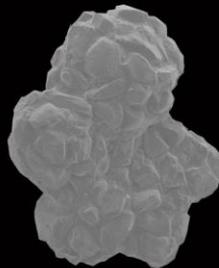
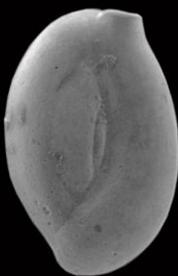
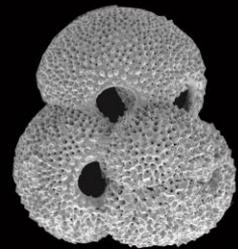
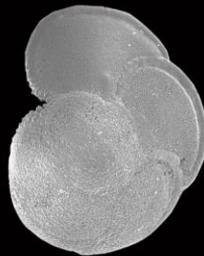


SANDRO MONTICELLI PETRÓ

**INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS
FORAMINÍFEROS**



**INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS
FORAMINÍFEROS**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

SANDRO MONTICELLI PETRÓ

**INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS
FORAMINÍFEROS**

IGEO/UFRGS

Porto Alegre

2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

Reitor: Rui Vicente Oppermann

Vice-Reitor: Jane Fraga Tutikian

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

Diretor: André Sampaio Mexias

Vice-Diretor: Nelson Luiz Sambaqui Gruber

Capa: Arte do autor. *Trilobatus sacculifer* (58x de ampliação), *Globorotalia menardii* (32x), *Globigerinoides ruber* (56x), *Quinqueloculina* sp. (42x), foraminífero bentônico aglutinante não identificado (30x), *Uvigerina* sp. (37x).

Sandro Monticelli Petró

E-mail: sandro.m.petro@gmail.com

Petró, Sandro Monticelli

Introdução ao estudo dos Foraminíferos. Sandro Monticelli Petró. - Porto Alegre: IGEO/UFRGS, 2018.

[53 f.] il.

ISBN: 978-85-61424-70-1

1. Paleontologia. 2. Foraminífero. I. Título.

CDU 563.1

Catálogo na Publicação

Biblioteca Instituto de Geociências - UFRGS

Renata Cristina Grun

CRB 1113/10

Universidade Federal do Rio Grande do Sul - Campus do Vale Av. Bento Gonçalves, 9500 -
Porto Alegre - RS - Brasil

CEP: 91501-970 / Caixa Postal: 15001.

Fone: +55 51 3308-6569 Fax: +55 51 3308-6337

E-mail: bibgeo@ufrgs.br

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	7
1.1. Histórico	9
1.2. Aplicações	10
2. FORAMINÍFEROS MODERNOS (VIVENTES)	13
2.1. Ciclo de vida.....	14
3. TÉCNICAS DE PREPARAÇÃO DE AMOSTRAS	15
4. CRITÉRIOS DE CLASSIFICAÇÃO.....	17
4.1. Composição da carapaça e tipo de parede	19
4.2. Morfologia da carapaça	21
5. PALEOECOLOGIA DE FORAMINÍFEROS	29
5.1. Variáveis físicas, químicas e biológicas	30
5.2. Distribuição de foraminíferos planctônicos.....	32
5.3. Distribuição de foraminíferos bentônicos.....	33
5.4. Razão entre foraminíferos bentônicos e planctônicos	35
6. FORAMINÍFEROS E ASPECTOS PALEOCEANOGRÁFICOS	39
6.1. Foraminíferos e o ciclo do carbono	42
7. HISTÓRIA GEOLÓGICA RESUMIDA	43
8. CONSIDERAÇÕES FINAIS	45
Agradecimentos.....	46
REFERÊNCIAS	47

INTRODUÇÃO

Os foraminíferos são o grupo mais importante de microfósseis sob dois aspectos: (i) são abundantes em rochas sedimentares e apresentam numerosas espécies e (ii) fornecem informações para a reconstrução de ambientes sedimentares (paleoecologia) e para a datação relativa de estratos (bioestratigrafia). Além disso, eles existem desde o Cambriano até o Recente e, em muitos casos, foram extraordinários construtores de rochas.

Os foraminíferos são protistas rizópodes, portanto unicelulares, cujo protoplasma, diferenciado em endoplasma e ectoplasma, é emitido sob a forma de pseudópodes retráteis, que são filamentos anastomosados granulados, utilizados para capturar alimento (Fig. 1) (Armstrong & Brasier, 2005). O protoplasma (tecido mole) da célula é, em grande parte, selado por um invólucro, chamado de testa, teca ou carapaça, a qual pode ser (i) biomineralizada (calcita, aragonita, sílica), (ii) orgânica (quitinosa) ou (iii) resultar da aglutinação de fragmentos minerais e/ou biogênicos. Esta carapaça consiste em uma única câmara ou numa série de câmaras, as quais vão sendo construídas ao longo da vida da célula. As câmaras, em sua maioria, são menores que um milímetro de diâmetro e interligadas por uma ou várias aberturas. Estas conexões entre as câmaras por aberturas deram origem ao nome do grupo, pois a palavra foraminífera é formada pelos termos em latim *foramen* (orifício) e *ferre* (possuir) (Loeblich & Tappan, 1992).

Estes protistas vivem majoritariamente em ambiente marinho, alguns em ambiente mixohalino e raros em água doce (*e.g.* Siemensma *et al.*, 2017). Os foraminíferos apresentam hábito de vida planctônico ou bentônico. As formas bentônicas habitam o fundo oceânico, tendo hábito infaunal (se enterram a poucos centímetros no substrato) ou epifaunal

(vivem sobre o substrato) e são abundantes na plataforma continental. Os bentônicos têm forte caráter endêmico, ou seja, caracterizam-se por ocupar uma determinada região ou ambiente (Antunes & Melo, 2001) e são suscetíveis às variações físico-químicas e batimétricas, sendo, portanto, bons indicadores de mudanças paleoambientais. Eventualmente também são utilizadas em estudos bioestratigráficos locais. As formas planctônicas vivem em suspensão na coluna d'água e têm capacidade de fazer migração vertical. Devido à sua abundância, grande potencial de preservação e alta taxa de evolução, os planctônicos constituem importantes indicadores de idade, sendo amplamente utilizadas na datação relativa (bioestratigrafia) e na correlação das rochas sedimentares. Deste modo, configuram-se como uma extraordinária ferramenta na indústria do petróleo. O surgimento das formas bentônicas é anterior às planctônicas, sendo as primeiras encontradas desde o Cambriano, enquanto os planctônicos ocorrem somente a partir do período Jurássico (BouDagher-Fadel, 2013).

