 1933	Joseph Augustine Cushman, paleontólogo norte-americano
<i>Darwinulla</i>	Brady & Robertson, 1885	Charles Robert Darwin, naturalista britânico
<i>Elofsonia</i>	Wagner, 1957	Olof Elofson, paleontólogo sueco
<i>Frenquelicypthere</i>	Bertels-Psotka & Martinez, 1999	Joaquín Frenquelli, paleontólogo argentino
<i>Grammocythere</i>	Swanson, Jellinek & Malz, 2005	Mendel Naumovich Gramm, paleontólogo russo
<i>Henryhowella</i>	Puri, 1957	Henry van Wagenen Howe, paleontólogo norte-americano
<i>Ishizakiella</i>	McKenzie & Sudijoro, 1981	Kunihiko Ishizaki, paleontólogo japonês
<i>Jonesia</i>	Brady, 1866	Thomas Rupert Jones, naturalista britânico
<i>Keijcyoidea</i>	Malz, 1981	Adrian Jan Keij, paleontólogo holandês
<i>Ljubimovella</i>	Malz, 1961	Pavla Severianovna Ljubimova, paleontóloga russa
<i>Malzella</i>	Hazel, 1977	Heinz Malz, paleontólogo alemão
<i>Normania</i>	Brady, 1866	Alfred Merle Norman, zoólogo britânico
<i>Oertliella</i>	Pokorný, 1964	Henri Jules Oertli, paleontólogo francês
<i>Paulacoutoia</i>	Purper, 1979	Carlos de Paula Couto, paleontólogo brasileiro
<i>Ruggieria</i>	Keij, 1957	Giuliano Ruggieri, paleontólogo italiano
<i>Swainocythere</i>	Ishizaki, 1981	Frederick Swain, paleontólogo norte-americano
<i>Triebelina</i>	Bold, 1946	Erich Triebel, paleontólogo alemão
<i>Ulrichia</i>	Jones, 1890	Edward Oscar Ulrich, paleontólogo norte americano
<i>Whatleyella</i>	Coimbra, Carreño & Ferron, 1994	Robin Charles Whatley, paleontólogo britânico

Figura 3 - Alguns exemplos de gêneros de ostracodes propostos em homenagem a pesquisadores, e seus respectivos autores

e um rearranjo com base nos táxons que propôs. O subgênero *Cythereis* passou a ser utilizado posteriormente como gênero, mas seu uso indiscriminado para a descrição de praticamente todas as espécies ornamentadas conhecidas a partir de então e estabeleceu um dos maiores problemas taxonômicos da ostracodologia.

O valor taxonômico da charneira, reforçado por Jones, é um tema que se tornaria recorrente na ostracodologia (ver Pokorný 1957, p.14). A história das ideias a respeito da origem e significado desta estrutura sintetiza parte do desenvolvimento da classificação dos ostracodes. A leitura do trabalho de Jones mostra os princípios então vigentes, embora o próprio autor ressalte a possível artificialidade do valor atribuído a charneira para este fim:

We have therefore grouped the Cretaceous species into four sections, according to the characters of the hinge. These sections, although well marked, can scarcely rank as true genera, on account of the absence of all knowledge of the soft parts, on which the division of the recent branchiopods into genera depends (Jones 1849, p. 6).

Aproximadamente nesta mesma época, o médico e naturalista britânico George Stewardson Brady dedicava-se à pesquisa dos ostracodes e outros pequenos crustáceos recentes. Seu trabalho mais famoso refere-se ao estudo das amostras da expedição do HMS Challenger, publicado em 1880 cuja riqueza de conteúdo o torna indispensável aos pesquisadores modernos, por abranger faunas de

diferentes regiões, inclusive em águas profundas.

A expansão do conhecimento sobre os ostracodes ao longo do século XIX revelou aos cientistas a necessidade de aprimorar sua taxonomia. A diversidade de formas descobertas mostrou que a classificação restrita a poucos gêneros não era satisfatória. Tomando por exemplo o trabalho supracitado de Brady, entre 221 espécies identificadas, 83 foram atribuídas a *Cythere*, despertando no autor uma relativa insatisfação quanto a sua taxonomia:

(...) it seems impossible, without a more perfect knowledge than we yet possess of the variations of anatomical structure in the several species, either to form useful sub-genera or to separate from the main group any true generic types. I have no doubt, however, that further investigation will before long, enable us to do this (Brady 1880, p. 62).

Sua previsão, entretanto, foi demasiado otimista para a complexidade do problema e contribuições significativas para a solução da taxonomia das “espécies ornamentadas” viriam somente muitas décadas mais tarde como, por exemplo, o estudo de Hornibrook (1952).

O fóssil e o vivente, ou a relação “pincéis e agulhas”

A ostracodologia de então já havia vadeado do campo neontológico ao paleontológico, coexistindo em ambos, mas centrada em diferentes aspectos e

objetivos. Considerando as diferentes linhas de pesquisa desenvolvidas pelos ostracodologistas no século XIX, é possível observar que naquela época se estabeleceu uma dicotomia de enfoques entre paleontólogos e zoólogos.

Esta dicotomia, aqui alcunhada “pincéis e agulhas” faz alusão aos instrumentos tradicionalmente utilizados pelos pesquisadores para manipular os ostracodes. Paleontólogos em geral o fazem com o uso de finos pincéis, enquanto os zoólogos realizam a dissecação dos espécimes com o auxílio de agulhas. É comum encontrar em trabalhos antigos a descrição da carapaça restrita a duas ou três linhas, enquanto a dos apêndices recebia maior detalhamento, conforme exemplificado pela descrição do gênero *Macrocypis* Brady abaixo reproduzida:

Antennae short and robust, the upper seven-jointed and shortly setiferous, the lower five jointed and armed with long apical claws. First pair of jaws having an unusually small subovate, branchial plate; second pair desititute (sic) of any branchial appendage; palp, in the female, large and subpediform, in the male very robust and clawed. First and second pairs of feet very different in structure, the first pediform and strongly clawed, the second entirely covered by the shell. Post-abdominal rami rudimentary. The male possessing a long and narrow mucous gland. Shell elongated, attenuated at the extremities, smooth and polished; right valve larger than the left and overlapping on the dorsal margin. Recent. Monotypic (Brady 1869, p. 119).

Os paleontólogos, por seu turno, dedicavam-se essencialmente ao estudo das carapaças, uma vez que na maioria dos casos é a única parte fossilizada. Relacionar gêneros fósseis com os propostos pelos zoólogos era uma tarefa difícil e, em alguns casos, impossível de ser realizada com segurança dando margem a identificações equivocadas e à proliferação de problemas taxonômicos.

Esta dicotomia criou dificuldades para a elaboração de um modelo de classificação contemplando formas fósseis e atuais. A organização do conhecimento da diversidade de um grupo biológico constitui quesito fundamental para o seu estudo. Contudo, paleontólogos e zoólogos percebiam os ostracodes de forma diferente e baseavam suas classificações em caracteres diferentes. A proposta pioneira do carcinólogo norueguês Georg Ossean Sars publicada em 1866, por exemplo, era baseada na morfologia da segunda antena. Embora perfeita para espécies atuais, se percebe que seus fundamentos impedem seu uso pelos paleontólogos.