Os foraminíferos são amplamente utilizados no estudo das alterações oceanográficas e climáticas ao longo do Fanerozoico. Seus fósseis têm sido aplicados à análise de bacias desde os primórdios da indústria do petróleo, na primeira metade do século XX, incluindo a datação relativa (biozoneamentos internacionais), a interpretação de paleoambientes e a identificação de variações do nível do mar. O estudo dos foraminíferos fósseis permite estimar a profundidade, temperatura e salinidade das águas superficiais e de fundo dos mares em que viveram.

A maioria da bibliografia disponível sobre estes microfósseis é encontrada em outros idiomas, principalmente inglês. O objetivo deste trabalho é disponibilizar para estudantes em níveis iniciais uma introdução ao conhecimento dos foraminíferos, escrita em português e de livre acesso. Não são apresentados dados ou discussões novas, mas um conteúdo baseado na literatura existente, com os trechos devidamente citados e referenciados. Assim, aqui são abordados aspectos gerais sobre o grupo, desde procedimentos de preparação de amostras e recuperação dos microfósseis calcários, passando pela morfologia e critérios de classificação, até chegar à sua aplicação às geociências e à paleoceanografia.

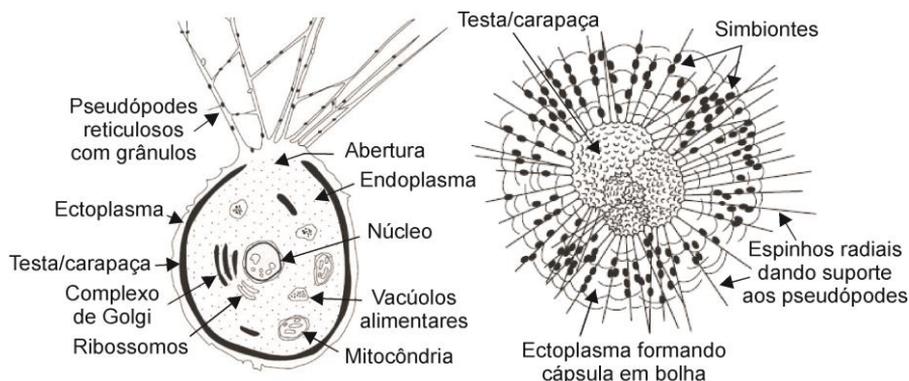


Figura 1. Estruturas observadas em um foraminífero vivo. Modificado de Armstrong & Brasier (2005).

1.1. Histórico

A primeira menção aos foraminíferos é atribuída a Heródoto (século V a.C.), a quem se associa a lenda de que *Nummulites*, um gênero de macroforaminífero bentônico presente nos calcários das pirâmides egípcias, semelhante a uma moeda, seriam lentilhas petrificadas. Na segunda metade do século XVIII, a maior parte dos foraminíferos era descrita como pequenos cefalópodes. Em 1835 Dujardin reconheceu os foraminíferos como protozoários e, pouco depois, Alcide d'Orbigny (1802-1857) elaborou a primeira classificação. D'Orbigny, inclusive, cunhou o termo foraminífero, grupo do qual estudou a morfologia, distribuição e classificação, tanto das formas atuais como de remanescentes fósseis (Molina, 2004).

Na famosa expedição *HMS Challenger* (1872-1876), a primeira missão científica de pesquisa oceanográfica, foram coletadas tantas amostras que vários cientistas, incluindo foraminiferólogos como H.B. Brady, ficaram estudando o material até os idos de 1880. Os trabalhos sobre foraminíferos continuaram ao longo do século XX, e pesquisadores como J.A. Cushman, nos Estados Unidos, e N.N. Subbotina, na antiga União Soviética, desenvolveram metodologias para a aplicação de

foraminíferos como indicadores bioestratigráficos. No final do século XX, A.R. Loeblich, H. Tappan e H.M. Bolli realizaram numerosos trabalhos pioneiros em classificação de foraminíferos. No estudo e classificação de foraminíferos planctônicos modernos se destacam os trabalhos de A.W.H. Bé, C. Hemleben, D. Boltovskoy e E. Boltovskoy (e.g. Bé 1967, 1977; Boltovskoy, 1981; Hemleben *et al.*, 1989; Boltovskoy *et al.*, 1996, 2000; Schiebel & Hemleben, 2017).

1.2. Aplicações

Em Geociências, os foraminíferos têm sido utilizados principalmente para bioestratigrafia e reconstruções paleoambientais (no sentido amplo) há mais de um século, mas nas últimas décadas vêm crescendo seu estudo especificamente com o foco em paleoceanografia e paleoclimatologia. Por exemplo, por meio da associação da fauna é possível estimar a paleobatimetria, isto é, a paleoprofundidade, enquanto a análise de isótopos de oxigênio na calcita das testas permite estimar a paleotemperatura, sendo considerado o método mais eficiente para reconstruções de condições paleoceanográficas, utilizando tanto as formas bentônicas (para águas de fundo) como as planctônicas (para águas superficiais). Este tipo de análise tem permitido a reconstrução das condições oceânicas especialmente durante o Cenozoico (Zachos *et al.*, 1994).

Os foraminíferos planctônicos se depositam em sedimentos marinhos distais, onde os processos sedimentares são mais uniformes, e têm melhor resolução temporal que os bentônicos. Por isso, apresentam grande potencial para estudos evolutivos, pois existem várias formas intermediárias, agindo como os tão questionados “elos perdidos”, constituindo-se em bons exemplos da evolução por gradualismo filético. Assim, a bioestratigrafia com foraminíferos é muito eficiente, pois diferentes linhagens têm mostrado explosões evolutivas em diferentes períodos (BouDagher-Fadel, 2013).

Foraminíferos bentônicos são utilizados, como já referido acima, para a determinação de paleobatimetria e a sua relação com ciclos de variação do nível relativo do mar. Estes estudos são baseados na

distribuição das espécies modernas e seus respectivos ambientes, assumindo que uma associação fóssil semelhante registra um ambiente similar. Assim, ao se analisar uma associação fóssil, é utilizada a variação significativa na diversidade de espécies, a razão entre a abundância relativa de espécies planctônicas e bentônicas, e mudanças na composição e na morfologia das carapaças dominantes.