Entre os paleontólogos surgia também uma distinção entre os que estudavam formas paleozóicas e pós-paleozóicas que embora tenha contribuído para aumentar a segmentação da ostracodologia, pode ser compreendida face às peculiaridades morfológicas entre os grupos. Portanto, poder-se-ia esperar que os especialistas em faunas paleozóicas elaborassem modelos de classificação próprios que, embora artificiais, satisfizessem suas necessidades, especialmente bioestratigráficas (Ulrich & Bassler 1923).

Talvez a percepção dos efeitos adversos desta segregação entre fósseis e viventes para a pesquisa dos ostracodes tenha motivado o naturalista Gustav Wilhelm Müller a dedicar-se não apenas ao estudo detalhado dos apêndices, mas também ao das carapaças. Seu trabalho sobre os ostracodes do golfo de Nápoles, publicado em 1894, é considerado um marco pelo pioneirismo na conciliação do estudo das chamadas “partes moles” (conjunto apêndices-genitália) e “partes duras” (carapaça), como são tradicionalmente referidos, cunhando grande parte da terminologia morfológica adotada atualmente.

Apesar do enorme avanço na compreensão da biologia dos ostracodes proporcionado pelo trabalho de G. W. Müller, até as primeiras décadas do século XX não existia um consenso entre o vocabulário utilizado por paleontólogos e zoólogos. Às vezes, os autores se referiam a uma estrutura de forma distinta, conforme discutido pelo paleontólogo norte-americano Charles Ivan Alexander em seu estudo sobre ostracodes cretáceos do Texas, publicado em 1933. Nele, o autor adaptou o léxico morfológico proposto por G. W. Müller para as espécies fósseis, numa tentativa de integrar conhecimentos paleontológicos e neontológicos.

Iniciativas como aquela caracterizaram as primeiras décadas do século XX como um período de busca pela uniformização terminológica em resposta ao aprofundamento do conhecimento adquirido sobre os ostracodes. Este amadurecimento foi decorrente, não apenas da expansão, mas também da revisão de estudos anteriores, como exemplificado pela história do gênero *Bairdoppilata* Coryell, Sample & Jennings. O gênero *Bairdia* McCoy incluía até então mais de 380 espécies distribuídas do Paleozóico ao Cenozóico. Coryell e seus colaboradores supunham que em um intervalo de tempo tão vasto aquela linhagem sofrera mudanças evolutivas. Assim, em um metucioso trabalho de revisão perceberam, em algumas espécies pós-paleozóicas,

dentos nas extremidades da charneira, reunindo-as no novo gênero *Bairdoppilata* e restringindo *Bairdia* ao Paleozóico.

Embora essa divisão não seja consenso entre os pesquisadores (ver Maddocks 1969, p. 68), o estudo simboliza um momento da ostracodologia em que impressões musculares e charneira firmavam-se como baluartes da classificação das espécies fósseis. O importante status adquirido pela charneira, que remonta ao trabalho de Jones, tornou-a a estrutura morfológica mais discutida. Muitos autores realizaram importantes contribuições ao seu estudo propondo classificações inspiradas nas charneiras dos moluscos (Zalanyi 1929) ou sob visões morfogenéticas (Sylvester-Bradley 1956), filogenéticas (Pokorný 1957) e, mais recentemente, adaptativas (Yamada 2007a).

A pesquisa aplicada e a expansão da pesquisa acadêmica

Com a nova ordem estabelecida após a Primeira Grande Guerra (1914-1918), houve um substancial aumento na importância do petróleo na economia mundial. A necessidade de busca de novas reservas fomentou a exploração de bacias em diversas regiões do mundo e o desenvolvimento de tecnologias para este fim. A década de 1920, portanto, inaugura uma era na qual o estudo de alguns grupos fósseis volta-se à solução de problemas geológicos, revestindo a micropaleontologia de forte caráter instrumental, segregando-a de certa forma das demais áreas da paleontologia (Lipps 1981).

No contexto geopolítico de então, grande parte do Oriente Médio estava sob tutela da Grã-Bretanha ou França. O interesse estratégico nas reservas de óleo daquela região levou estes países a criar companhias petrolíferas para a descoberta e extração daquele recurso (Souza 1997). Este passo demandava o conhecimento detalhado da geologia local, trazendo àquele cenário a pesquisa micropaleontológica, já consagrada para este fim. O contexto, portanto, fomentou a formação de eminentes micropaleontólogos e a ampliação do conhecimento sobre os ostracodes cretáceos, principalmente.

Em decorrência disso, assim como outros microfósseis (nanofósseis calcários, palinóforos e foraminíferos, principalmente), a pesquisa dos ostracodes passa a estabelecer-se também em

companhias de petróleo, adquirindo viés fortemente aplicado em detrimento de outros enfoques tradicionalmente desenvolvidos na paleontologia (sistemática, evolução, paleobiogeografia). Nesta época, a desproporção entre trabalhos sobre ostracodes fósseis e atuais tornou-se conspícua e trabalhos com fósseis (ou com carapaças de espécies recentes de amostras sedimentares) com enfoque bioestratigráfico ou paleoambiental constituíram a maior parte da produção científica. Este aporte de publicações micropaleontológicas proporcionou, inclusive, o surgimento de um periódico destinado a esta produção, o *Journal of Paleontology*, que apesar disso permitia também publicações em outras áreas da paleontologia. É inegável a contribuição advinda do florescimento da pesquisa aplicada, permitindo apontá-la como um ponto crucial no desenvolvimento da ostracodologia, que explica o fato de a maior parte dos ostracodologistas atuais serem geocientistas.

Esta tendência levou alguns autores que trabalhavam com faunas viventes a imputar um forte embasamento uniformitarista em suas pesquisas, destacando suas potencialidades para melhor compreender os fósseis. Por outro lado, a ideia de que o estudo dos fósseis pudesse fornecer subsídios para melhor compreender as formas viventes (perspectiva paleobiológica) não desenvolveu na mesma proporção. Independente das razões econômicas que a promoveram, esta tendência foi responsável por algumas lacunas importantes no conhecimento geral sobre o grupo.

A ostracodologia, a partir de então, disseminou-se em instituições de pesquisa de diversos países, porém, as publicações em diferentes idiomas pecavam ainda pela falta de uniformidade na terminologia. Naquele mesmo momento, a utilização da língua inglesa fazia-se cada vez mais presente na literatura científica, gerando a necessidade de se difundir naquele idioma o vocabulário morfológico existente, especialmente o dos autores alemães. Um trabalho clássico nesta linha é o *The Shell Structure of the Ostracoda and its Application to their Palaeontological Investigation*, publicado pelo paleontólogo britânico Peter Sylvester-Bradley em 1941.