As rochas mais antigas onde foram encontrados foraminíferos bentônicos são do Cambriano. Em registros sedimentares do Carbonífero Superior ao Permiano foram realizados zoneamentos utilizando foraminíferos relativamente grandes, conhecidos como fusulinídeos. Os foraminíferos planctônicos, mais abundantes em oceano aberto, são ferramentas bioestratigráficas importantes, especialmente porque a exploração de petróleo estendeu-se a ambientes marinhos (*offshore*) de profundidades cada vez maiores, inclusive no Brasil. A utilização da primeira e última ocorrência de distintas espécies índice ao longo da coluna sedimentar, particularmente durante o Neocretáceo, tem permitido o desenvolvimento de um refinado e consistente zoneamento bioestratigráfico (Armstrong & Brasier, 2005).

Com base na forma da testa, os foraminíferos bentônicos são divididos em morfogrupos, com os quais é possível inferir paleo-habitats e substratos. A testa das espécies infaunais tende a ser alongada, facilitando a penetração no substrato, enquanto a das espécies epifaunais em geral é globular a lenticular, com um lado relativamente mais plano, a fim de facilitar o movimento sobre o substrato. Estudos de foraminíferos modernos têm reconhecido correlações entre a constituição da parede da carapaça (*e.g.* porcelanosa, hialina, aglutinante. Ver seção 4.1: Composição da carapaça e tipo de parede) com a paleopropriedade e paleossalinidade, simplesmente plotando a abundância destes grupos em diagramas ternários, onde a proporção entre foraminíferos hialinos, aglutinantes e porcelanosos pode indicar o paleoambiente deposicional. Populações de aglutinantes são mais comuns onde a água costuma ser mais corrosiva para o carbonato, tanto em áreas costeiras de baixa salinidade como em grandes profundidades (talude inferior e bacias oceânicas). Já os hialinos são mais característicos de plataforma continental e talude superior, enquanto os

porcelanosos são comuns próximos à costa e toleram ambientes com alta salinidade (Murray, 1991. Ver seção 5.3: Distribuição de foraminíferos bentônicos).

FORAMINÍFEROS MODERNOS (VIVENTES)

Estudos de foraminíferos vivos, em condições controladas em laboratório, fornecem informações limitadas sobre as estratégias tróficas, mas muito tem sido inferido, relacionando a morfologia da testa com o hábitat. Foraminíferos utilizam uma ampla variedade de mecanismos de alimentação, tal como evidenciado pela abundância de morfologias de testas que eles apresentam (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel & Hemleben, 2017).

A maioria das espécies é onívora e foram observadas consumindo protistas autotróficos e heterotróficos (incluindo outros foraminíferos), metazoários e detritos. Alguns foraminíferos se alimentam utilizando os seus pseudópodes para capturar o alimento em suspensão na coluna d'água, ou nas águas intersticiais dos sedimentos de fundo (Goldstein, 1999). Formas infaunais são provavelmente detritívoras e, comumente, têm testas alongadas para facilitar o movimento através do substrato. Alguns foraminíferos bentônicos exibem testas com ramificações, como *Notodendrodes antarctikos*, que se assemelha a uma árvore microscópica, para absorver a matéria orgânica dissolvida por meio de um sistema “de raiz” (DeLaca *et al.*, 1980). Outros exibem morfologia sésbil dependente do substrato em que vivem. Foraminíferos bentônicos e planctônicos que habitam a zona fótica muitas vezes vivem em simbiose com dinoflagelados e algas que realizam fotossíntese, tais como clorofíceas e diatomáceas. Pensa-se que os foraminíferos bentônicos discoidais e fusiformes atingiram seu grande tamanho em parte por causa de tais associações (Goldstein, 1999). Foraminíferos são predados por diferentes organismos, incluindo crustáceos, gastrópodes, equinodermos e peixes.

2.1. Ciclo de vida

Considerando os foraminíferos vivos, existem em torno de 2140 espécies bentônicas (Murray, 2007) e aproximadamente 50 planctônicas (Schiebel & Hemleben, 2017). Dentre todas elas, somente são conhecidos os ciclos de vida de aproximadamente 30 (Bellier *et al.*, 2010). Há uma grande variedade de estratégias reprodutivas, de crescimento e alimentação, no entanto, a alternância de gerações sexuadas e assexuadas é comum no grupo. Uma geração haploide, produzida assexuadamente, normalmente forma um grande prolóculo (câmara inicial) e, portanto, as testas são denominadas megalosféricas. Gerações diploides, produzidas sexualmente, tendem a apresentar um prolóculo menor e, portanto, são chamadas de microesféricas (BouDagher-Fadel, 2008). Muitas testas de foraminíferos são parcialmente dissolvidas ou desintegradas durante o processo de reprodução, como é o caso do foraminífero planctônico *Hastigerina pelagica*, que reproduz por gametogênese em profundidade, quando os espinhos, septos e a região da abertura são reabsorvidos. Em outra espécie planctônica, *Orbulina universa*, se observa a absorção das câmaras iniciais durante o processo de gametogênese, preservando apenas a câmara final (Kemle-von Mücke & Hemleben, 1999).

De um modo geral, a reprodução sexuada se dá a cada 28 dias, em ciclos lunares (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel & Hemleben, 2017), embora a reprodução de foraminíferos seja pouco conhecida, uma vez que eles dificilmente se reproduzem em laboratório. O tempo de vida dos foraminíferos é difícil de determinar e pode variar conforme a espécie. Algumas espécies podem atingir o estágio adulto em 15 dias, enquanto as mais longevas vivem até 16 meses (Bellier *et al.*, 2010).

TÉCNICAS DE PREPARAÇÃO DE AMOSTRAS

Foraminíferos variam em tamanho, desde vários milímetros até poucas dezenas de micrômetros, e são conservados em uma variedade de tipos de rochas. As técnicas de preparação utilizadas dependem do tipo de rocha, do tipo de foraminífero que se espera encontrar e do objetivo do estudo. Para foraminíferos de rochas muito consolidadas é recomendada a observação em seção delgada (lâmina) com a utilização de microscópio petrográfico. Em foraminíferos bentônicos grandes também são utilizadas lâminas delgadas, pois para a identificação taxonômica é necessária a observação de estruturas internas.