Dez anos mais tarde, o norte-americano Robert Kesling publica o clássico *Terminology of Ostracod Carapaces*, no qual onde apresenta um glossário morfológico para formas paleozoicas (principalmente) e pós-paleozoicas. As figuras de R. Kesling, ilustrando diferentes elementos mor-

Termos originais	Adaptações propostas por Sylvester-Bradley	Equivalentes em Português
Flächenständiger Porenkanal	normal pore canals	porocanal normal
Schlossrand	hinge margin	margem dorsal
Freien Schalenrand	contact margin	margem livre
Verwachsungslinie	line of concrescence	linha de concrecência
Innenrand	inner margin	margem interna
Randständiger Porenkanal	radial pore canals	porocanal radial
Saum	selvage	prega
Schalenhohlraum	vestibule	vestíbulo
Aussenleiste	flange (1948)	rebordo
Innenleiste	list (1948)	lista
Ausweichsfurche	accomodation goove (1948)	canelura de acomodação

Figura 4 - Termos morfológicos originais propostos por autores alemães, as adaptações em língua inglesa e os equivalentes utilizados por autores brasileiros

fológicos, tornaram-se ícones da ostracodologia sendo até hoje reproduzidas, de forma original ou adaptada nos livros-texto. A busca pela integração de pesquisas paleontológicas e neontológicas foi o germe para o surgimento de textos abrangendo morfologia, ecologia e taxonomia. Um marco desta tendência é representado em outro trabalho deste mesmo autor também publicado em 1951, no qual a espécie *Cypridopsis vidua* (O. F. Müller) foi estudada detalhadamente sob o aspecto morfológico, ontogenético, fisiológico e a composição da carapaça (por difração de raios X). Seu objetivo era apresentar a descrição completa de um típico ostracode atual que servisse de referência básica aos ostracodologistas de então.

O sólido patamar atingido pela ostracodologia àquela época permitia seu uso na proposição de arcabouços biestratigráficos, especialmente em rochas desprovidas de foraminíferos. Estudos realizados nos Estados Unidos (Howe & Law 1936) e Nova Zelândia (Hornibrook 1953) são alguns exemplos que demonstram o potencial destes fósseis em seções paleogênicas e neogênicas. Willem Aalert van den Bold (1921-2000) iniciou a partir de 1946, uma série de estudos que contribuíram para o conhecimento taxonômico, filogenético e bioestratigráfico das faunas cenozóicas caribenhas.

Apesar dos avanços ocorridos, nenhuma proposta de classificação integrava ainda satisfatoriamente a diversidade de formas existente, ora limitando-se a espécies recentes, ora a paleozóicas. Neste panorama, surgiu a tentativa de realizar esta integração baseada no uso combinado de elementos morfológicos internos (cicatrizes musculares e charneiras) e externos. Esta proposta foi publicada em 1958 pelo tcheco Vladimir Pokorný, no *Základy Zoologické Mikropaleontologie*, um manual técnico

de micropaleontologia cujo impacto o levou a ser vertido para o alemão sob o título *Grundzüge der Zoologischen Mikropälaontologie*, e para o inglês como *Principles of Zoological Micropalaeontology* (1963).

Outra obra análoga foi o *Treatise on Invertebrate Paleontology – Part Q* (1961), que constitui a obra mais completa já escrita sobre os ostracodes. Resultado da colaboração de 17 especialistas, a maioria norte-americanos, o *Treatise* abrange diversos temas sob os aspectos conceituais e metodológicos. Os capítulos *Shell Morphology of Ostracoda* e *Systematic Descriptions* são até hoje referências importantes para estudos taxonômicos. Devido às diferentes visões a respeito da taxonomia dos ostracodes, a forma de organização do texto não agradou a todos os ostracodologistas, e mesmo entre alguns dos seus autores houve descontentamento quanto ao seu conteúdo (E.K. Kempf, com. pes.).

Talvez reflexo da polarização ideológica do mundo de então, é notória a ausência entre os autores do *Treatise* de eminentes pesquisadores como o russo Mikhail Mandelstam e o próprio Vladimir Pokorný, e da publicação congênere datada do ano anterior na União Soviética, o *Osnovy Paleontologii*. A produção científica soviética tinha, infelizmente, circulação internacional limitada, pois os pesquisadores eram orientados a publicar em periódicos nacionais e em língua materna. A barreira imposta pelo idioma e a restrição da comunicação com autores ocidentais dificultava a cooperação com pesquisadores de outros países (S. Medeanic, com. pes.). Não obstante, a paleontologia naquele país atingiu um alto nível de desenvolvimento por constituir um setor economicamente estratégico. Um exemplo disso é o editorial do *Paleontologicheskii Zhurnal* (v. 4, p. 3-7), escrito no âmbito das comemorações do cinquentenário da União Soviética (1972), que

relata a existência de 180 ostracodologistas soviéticos em atividade naquele ano.

A década de 1960 revelaria outras importantes contribuições à ostracodologia, como a publicação em 1963 do *Post Palaeozoic Ostracoda: their morphology, taxonomy and economic use* pelo holandês Franciscus Petrus Cornelius Maria van Morkhoven (1922-1993). Esta obra rivaliza em importância com o *Treatise*, embora tenham enfoques diferentes. Enquanto o último abrange os ostracodes de forma mais ampla, a obra de Morkhoven é, em essência, um manual prático. O conteúdo dos dois textos diverge em pontos cruciais da terminologia morfológica e também pela taxonomia simplificada adotada por Morkhoven. Seu conteúdo restringe-se aos táxons pós-paleozóicos, sendo os podocópideos subdivididos em apenas quatro famílias: Darwinulidae, Bairdiidae, Cyprididae e Cytheridae, esta abrangendo a maioria dos gêneros abordada. A classificação das charneiras adotada é ligeiramente diferente das propostas de Sylvester-Bradley (1956) e Pokorný (1957), mas menos utilizada pelos pesquisadores (Fig. 5).

Surpreendentemente, Morkhoven não possuía formação acadêmica nenhuma. Sua vida marcada

pelas dificuldades surgidas durante a ocupação de seu país na Segunda Grande Guerra. Porém, através da experiência adquirida em companhias de petróleo (onde começou a trabalhar como laboratorista) e convívio com grandes nomes da ostracodologia, como o alemão Erich Triebel (1894-1971), adquiriu notório saber sobre os ostracodes e suas aplicações. De forma similar ao *Principles* de Pokorný, Morkhoven elaborou seu livro para servir como um manual de apoio aos micropaleontólogos. Em seus dois volumes (volume I, *General*; volume II, *Generic Descriptions*), constam generalidades, aplicações, metodologias e informações sobre 162 gêneros e subgêneros, dentre os quais a descrição de *Neocytheretta*. Muito mais do que a compilação das descrições originais, Morkhoven fez o detalhamento de algumas delas através do re-estudo dos tipos e de materiais complementares.

Talvez como resultado da efervescência em que se encontrava a pesquisa ostracodológica em âmbito mundial, a década de 1960 vislumbraria ainda outro grande acontecimento. Em 1963, a cidade italiana de Nápoles sediou o primeiro *International Symposium on Ostracoda* – ISO, promovido para reunir pesquisadores e discutir os recentes avan-

Morkhoven (1963)	simples	adonte	
		merodonte	lofodonte
			entomodonte
	compostas	anfidonte	arquidonte
			lobodonte
			heterodonte
			esquizodonte
Scott (1961)	periférica		
	adonte		
	merodonte	paleomerodonte	
		holomerodonte	
		antimerodonte	
		hemimerodonte	
		entomodonte	
		lobodonte	
	anfidonte	paranfidonte	
		hemianfidonte	
		holamfidonte	
esquizodonte			

Figura 5 - Classificação morfológica das charneiras conforme Scott (1961) e Morkhoven (1963)

ços da ostracodologia. Nele surgiu o *Committee on Recent Ostracoda*, que se tornaria alguns anos depois o *International Research Group on Ostracoda* – IRGO, que congrega ostracodologistas do mundo todo e promove a cada quatro anos simpósios internacionais sobre o tema.

Os amigos de Netuno

Partindo de águas continentais e expandindo-se em direção ao mar, o estudo dos ostracodes aprofundava-se gradativamente, e não apenas em sentido conotativo. A partir da década de 1970, entrou em pleno desenvolvimento o estudo das faunas de águas profundas. Afora os trabalhos de Brady (1880) e de alguns poucos estudos no Atlântico Norte e Golfo do México, muito pouco era sabido a respeito dos ostracodes batiais e abissais. Projetos oceanográficos como o *Deep Sea Drilling Project* – DSDP, e o *Ocean Drilling Program* – ODP, supriram os pesquisadores com amostras e informações de diferentes bacias oceânicas.

O norte americano Richard Hall Benson (1929-2003) dedicou-se de forma especial a esse assunto a partir de 1969, quando publicou uma síntese sobre o conhecimento existente e perspectivas futuras. Nos anos seguintes publicou diversos trabalhos cujo legado mais importante são as ideias a respeito das relações entre a estrutura da carapaça e mudanças no ambiente oceânico que constituem os fundamentos da aplicação dos ostracodes à paleoceanografia. Merece destaque ainda sua contribuição à taxonomia do grupo em águas profundas, não apenas pelas espécies que descreveu, mas pela forma como interpretou sua origem e distribuição, numa época em que os ostracodologistas ainda dividiam-se em duas linhas de pensamento taxonômico. Alguns sustentavam que os apêndices deveriam ser utilizados como critério taxonômico principal, segundo os princípios de G. O. Sars e G. W. Müller. Para outros (Hornibrook 1952, p. ex.), caracteres internos da carapaça como a charneira e impressões musculares, seriam os elementos mais importantes. Pokorný (1957), por sua vez, sustentava que a união de caracteres da carapaça, e apêndices seria a chave para a proposta de um modelo de classificação mais natural dos ostracodes.

Benson (1972) adotou igualmente uma postura integradora, sustentando o uso de múltiplos caracteres em vez de enfatizar apêndices ou carapaça. Propôs que o padrão de reticulação da carapaça

representa o arranjo das células epidérmicas subjacentes constituindo um elemento confiável para fins sistemáticos e filogenéticos:

Tracing of their pattern, through mapping of their consequent pattern of reticulation, may result in simpler yet somewhat more conservative pattern than do the observations of the coming and going of keels, carinae, costae, ridges etc. (Benson 1972, p. 13).

Com esta proposta, estreitou as relações entre partes duras e partes moles, integrando aspectos morfo-anatômicos dos ostracodes, inclusive a própria ornamentação. Suas ideias ganharam reforço quando, nove anos mais tarde, o japonês Yutaka Okada indicou a relação entre o tecido epidérmico e a reticulação da carapaça em *Bicornucythere bisanensis*. Neste trabalho, Y. Okada demonstrou que mudanças em arranjos de células resultariam em mudanças na reticulação, fornecendo dados valiosos para análises filogenéticas.

O estudo de ostracodes de águas profundas continuou sua expansão nos anos seguintes, revelando a enorme diversidade da fauna que habita as regiões batiais e abissais. Os gêneros *Poseidonamicus* Benson e *Philoneptunus* Whatley, Millson & Ayress conforme os nomes sugerem, foram descobertos nestes estudos. O crescente número de espécies que habitam as profundezas oceânicas, conforme vêm nos revelando estudos recentes, mostra, portanto, que Poseidon (ou Netuno), podem ter muito mais amigos do que imaginávamos.

Ampliando o micro: as técnicas de estudo ao longo do tempo

Analisando publicações de diferentes épocas, percebem-se diferenças no modo de ilustrar os ostracodes decorrentes da acuidade visual do pesquisador (ou seu desenhista) e dos recursos de microscopia disponíveis para este fim (Fig. 6). Neste processo, distinguem-se basicamente três fases: o desenho, a fotografia e a microscopia eletrônica. É pertinente salientar, porém, que a utilização desses recursos não ocorreu de forma substitutiva, e a combinação de uma ou mais deles foi e continua sendo utilizada sempre que necessário ou possível.

Desenhos e fotografias apresentam potencialidades não apresentadas pela microscopia eletrônica. Trabalhos com forte enfoque taxonômico podem