As rochas contendo tanto planctônicos quanto bentônicos podem ser preparadas por cominuição da amostra, até reduzir a fragmentos milimétricos. A amostra triturada é então colocada em um recipiente, onde é adicionado peróxido de hidrogênio (H_2O_2), deixando-se repousar, podendo aquecer ou não a amostra para acelerar a reação. O período de tempo que é deixada reagindo depende do tipo de rocha envolvido. Se for usado peróxido de hidrogênio, a amostra deve ser imersa na solução por menos de meia hora. O H_2O_2 reage de modo a eliminar a matéria orgânica, gerando gás carbônico, facilitando assim a desagregação da rocha. O inconveniente deste processo é que ele acaba eliminando microfósseis de parede orgânica, como palinórfos e dinoflagelados. Em amostras do Quaternário, onde o sedimento não está bem consolidado, não é necessário esmagar ou triturar a amostra e é possível desagregá-la seca apenas por imersão em água.

Uma vez desagregado, o sedimento é peneirado a úmido através de uma malha de 63 μm até que as frações argila e silte sejam removidas. Esta etapa estará completa quando o líquido residual que passa através da peneira esteja limpo. A fração <63 μm é armazenada para, posteriormente,

se recuperar os palinomorfos (caso não tenha sido utilizado H_2O_2) e nanofósseis calcários. Entre o preparo de uma amostra e outra, devem ser tomados cuidados para limpar toda a peneira, eliminando material remanescente da amostra anterior, evitando a contaminação. Para melhorar a eficiência deste processo, durante a lavagem da amostra, a peneira é mergulhada em uma solução de azul de metileno, corante que tingem de azul as carapaças presas na malha, marcando, assim, as testas que possam pertencer à outra amostra. A amostra lavada posteriormente é seca em estufa aquecida até um máximo de $60^{\circ}C$, temperatura máxima para não alterar a estrutura mineral das carapaças e preservar as razões isotópicas.

Para estudos de foraminíferos bentônicos em amostras recentes é utilizada a fração $>63 \mu m$ (Sen Gupta *et al.*, 1987), enquanto para planctônicos, geralmente é necessário mais um peneiramento, pois as formas adultas são relativamente maiores. Mas o tamanho da malha a ser escolhido depende do objetivo da análise e do local de coleta da amostra. De maneira geral, em amostras recentes de foraminíferos planctônicos se analisa a fração $>150 \mu m$, pois é onde são encontradas as carapaças dos adultos. Nas provenientes de altas latitudes são usadas malhas menores, devido ao pequeno tamanho das formas de águas frias. A observação das amostras é feita em lupa binocular, com aumento geralmente de até 40x, podendo se usar maiores aumentos para foraminíferos bentônicos menores, sendo as carapaças manuseadas com o auxílio de pincel umedecido. Finalmente, podem ser tomadas fotomicrografias dos espécimes, geralmente por microscopia eletrônica de varredura (MEV), que possibilitam uma visão mais aproximada das carapaças, permitindo observar e registrar detalhes morfológicos fundamentais para a classificação.

CRITÉRIOS DE CLASSIFICAÇÃO

Diversas classificações foram propostas ao longo do tempo, tendo com base principalmente a composição da parede e a morfologia da carapaça (Tabela 1; Fig. 2-A). A classificação das espécies atuais está mudando aos poucos devido às análises moleculares e estudos focados em genética (*e.g.* De Vargas *et al.*, 1999; Kucera & Darling, 2002; Darling *et al.*, 2004; Pawlowski *et al.*, 2013; Spezzaferri *et al.*, 2015).

A classificação de Margulis & Schwartz (1998), a mais aceita em nível supragenérico, considera os foraminíferos como parte do reino Chromista, sub-reino Harosa, infrarreino Rhizaria e filo Foraminifera. Por sua vez, o filo Foraminifera é dividido em classes como Fusulinata, Globothalamea, Monothalamea e Tubothalamea, além de grupos que se encontram temporariamente reunidos na classe “Foraminifera incertae sedis”.

Já a classificação de Schiebel & Hemleben (2017), apenas para planctônicos, considera os foraminíferos como parte do reino Protozoa, sub-reino Biciliata, infrarreino Rhizaria, filo Sarcomastigophora, subfilo Sarcodina, superclasse Rhizopodea, classe Granuloreticulosa, ordem Foraminiferida. Por sua vez, a ordem Foraminiferida é subdividida em 16 subordens: Allogromiina, Astrorhizina, Lituolina, Trochammina, Textulariina, Fusulinina, Involutinina, Spirillinina, Carterinina, Miliolina, Silicoloculinina, Lagenina, Buliminina, Robertinina, Rotaliina e Globigerinina. Esta última compreendendo os foraminíferos planctônicos, enquanto todas as demais subordens englobam os bentônicos. Outra classificação, de Sen Gupta (1999a), considera Foraminifera como classe, subdivida em 16 ordens (*e.g.* Globigerinida, Rotaliida, Miliolida, Fusulinida, etc.).

Tabela 1. Grupos de foraminíferos e a respectiva composição da parede (Adaptado de Loeblich & Tappan, 1988; Sen Gupta, 1999a; Schiebel & Hemleben, 2017).

Grupo	Composição da parede	Observações	Distribuição temporal
Allogromídeos	Quitinosa (orgânica)	Geralmente uma câmara	Cambriano – Recente
Astrorhizídeos	Aglutinante, cimento orgânico	Geralmente uma câmara ou ramificações em tubo	Cambriano – Recente
Lituolídeos	Aglutinante, cimento orgânico	Muitas câmaras, espiral, normalmente planoespiral	Cambriano – Recente
Trochamminídeos	Aglutinante, cimento orgânico	Muitas câmaras, geralmente trocoespiral	Cambriano – Recente
Textularídeos	Aglutinante, cimento de calcita baixo Mg	Unilocular ou multilocular	Cambriano – Recente
Fusulinídeos	Calcítica microgranular	Muitas câmaras complexas	Siluriano – Permiano
Involutinídeos	Aragonítica recristalizada em microgranular	Duas câmaras	Permiano – Cretáceo
Spirillinídeos	Calcítica baixo Mg, hialina microgranular a mosaico	Planoespiral ou trocoespiral alto	Jurássico – Recente
Carterinídeos	Calcítica baixo Mg, espicular hialina	Com ou sem poros, espículas, plano- ou trocoespiral	Eoceno – Recente
Miliolídeos	Calcítica alto Mg, porcelanosa imperfurada	Enrolamento milioliforme	Carbonífero – Recente
Silicoloculinídeos	Sílica opalina	Não há poros, arranjo das câmara milioliforme	Mioceno – Recente
Lagenídeos	Calcítica baixo Mg hialina radial monolamelar	Poros, uma ou muitas câmaras, unisserial ou planoespiral, monolamelar	Carbonífero – Recente
Buliminídeos	Calcítica baixo Mg, bilamelar	Poros, muitas câmaras, bilamelar	Jurássico – Recente
Robertinídeos	Aragonítica radiada	Poros, muitas câmaras, trocoespiral	Triássico – Recente
Rotalídeos	Calcítica baixo Mg, hialina bilamelar	Poros, muitas câmaras, troco- ou planoespiral, anular, irregular	Triássico – Recente
Globigerinídeos	Calcítica baixo Mg, hialina bilamelar	Poros, muitas câmaras, cristais radiais, planctônicos	Jurássico – Recente