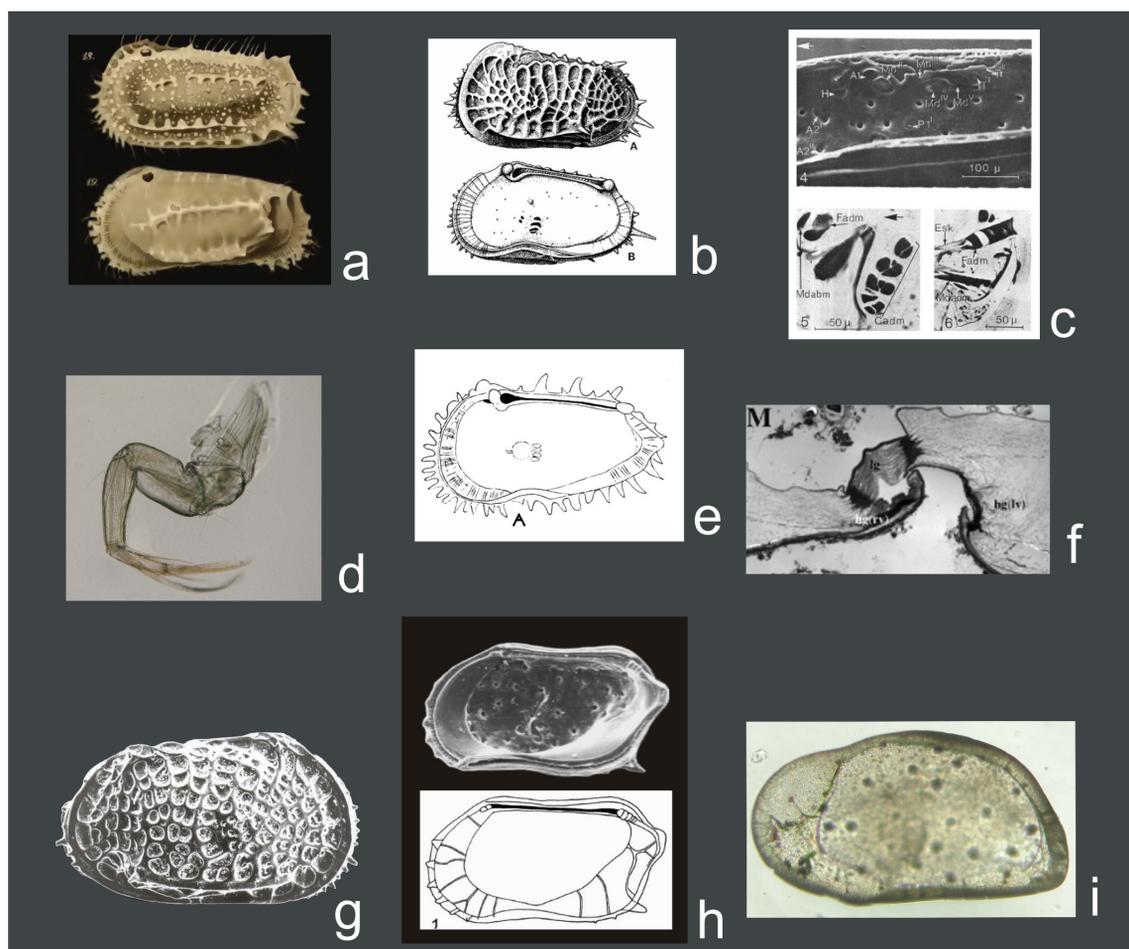


Figura 6 - Diferentes tipos de ilustrações utilizadas em trabalhos sobre ostracódeos. a. Ilustrações de *Cythereis antiquata* (superior) e *Cythereis hamata* (inferior). Fonte: Müller (1894); b. Ilustrações em câmara clara da valva direita em vistas externa e interna de *Poseidonamicus major* Benson. Fonte: Benson (1972); c. Imagens em microscopia eletrônica de varredura e microscopia óptica de *Cytheridea papillosa* (Bosquet). Fonte: Anderson (1974); d. Antena de *Chlamydotheca* sp. em microscopia óptica; e. Ilustração em câmara clara de *Trachyleberis? montgomeriensis* (Howe & Chambers). Fonte: Puri (1953). f. Imagem em microscopia eletrônica de transmissão da charneira de *Trachyleberis scabrocuneata* Brady. Fonte: Yamada (2007); g. Imagem em microscopia eletrônica de varredura de *Poseidonamicus pintoi* Benson. Fonte: Bergue & Coimbra (2008); h. Imagens em microscopia eletrônica de varredura e em câmara clara do mesmo espécime de *Saidella gushikamiensis* (Nohara). Fonte: Wouters (2007). i. Imagem em microscopia óptica de *Krithe reversa* Bold. Fonte: Nicolaidis (2008)

empregar simultaneamente as três técnicas supra-mencionadas (Benson 1972, Tsukagoshi *et al.* 2006, p. ex.). Embora tenham atualmente perdido espaço para outros recursos de imagem, os desenhos foram durante muito tempo a única forma de ilustração disponível aos ostracodologistas. Alguns pesquisadores, por motivos diversos, optavam por delegar a árdua tarefa de ilustrar os espécimes a desenhistas, enquanto outros os faziam por si mesmos. A autoria das ilustrações nem sempre está presente nos trabalhos, mas alguns ostracodologistas desenvolveram esta habilidade de forma tão característica que é possível prontamente associá-los aos seus desenhos,

como o caso de W.A. Bold e G. Hartmann.

As técnicas de desenho passaram por mudanças desde os trabalhos primordiais do século XVIII (O. F. Müller 1785 constitui bom exemplo) até os estudos mais recentes. Esse aperfeiçoamento está relacionado ao avanço tecnológico dos microscópios, cujo aprimoramento do sistema de iluminação e o uso de filtros eliminaram problemas de resolução, focagem e aberrações cromáticas. A qualidade dos desenhos presentes em trabalhos como o de Brady (1880) e especialmente G. W. Müller (1894) rivaliza mesmo com algumas imagens fotográficas, utilizando cores e técnicas de traçado que realçam

a noção de tridimensionalidade.

No início do século XX, os desenhos adquiriram caráter mais técnico devido à difusão de inovações tecnológicas em microscópios ópticos tanto de luz transmitida quanto refletida (lupas, ou estereomicroscópios). Embora as lupas tenham menor poder de ampliação, são mais práticas e permitem a visualização tridimensional dos objetos e, quando adaptadas ao dispositivo de câmara clara, permitem ainda a realização de desenhos detalhados. Muitas técnicas foram desenvolvidas para realçar detalhes externos da carapaça e melhorar o uso destes microscópios como, por exemplo, o emprego de corantes, cloreto de amônia (Grabau & Shimer 1910) ou nitrato de prata (Triebel 1947).

Na década de 1940, surgem as primeiras publicações ilustrando os ostracodes através de estampas fotográficas caracterizando uma nova fase na pesquisa. Nesta época sistemas de microscópios com câmeras fotográficas acopladas difundiram a fotomicrografia na paleontologia. Além dos microscópios ópticos convencionais, o “fole”, um dispositivo de ampliação composto por um conjunto vertical de lentes adaptado a uma câmara fotográfica, foi muito utilizado entre as décadas de 1940-1970 por seu baixo custo e fácil operação.

Apesar do maior poder de ampliação, a microscopia óptica de luz transmitida não proporciona a noção de tridimensionalidade, devido a pequena profundidade de foco. Esta técnica, contudo, é insubstituível para a observação de estruturas como os porocanais marginais e vestíbulos, fundamentais para a taxonomia. No estudo de espécies atuais diferentes técnicas de microscopia óptica podem ser utilizadas para a observação de detalhes dos apêndices, como a segmentação e distribuição das setas (quetotaxia), importantes para estudos filogenéticos e taxonômicos.

“As imagens falarão mais que os próprios espécimes”

Com estas palavras proferidas durante uma sessão do Segundo Simpósio Internacional sobre Ostracoda, em 1967, Peter Sylvester-Bradley sintetizou aos colegas o papel que representaria a microscopia eletrônica de varredura (MEV) na micropaleontologia (Howe 1969). De fato, o passo mais significativo já dado na obtenção de imagens na ostracodologia resultou do advento desta tecno-

logia. Embora protótipos do equipamento remontem ao final da década de 1930, foi apenas em 1965 que a empresa *Cambridge Scientific Instruments* lançou o primeiro modelo comercial.

O avanço proporcionado pela MEV em diversas áreas tecnológicas e científicas foi extensivo à paleontologia. A primeira publicação ilustrando ostracodes em MEV foi a nota científica de Sandberg & Hay (1967), na qual discutiam suas potencialidades e vantagens em relação aos outros sistemas de microscopia. A MEV, além da fácil operação, exigia um processo de preparação de amostras relativamente simples consistindo basicamente no revestimento dos espécimes com carbono ou metal, ou mesmo a utilização da metodologia de Triebel (1947), acima citada. Duas imagens de um mesmo espécime obtidas com cinco graus de inclinação entre si permitiam a formação de pares estereoscópicos, um recurso útil para estudos morfológicos, pois a noção de tridimensionalidade gerada realça as estruturas da carapaça.

O trabalho de Sylvester-Bradley & Benson (1971), um verdadeiro atlas morfológico, revelou detalhes nunca antes observados das carapaças, ampliando de tal forma os horizontes da ostracodologia que eles foram levados a propor um glossário para designar as estruturas descobertas. Estes avanços provocaram ainda o recrudescimento de algumas antigas ideias sobre morfologia funcional buscando possíveis relações entre forma e função, postuladas há algum tempo por um dos autores (ver Benson 1969): “*It is legitimate to suppose that such features have functional significance, although it may not be clear what this significance is*” (Sylvester-Bradley & Benson *op. cit.* p. 249).

Pode-se afirmar, portanto, que por conta da MEV, a década de 1970 vislumbrou uma mudança de paradigmas na ostracodologia. Feições presentes nas carapaças, como costelas, espinhos, entre tantas outras, denominadas em seu conjunto como ornamentações, passaram a ser analisadas também sob o ponto de vista funcional. Não surpreende o fato de as ideias de R. H. Benson, discutidas na seção “Os amigos de Netuno”, que buscavam demonstrar a relação entre a evolução da carapaça e as condições oceânicas, coincidirem com este período. Segundo ele, diferentes tipos de carapaças podem ser agrupados em morfotipos estruturais cuja evolução ocorreu em resposta a diferentes forças que selecionaram formas com maior deposição de carbonato nas partes mais sujeitas à ação mecânica (Benson

1974). A MEV permitiu ainda a descoberta de estruturas que ainda hoje intrigam os pesquisadores, como grupos de poros que atravessam a carapaça, aparentemente interligando os tecidos vivos com o meio (Maddocks & Steineck 1987).

Outro indicador da influência da MEV na paleontologia foi o lançamento do célebre periódico *A Stereo Atlas of Ostracode Shell* em 1973, por Peter Sylvester-Bradley e David Siveter. Esta publicação de caráter eminentemente taxonômico ilustrava as espécies exclusivamente com imagens em MEV, algumas formando pares estereoscópicos. Segundo seus proponentes, o periódico visava difundir e tornar as imagens em MEV uma linguagem universal, contribuindo assim para a uniformização da terminologia morfológica. Com o passar dos anos, porém, o elevado custo de publicação e a redução no número de artigos submetidos tornaram a continuidade do *Stereo Atlas* inviável.

O fim desse periódico, em 1999, reveste-se de significado histórico, por retratar uma mudança de rumo na ostracodologia, na qual trabalhos taxonômicos foram preteridos em favor de abordagens aplicadas. Determinadas linhas de pesquisa foram favorecidas pelas políticas de fomento vigentes, resultando em disparidades entre a pesquisa básica e a aplicada. Analisando as publicações em oito temas gerais (ecologia, morfologia, taxonomia, bioestratigrafia, biodiversidade, biogeografia, reprodução e genética) durante as edições do Simpósio Internacional sobre Ostracoda, Matzke-Karasz *et al.* (2007) observaram que ecologia, taxonomia e morfologia constituem o conjunto de temas mais constante nas edições deste evento. Porém, a proporção de estudos taxonômicos tendeu a reduzir-se em relação aos demais. Embora esta análise não represente fidedignamente a totalidade da produção científica sobre os ostracodes, é indicadora adicional do declínio de publicações em taxonomia atualmente percebida.

Microscopia eletrônica, a concepção do bauplan Ostracoda e perspectivas futuras

Conforme visto na seção anterior, a microscopia eletrônica de varredura e as mudanças conceituais por ela promovidas foram as responsáveis pela revolução ocorrida na ostracodologia na década de 1970. Além das carapaças, o uso da MEV estendeu-se ao estudo dos apêndices através da desidratação

em ponto crítico (*Critical Point Drying*). Quanto à microscopia eletrônica de transmissão - MET - embora mais antiga que a MEV, sua utilização pelos ostracodologistas foi posterior. Enquanto a MEV começou a ser empregada quase simultaneamente ao lançamento dos primeiros modelos, os primeiros trabalhos ilustrados com imagens em MET remontam à década de 1970.

Assim como fez a MEV, a MET proporcionou a revisão de conceitos importantes. Enquanto a primeira forneceu aos pesquisadores novas percepções sobre a estrutura e composição da carapaça, a MET permitiu detalhar as mudanças nela ocorridas durante a ontogenia. Por sua importância taxonômica, a cutícula dos ostracodes sempre cativou a atenção dos ostracodologistas. Descobrir a composição e os processos envolvidos na sua origem e desenvolvimento levou muitos autores clássicos a se dedicarem ao tema (G. W. Müller 1894 e Fassbinder 1912, p. ex.). Utilizando imagens de MEV e MET, Bate & East (1972) descobriram que, em vez de uma camada inorgânica externa, seguida por uma camada calcítica intermediária e uma camada orgânica interna, a constituição básica seria uma epicutícula externa seguida por uma exocutícula e uma endocutícula, ou seja, a estrutura básica da cutícula dos artrópodes.

Por possuírem a carapaça basicamente quitino-calcítica, os ostracodes, sob o ponto de vista micropaleontológico, são considerados microfósseis calcários. Contudo, Keyser & Walter (2004) concluíram que sua composição inicial é fosfato de cálcio, posteriormente recristalizado em calcita. Os dados deste estudo trouxeram não apenas novos conhecimentos sobre a composição da cutícula, mas também suscitaram questões quanto à aplicação de análises geoquímicas em ostracodes.

Sob o aspecto anatômico, Yamada (2007b), utilizando preparações em MET, apresentou novos elementos para uma antiga discussão entre o ostracodologistas. Conforme a concepção tradicional, a carapaça é, na maioria dos casos, formada pelas lamelas externa (quitino-calcítica) e interna (quitinosa, exceto na porção basal), unidas ao longo da margem livre pela zona de concrecência. Yamada (*op. cit.*) constatou que, em pelo menos alguns casos estas lamelas são uma única estrutura, o que remete prontamente às idéias de Kornicker (1969) sobre este polêmico assunto.

Os trabalhos discutidos nesta seção são exemplos da expansão e diversificação que ocorre atu-

almente na ostracodologia, que representam não apenas sua continuidade, mas também a tendência em se conhecer os ostracodes sob aspectos até então pouco estudados. Perguntas como “Quando surgiram?”, “Qual sua posição dentro dos Crustacea?”, “Como ocorreu a dispersão das espécies?”, que há muito permeiam o pensamento dos pesquisadores, são o estímulo constante para o desenvolvimento de estudos unindo o passado e o presente. É possível que o olhar simultâneo sobre o fóssil e o vivente, que torna o ostracodologista não simplesmente um paleontólogo ou um zoólogo, contribuirá para a elucidação da evolução deste intrigante grupo de crustáceos e, quiçá, dos artrópodes como um todo.