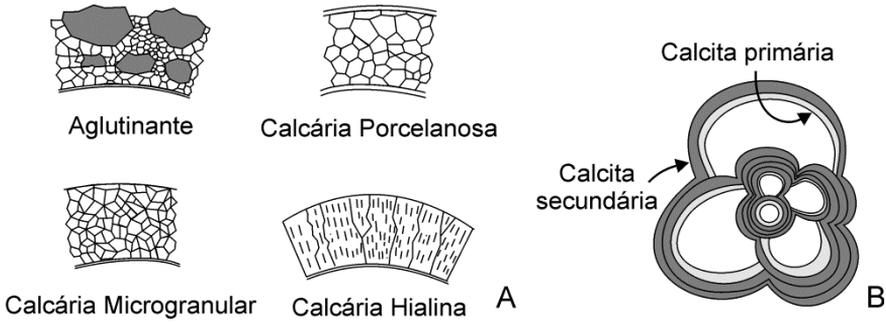


Figura 2. (A) Principais tipos de parede da carapaça dos foraminíferos, com destaque para aglutinante, microgranular, porcelanosa e hialina. Modificado de Haynes (1981). (B) Estrutura da parede calcária em foraminíferos bilamelares perfurados. Cada câmara adicionada é composta por uma camada de calcita primária, que estrutura a nova câmara, e por uma camada de calcita secundária que cobre a camada interior e também toda a carapaça existente. Modificado de Erez (2003).

A classificação de Loeblich & Tappan (1988) é a principal para nível de gênero, tanto para bentônicos quanto para planctônicos. Para a classificação dos foraminíferos planctônicos modernos, em nível de espécie, se destacam os trabalhos de Bé (1967, 1977), Bolli & Saunders (1989), Hemleben *et al.* (1989) e Schiebel & Hemleben (2017).

4.1. Composição da carapaça e tipo de parede

A característica mais evidente ao distinguir um foraminífero de outro é o seu tipo de parede. Os principais grupos de foraminíferos são separados pelo modo como é construída sua parede: aglutinando ou cimentando grãos exógenos, precipitando minerais ou por alguma combinação desses dois processos; determinando assim a qual subordem os foraminíferos pertencem de acordo com as composições e estruturas da parede (Tabela 1).

Quatro composições de parede são reconhecidas, orgânica, aglutinante, calcária (calcítica, aragonítica) e raramente silicosa. As paredes calcárias podem ser compostas tanto de calcita baixo Mg, de

calcita alto Mg ou de aragonita (Tabela 1). Os foraminíferos com carapaças calcárias são novamente subdivididos em três grupos, em função do tipo da parede: microgranular, porcelanoso e hialino. Os foraminíferos de parede orgânica são raramente preservados ou pouco recuperados do registro fóssil, e por isso são pouco utilizados em estudos paleomicrontológicos*. Assim, são separados quatro principais grupos: aglutinantes, microgranulares, porcelanosos e hialinos (Fig. 2-A), como segue:

1- Parede aglutinante: a estrutura desta parede aglutina matéria orgânica e/ou mineral do fundo do mar ligando-os entre si por um cimento orgânico, calcário ou de óxido de ferro. Os grãos são comumente selecionados pelo tamanho, forma, densidade, textura ou composição (e.g.: cocólitos, espículas de esponja e minerais pesados). Outras formas aglutinantes são não seletivas e empregam qualquer partícula a partir de um substrato, desde que ela se encontre no intervalo de tamanho apropriado. Algumas formas organizam diferentes tipos de grão em partes específicas da testa.

2- Parede calcária microgranular: os foraminíferos com parede microgranular evoluíram durante o Paleozoico (comumente encontrados no final desta Era) e são considerados o elo entre as testas aglutinantes e as biomineralizadas. Este tipo de parede é caracterizada por partículas microgranulares de calcita (grãos subsféricos equidimensionais de calcita cristalina) cimentadas por calcário, proporcionando uma aparência açucarada.

3- Parede calcária porcelanosa: o termo porcelanoso deriva da aparência brilhante e lisa das testas, que resulta da orientação dos cristais microscópicos. As formas porcelanosas têm uma camada fina interna e externa na parede não perfurada capeando uma camada média com cristais ripidiformes, relativamente espessa, dando à testa um aspecto liso, opaco (leitoso branco) na luz polarizada. Tanto em ambiente marinho raso, como em ambientes mais profundos, as carapaças porcelanosas são frequentemente compostas de calcita com alto teor de Mg.

4- Parede calcária hialina: as testas calcárias hialinas têm a parede perfurada por pequenos poros e aspecto vítreo em luz refletida e cinza a transparente em luz transmitida. Os foraminíferos hialinos adicionam uma

* Neste trabalho foi acatado o termo Paleomicrontologia (e suas derivações), em detrimento do termo Micropaleontologia, conforme discutido e proposto por Petró (2017).

nova camada em toda a testa a cada vez que uma nova câmara é formada (Fig. 2-B).

Algumas exceções também ocorrem, como os Spirillinídeos, que tem a testa construída por um único tipo de cristal de calcita, e os Silicoloculinídeos, com testa composta por sílica. Outro grupo (Involutinídeos) tem testa com duas câmaras composta por aragonita. Os Robertinídeos também têm a testa composta de aragonita, e os Carterinídeos entende-se que secretam espículas de calcita que são então cimentadas fracamente em conjunto para formar a testa (Tabela 1).

4.2. Morfologia da carapaça

Foraminíferos são protistas que constroem um “escudo” que é utilizado para vários fins durante a vida. Apesar dos rápidos avanços na caracterização genética, para os paleomicrontólogos, as características morfológicas deste “escudo” ainda são as feições principais utilizadas para classificar os gêneros e as espécies.

4.2.1. Arranjo das câmaras

As carapaças dos foraminíferos possuem uma ou mais câmaras. A câmara inicial (prolóculo) é na maioria das vezes esférica ou oblata, com uma abertura. Câmaras posteriores podem apresentar diversas formas, tais como tubular, esférica ou ovalada. As novas câmaras são adicionadas seguindo uma variedade de padrões denominados de ‘arranjo das câmaras’ (Fig. 3).

O arranjo das câmaras pode ser:

1- *Uniserial*: câmaras dispostas em uma única série. Se a série formada for curvada, é denominada arqueada, se for linear, é denominada retilínea.

2- *Bisserial*: câmaras dispostas em linha dupla.

3- *Trisserial*: câmaras adicionadas em três séries (uma a cada 120°) em forma espiralada.

4- *Planoespiral*: câmaras dispostas em espiral em torno de um eixo de enrolamento e a espiral situa-se num único plano. O arranjo pode ser planoespiral involuto, quando as câmaras da última volta recobrem as câmaras iniciais, ou planoespiral evolutivo, quando não há sobreposição e todas as câmaras ficam visíveis.

5- *Trocoespiral*: quando a espiral não está em um plano, mas avança pelo eixo de enrolamento, tornando o arranjo das câmaras helicoidal. As câmaras se enrolam em formato cônico, podendo ser trocoespiral baixo ou trocoespiral alto. Carapaças trocoespiraladas desenvolvem um lado espiral (dorsal) convexo, onde se observa o prolóculo, e um lado umbilical (ventral) plano-convexo, onde se observa a abertura.

6- *Estreptoestral*: este enrolamento não tem direção definida, semelhante a um novelo de linha. É facilmente confundido com o trocoespiral.

7- *Milioliforme*: é o arranjo típico dos miliólídeos. As câmaras são organizadas em ciclos de cinco, três ou dois lóculos (câmaras), se sobrepondo com arranjo semelhante às folhas de uma espiga de milho. Cada nova câmara tem a sua abertura voltada para a abertura da câmara anterior, e as câmaras se tocam nas duas extremidades.

8- *Fusifforme*: é o arranjo típico dos fusulinídeos. O formato externo assemelha-se a uma bola de rúgbi (problato), com o desenvolvimento semelhante ao planoespiral, porém rotando em torno do eixo de maior comprimento.

Alguns foraminíferos podem mesclar padrões de enrolamento em diferentes estágios ontogenéticos. Existem formas bisseriadas que têm as últimas câmaras em arranjo unisserial, assim como algumas formas trisseriadas se tornam bi- ou unisseriadas. Também ocorrem casos onde formas planoespiraladas se tornam unisseriadas e, comumente em planctônicos, formas trocoespiraladas se tornam estreptoestraladas.

Quando uma série de câmaras é disposta em espiral ou enrolada em torno de um eixo, as câmaras envolvidas em uma revolução completa são denominadas de 'volta'. O grau em que uma volta cobre ou oculta a volta anterior é conhecido como grau de involução. Quando a maioria das voltas anteriores está encoberta, a espécie é denominada 'involuta', enquanto na

‘evoluta’ a maioria das voltas anteriores está visível (Fig. 3). Em uma testa trocoespiralada, o lado do foraminífero que mostra o traçado do enrolamento é denominado ‘lado da espiral’. O lado oposto, onde geralmente está a abertura, é denominado ‘lado umbilical’. A área onde uma câmara encontra outra é chamada de ‘área de sutura’ e a junção projetada na superfície da testa é a ‘linha de sutura’ (Fig. 4).

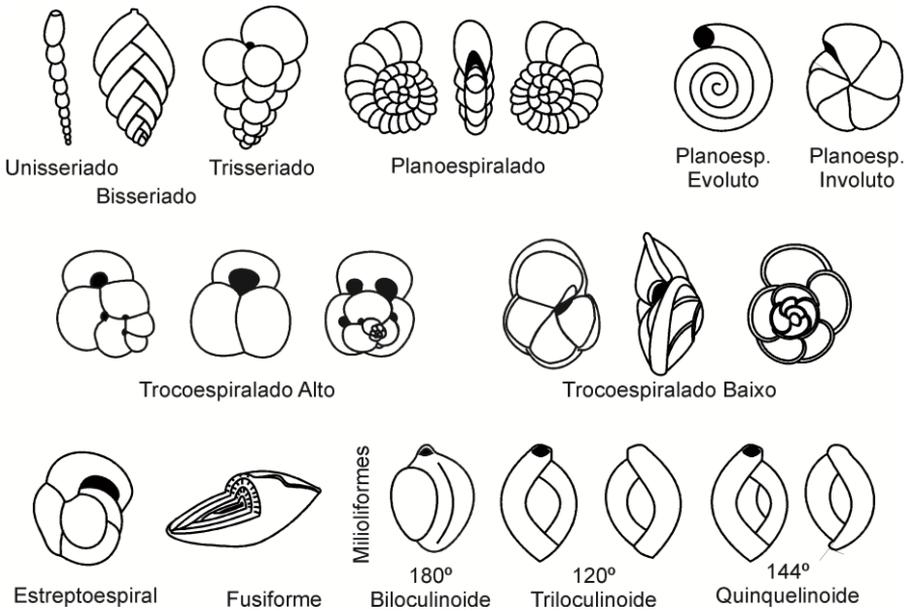


Figura 3. Tipos de arranjo entre as câmaras.

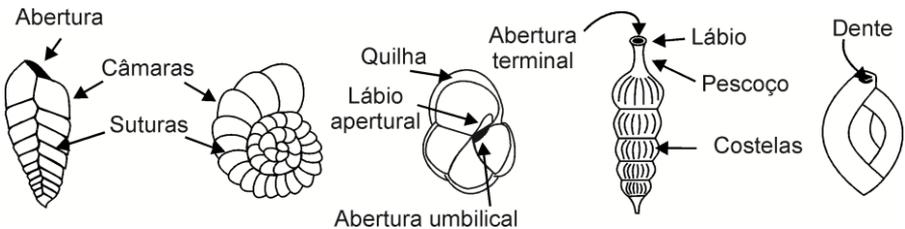


Figura 4. Nomenclatura das estruturas básicas das testas dos foraminíferos.