Agradecimentos

O autor manifesta seus agradecimentos a todos os pesquisadores, ostracodologistas ou não, que contribuíram com depoimentos, informações, materiais bibliográficos e sugestões para a elaboração deste artigo. Neste sentido, agradece em especial aos professores Eugen Karl Kempf (Universität zu Köln, Alemanha) e Svetlana Medeanic (Fundação Universidade de Rio Grande). Agradeço também ao professor João Carlos Coimbra (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) e à professora Silvia Figueirôa (Universidade Estadual de Campinas) pela leitura crítica do manuscrito e valiosas sugestões que contribuíram para o seu aprimoramento.

Referências bibliográficas

- Alexander C.I. 1933. Shell structure of the ostracode genus *Cytheropteron*, and fossil species from the Cretaceous of Texas. *Journal of Paleontology*, **7**(2):181-214.
- Anderson A. 1974. Musculature and muscle scars in the cytherid ostracode *Cytheridea papillosa* (Bosquet). *Zoologica Scripta*, **3**:83-90.
- Bate R. East, B.A. 1972. The structure of the ostracode carapace. *Lethaia*, **5**:177-194.
- Benson R.H., Berdan J.M., Bold W.A. Hanai T., Hensland I., Howe H.V., Kesling R.V., Levinson S.A., Reymont R.A., Moore R.C., Scott H.W., Shaver R.H., Sohn I.G., Stover L.E., Swain F.M., Sylvester-Bradley P.C., Wainwright J. 1961. In: Moore R.C., Pitrat C.W. eds. 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology, part Q, Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda*. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press, p. 99-421.
- Benson R.H. 1969. Preliminary reports on the study of abyssal ostracods. In: Neale J. ed. *The Taxonomy, Morphology and Ecology of Recent Ostracoda*. Edinburgh: Oliver & Boyd Press, p. 475-480.
- Benson R.H. 1972. The *Bradleya* problem, with description of two new psychrospheric ostracode genera, *Agrenocythere* and *Poseidonamicus* (Ostracoda: Crustacea). *Smithsonian Contributions to Paleontology*, **12**:1-138.
- Benson R.H. 1974. The role of ornamentation in the design and function of the ostracode carapace. *Geoscience and Man*, **6**:47-57.
- Benson R.H. 1981. The odds on “ode” in ostracode, or the omicron and omega of chancy spelling. *Journal of Paleontology*, **55**(6):1200-1206.
- Bergue C.T., Coimbra J.C. 2008. Late Pleistocene and Holocene bathyal ostracodes from the Santos Basin, southeastern Brasil. *Palaeontographica, Abteilung A*, **285**:101-144.
- Bold W.A. 1946. *Contribution to the study of ostracoda with special reference to the Tertiary and Cretaceous microfauna of the Caribbean region. Proefschrift (Dissertation)*. Utrecht: Rijks-Universitaët, 167p.
- Brady G. 1869. Descriptions of Ostracoda. In: Folin L. & Perier L. eds. *Les Fonds de la Mer. Etude Internationale sur les Particularities Nouvelles des Regions Sous-Marines*, **1**:113-176.
- Brady G. 1880. Report on the Ostracoda dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. *Report of Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger - Zoology*, **1**, p.1-184.
- Brusca R.C., Brusca G.J. 2007. *Invertebrados*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 968 p.
- Caraion F.E. 1967. Fauna Republici Socialiste România. Crustacea (Ostracoda). *Academia Republici Socialiste România*, **4**(10):1-164.
- Cohen A., Martin J.W., Kornicker L.S. 1998. Homology of Holocene ostracode biramous appendages with those of the other crustaceans: the protopod, epipod and endopod. *Lethaia*, **31**:251-265.
- Coimbra J.C., Bergue C.T. 2002. Ostracodes. In: Carvalho I.S. ed. *Paleontologia, v.1*. Rio de Janeiro: Editora Interciência. p. 355-368.
- Comstock J.H. 1967. *An introduction to entomology*. New York: Cornell Univ. Press, 1064 p.
- Desmarest A.G. 1825. *Considerations generales sur la classe des Crustacés, et description des especes de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes, ou dans les eaux douces de la France*. Paris: F.G. Levrault, 446p.
- Gerstaecker A., Carus J.V. 1863. *Handbuch der Zoologie*