4.2.2. Forma das câmaras

A forma de cada câmara também é utilizada para a classificação dos foraminíferos. Dentre as formas mais comuns destacam-se as câmaras esféricas, hemisféricas, ovais, angulares, seliformes, petalóides, alongadas, tubulares, claviformes e infladas (Fig. 5).

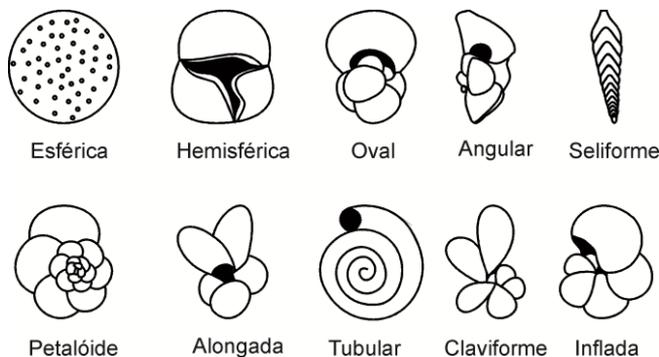


Figura 5. Principais formatos de câmaras em testas de foraminíferos.

4.2.3. Aberturas

A abertura é a via de contato entre o interior da testa e o ambiente exterior, podendo variar de tamanho e forma (Figs. 4 e 6). Esta estrutura encontra-se na parede da câmara final e serve para ligar os pseudópodes externos com o endoplasma interno, permitindo a passagem de alimentos e a liberação das células filhas.

A abertura pode ser simples ou podem ocorrer múltiplas aberturas (aberturas secundárias) (Fig. 6). Conforme a posição que ela ocorre pode ser terminal, areal (dispersa em uma área), basal, extraumbilical (se estende do centro do lado umbilical à margem), umbilical (relativamente centralizada no lado umbilical), periférica ou sutural (ao longo da sutura). Pode ter forma arredondada, forma de pescoço de garrafa, radiada, dendrítica, crivada, circular, em fenda ou em laço. A abertura ainda pode

conter estruturas como dente, lábio ou bula (semelhante a um lençol que cobre a abertura) (Figs. 4 e 6).

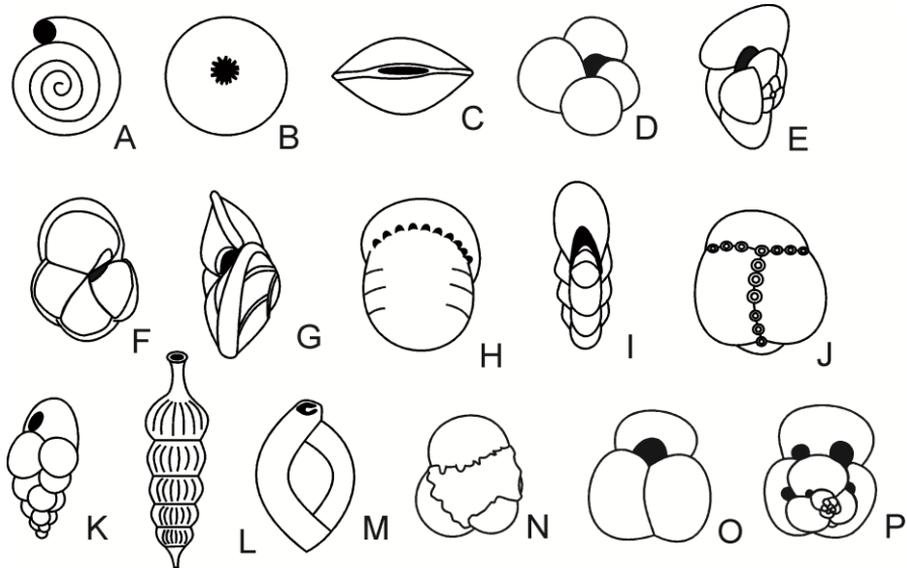


Figura 6. Tipos de abertura em relação à posição e formato: (A) terminal, (B) terminal radiada, (C) terminal em fenda, (D) umbilical, (E) extraumbilical, (F, G) interiomarginal ou umbilical-extraumbilical, (H) interiomarginal múltipla, (I) equatorial, (J) sutural, (K) em forma de laço e (L) em forma de pescoço de garrafa. Estruturas presentes na abertura: (L) lábio, (M) dente, (N) bula. (O) Abertura primária (vista umbilical) e (P) aberturas secundárias (vista espiral) na mesma espécie planctônica.

4.2.4. Ornamentação (textura)

A superfície externa da testa pode ser lisa, conter espinhos, quilha (carena), pústulas, estrias finas (estriada), estrias mais grosseiras (costelas) ou grânulos (granulada) (Figs. 4 e 7). Para os foraminíferos planctônicos é importante observar a presença ou ausência de espinhos e o tamanho dos poros (microperfurado ou macroperfurado) (Fig.7).

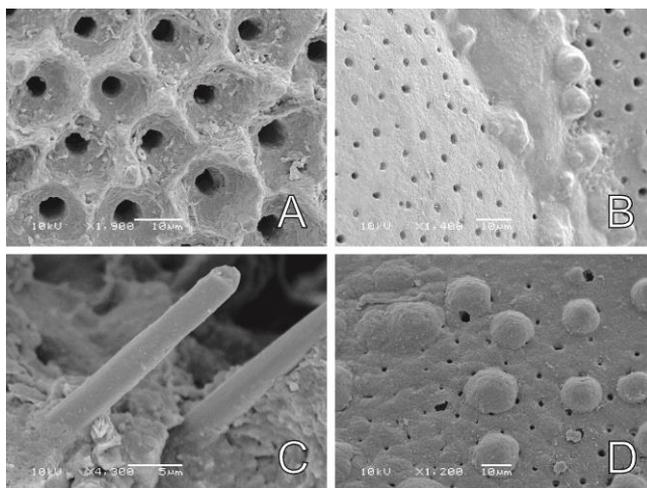


Figura 7. Superfície da parede calcária de foraminíferos planctônicos mostrando os (A) poros de uma espécie espinhosa, (B) poros de uma espécie não espinhosa, (C) espinhos e (D) pústulas. Fotos em microscopia eletrônica de varredura (MEV) tomadas pelo autor.