- gie. Zweiter Band. Leipzig: Verlag von Willhem Engelman, 642p.
- Grabau A.W., Shimer H.W. 1910. *North American Index Fossils*, v. 2, 999p.
- Hartmann G., Guillaume M.C. 1996. Classe des ostracodes (Ostracoda Latreille, 1802). In: Grasse P. ed. 1996. *Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie. Crustacés, tome VII, fascicule II*. Ed. Masson, p. 755-839.
- Hay W.W., Sandberg P.A. 1967. The scanning electron microscope, a major break-through for micropaleontology. *Micropaleontology*, **13**(4):407-418.
- Hertwig R. 1912. *Lehrbuch der Zoologie*. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 675p.
- Horne D.J., Cohen A.R., Martens K. 2002. Taxonomy, Morphology and Biology of Quaternary and living Ostracoda. In: Holmes, J.A. & Chivas, A.R. eds. *The Ostracoda: applications in Quaternary research*. Washington: American Geophysical Union, p. 5-36.
- Hornibrook N.B. 1952. Tertiary and Recent marine Ostracoda of New Zealand. Their origin, affinities and distribution. *New Zealand Geological Survey Palaeontological Bulletin*, **18**:1-82.
- Hornibrook N.B. 1953. Some New Zealand Tertiary marine Ostracoda useful in stratigraphy. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, **81**(2):303-311.
- Howe H.V. 1969. Discussion session 1: Techniques and approaches to taxonomy in relation to the ostracod shell. In: Neale J. ed. 1969. *The Taxonomy, Morphology and Ecology of Recent Ostracoda*. Edinburgh: Oliver & Boyd, p. 237-241.
- Howe H.V., Law J. 1936. *Louisiana Vicksburg Oligocene Ostracoda*. Geological Bulletin of the Department of Conservation of Louisiana, **7**:1-96.
- Jones T.R. 1849. *A monograph of the Entomostraca of the Cretaceous Formation of England*. Londres: Palaeontographical Society, 38p.
- Jurin L. 1820. *Histoire des monacles, qui se trouvent aux environs de Genève*. Genebra: J.J. Paschoud. Paris: Méme Maison de Commerce, 260p.
- Keyser D., Walter R. 2004. Calcification in ostracodes. *Revista Española de Micropaleontología*, **36**(1):1-11.
- Kempf E.K. 1981. Zur Erforschungsgeschichte der nichtmarinen ostrakoden. *Sonderveröff. Geol. Inst. Univ. Köln*, **41**:341-351.
- Kempf E.K. 1986. *Index and bibliography of marine Ostracoda 1, Index A*. Köln, Geologisches Institut der Universität zu Köln, Sonderveröffentlichungen, nummer 50. Köln: Institut der Universität zu Köln, 762 p.
- Kesling R.V. 1951a. Terminology of ostracod carapaces. *Contributions from the Museum of Paleontology of University of Michigan*, **9**(4):93-171.
- Kesling R.V. 1951b. The morphology of ostracod molt stages. *Illinois Biological Monographs XXI* (1-3). Urbana: The Illinois Press. p. 1-126.
- Kornicker L.S. 1969. Relationship between the free and attached margins of the myodocopid ostracod shell. In: Neale J. ed. 1969. *The Taxonomy, Morphology & Ecology of Recent Ostracoda*. Edinburgh: Oliver & Boyd. p.109-135.
- Liebau A. 2005. A revised classification of the higher taxa of the Ostracoda (Crustacea). *Hydrobiologia*, **538**:115-137.
- Lipps J.H. 1981. What, if anything, is micropaleontology? *Paleobiology*, **7**(2):167-199.
- Maddocks R. 1969. Revision of recent Bairdiidae (Ostracoda). *Bulletin of Smithsonian Institution, United States National Museum*, **295**:1-126.
- Maddocks R., Steineck P. 1987. Ostracoda from experimental wood-island habitats in the deep sea. *Micropaleontology*, **33**(4):318-355.
- Matzke-Karasz R., Schudack M., Martens K. 2007. Ostracodology in time and space: looking back on fifteen International Symposia on Ostracoda, and the times in between. *Hydrobiologia*, **585**:1-11.
- Morkhoven F.P.C.M. 1963. *Post Palaeozoic Ostracoda*. Their morphology, taxonomy, and economic use. Volume I. General. Amsterdam: Elsevier. 204p.
- Morkhoven F.P.C.M. 1963. *Post Palaeozoic Ostracoda*. Their morphology, taxonomy, and economic use. Volume II. Generic descriptions. Amsterdam: Elsevier. 478p.
- Müller O.F. 1776. *Zoologiae Danicae prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium*. *Havniae*, **8**:1-282.
- Müller O.F. 1785. *Entomostraca su insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconobis illustravit*. Lipsiae et Havniae, 135p.
- Müller G.W. 1894. *Ostracoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte*. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. Monografie 21. Berlin: Verlag von R. Friedländer & Son, 404p.
- Münster G. 1830. Ueber einige fossile Arten *Cypris* und *Cythere*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, **1**:60-67.
- Neil J.V. 2000. Factors influencing intraspecific varia-

- tion and polymorphism in marine podocopid Ostracoda, with particular reference to Tertiary species from southeastern species. *Hydrobiologia*, **419**:161-180.
- Nicolaidis D.D. 2008. *Ostracodes de águas profundas do Pleistoceno/Holoceno da bacia de Campos: isótopos estáveis de oxigênio vs. mudanças faunísticas*. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 66p.
- Okada Y. 1981. Development of cell arrangement in ostracod carapaces. *Paleobiology*, **7**(2):276-280.
- Pokorný V. 1957. The phylomorphogeny of the hinge in Podocopida (Ostracoda, Crustacea) and its bearing on the taxionomy. *Acta Universitatis Carolinae*, p.1-22.
- Pokorný V. 1958. *Grundzüge der Zoologischen Mikropaläontologie*, v. 2, Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften. 453 p.
- Pokorný V. 1963. *Principles of Zoological Micropaleontology*, v. 1. Nova Iorque: The Macmillan Company. 652 p.
- Puri H.S. 1953. The ostracode genus *Trachyleberis* and its ally *Actinocythereis*. *American Midland Naturalist*, **49**(1):171-187.
- Sedgwick W.T., Tyler H.W. 1952. *História da Ciência desde a remota antiguidade até o alvorecer do século XX*. Porto Alegre: Editora Globo. 436p.
- Riville G. 1760. *Mémoire sur le mer lumineuse*. Academie Royal des Sciences, **3**:269-276.
- Rupert E.E., Barnes R.D. 1994. *Invertebrate Zoology*. Nova Iorque: Saunders College Publishing, 1056p.
- Sandberg P.A., Hay W. W. 1967. Study of microfossils by means of the scanning electron microscope. *Journal of Paleontology*, **41**(4):999-1001.
- Sars G.O. 1866. *Oversigt af Norges marine ostracoder*. Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania. p.1-130.
- Scott H.W. 1961. Shell Morphology of Ostracoda. In: Moore, R.C. & Pitrat, C.W. eds. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part Q Arthropoda 3 Crustacea Ostracoda*. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press. 442p.
- Sedgwick W.T., Tyler H.W. 1952. *História da Ciência desde a remota antiguidade até o alvorecer do século XX*. Porto Alegre: Editora Globo. 436p.
- Smith R.J., Kamija T. 2007. Copulatory behaviour and sexual morphology of three Fabaeformiscandona Krstic, 1972 (Candoninae, Ostracoda, Crustacea) species from Japan, including descriptions of two new species. *Hydrobiologia*, **585**:225-248.
- Souza R.G. 1997. *Petróleo: história das descobertas e o potencial brasileiro*. Niterói: Ed. Muiraquitã. 272p.
- Strauss H.E. 1821. Mémoire sur les Cypris de la Classe des Crustacés. *Mémoire Museum National d'Histoire Naturelle*, **7**:33-61.
- Sylvester-Bradley P. 1941. The shell structure of the Ostracoda and its application to their palaeontological investigation. *The Annals and Magazine of Natural History*, **8**(43):1-33.
- Sylvester-Bradley P. C. 1956. The structure, evolution and nomenclature of the ostracode hinge. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **3**(1):1-21.
- Tressler W. 1941. Geology and biology of North Atlantic deep-sea cores between Newfoundland and Ireland; Part IV, Ostracoda. *Professional Papers U. S. Geological Survey*, **169C**:95-106.
- Triebel E. 1947. Methodische und technische Fragen der Mikropaläontologie. *Senckenbergian Buch*, **19**:1-47.
- Tsukagoshi A., Okada R., Horne D. 2006. Appendage homologies and the first Record of eyes in platycopid ostracods, with the description of a new species of *Keijcyoidea* (Crustacea: Ostracoda) from Japan. *Hydrobiologia*, **559**:255-274.
- Ulrich E. O., Bassler R.S. 1923. Paleozoic Ostracoda: their morphology, classification and occurrence. *Maryland Geological Survey*, **9**:271-391.
- Yamada S. 2007a. Structure and evolution of podocopan ostracode hinges. *Biological Journal of the Linnean Society*, **92**:41-62.
- Yamada S. 2007b. Ultrastructure of the carapace margin in the Ostracoda (Arthropoda: Crustacea). *Hydrobiologia*, **585**:201-211.
- Zalanyi B. 1929. Morphologisch-Systematische Studien ueber fossile Muschelkrebse. *Geologica Hungarica, Series Paleontologica*, **5**:1-152.