4.2.5. Sentido do enrolamento

O sentido do enrolamento é observado em testas com arranjo trocoespiral, podendo ser dextrógiro (para a direita, horário) ou levógiro (para a esquerda, anti-horário). Para determinar o sentido do enrolamento é preciso observar a sequência das câmaras, pelo lado espiral, desde o prolóculo até a câmara final (Fig. 8). O sentido de enrolamento é uma importante característica utilizada na identificação de várias espécies. Alguns estudos, entre eles Collins (1990) e West *et al.* (2004), também associam a predominância de testas dextróginas ou levóginas à temperatura da água, sugerindo seu uso como indicador paleoclimático.

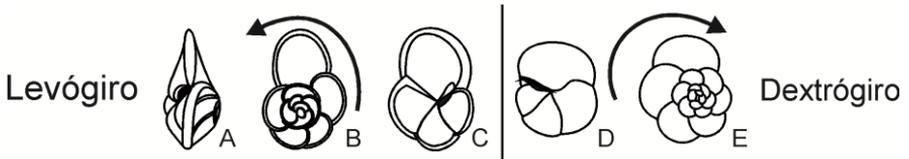


Figura 8. O sentido do enrolamento de uma carapaça deve ser observado no lado espiral. O sentido dextrógiro equivale ao horário, enquanto o sentido levógiro ao anti-horário. (A) Vista lateral, (B, E) vista espiral, (C, D) vista umbilical.

PALEOECOLOGIA DE FORAMINÍFEROS

Durante a vida, os foraminíferos têm hábito bentônico ou planctônico, confiando em seus pseudópodes tanto para a locomoção quanto para a coleta de alimentos (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel & Hemleben, 2017). As formas bentônicas habitam ambientes de águas rasas a profundas e podem ser reconhecidas pelas paredes muito grossas e ornamentadas e, geralmente, pela forma menos globular. As formas planctônicas são reconhecidas por suas testas finas e perfuradas e pelas câmaras infladas e globulares (Fig. 9).

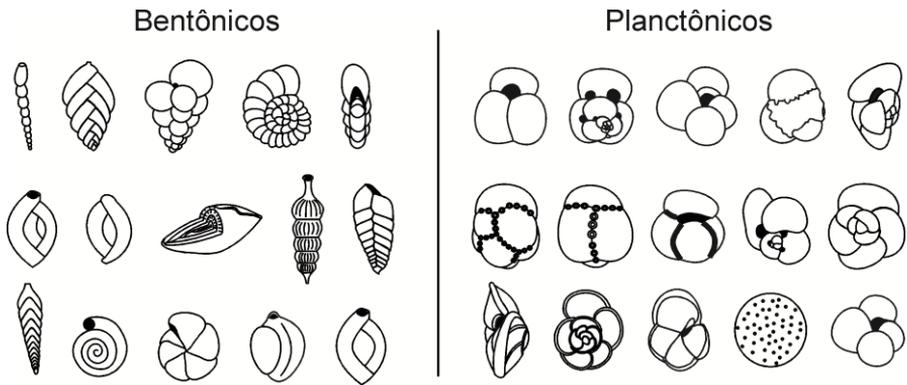


Figura 9. Diferenças morfológicas entre foraminíferos bentônicos e planctônicos. As formas bentônicas geralmente têm parede mais grossa e ornamentada, e formato menos globular. As formas planctônicas têm parede fina e perfurada, e comumente câmaras infladas e globulares.

Existe uma enorme diversidade de foraminíferos bentônicos. Alguns movem-se livremente ao longo do substrato marinho ou nos primeiros milímetros do sedimento. Outros usam seus pseudópodes ou as secreções

calcárias para fixarem-se a suportes, tais como: pedras, conchas e algas. A maioria é marinha e estenohalina (podem tolerar apenas pequenas variações da salinidade da água). Certos grupos, no entanto, por ter testa porcelanosa (miliolídeos), podem viver igualmente bem em ambientes hipersalinos (lagoas com uma salinidade >35), enquanto outros, como os aglutinantes (*e.g. Haplophragmoides*) e alguns calcários hialinos (*e.g. Ammonia*) se adaptam bem a águas com baixa salinidade como, por exemplo, lagoas salobras e estuários. Ainda outros (*e.g. Trochammina, Elphidium*) podem se ajustar a variações consideráveis na salinidade e não raro são encontrados em ambientes marinhos com condições distintas.

Uma vez que cada grupo de foraminíferos ocupa um ambiente relativamente restrito (em função dos valores locais de temperatura, teor de oxigênio, luz, etc.), as associações encontradas no registro fóssil podem ser utilizadas para interpretar o paleoambiente deposicional. As espécies com testa calcária hialina ocorrem em quase todas as regiões marinhas, não estando presentes apenas em áreas muito profundas. Nestas áreas predominam as espécies com testas aglutinantes, pois as carapaças calcárias dissolvem abaixo da profundidade de compensação de carbonato (CCD, do inglês *Carbonate Compensation Depth*) (Kennett, 1966; Murray, 1989).

O ambiente físico das bacias oceânicas, a composição química e a dinâmica da água do mar, e todos os organismos que habitam o oceano, compõem o ecossistema marinho. Espécies indicadoras de certas condições bióticas são índices que podem ser utilizados para caracterizar um ambiente particular. Outros índices incluem a razão entre foraminíferos planctônicos e bentônicos (P/B), a proporção de ostracodes (microcrustáceos com carapaças calcárias) e foraminíferos, a proporção de foraminíferos calcários em relação a aglutinantes, e o número de famílias de foraminíferos presentes.

5.1. Variáveis físicas, químicas e biológicas

Há uma combinação de variáveis que controlam a distribuição dos foraminíferos individualmente, como a profundidade da água, a

temperatura, a salinidade, a produtividade primária, entre outros. A temperatura é a variável mais importante a controlar a distribuição e abundância dos foraminíferos planctônicos (Kucera, 2007), cuja distribuição se dá de acordo com o gradiente térmico latitudinal. Nas regiões tropicais e subtropicais predominam espécies planctônicas de águas quentes, apresentando uma maior diversidade, enquanto nas regiões polares há uma menor diversidade e ocorrência de espécies típicas de águas frias (Fig. 10). Outras variáveis físicas também afetam indiretamente a distribuição deste grupo de foraminíferos, como a pressão hidrostática e a intensidade da luz.

Dentre as variáveis que controlam a distribuição de foraminíferos bentônicos destacam-se a salinidade, a alcalinidade, o pH e a granulometria dos sedimentos. Embora as espécies bentônicas tenham uma faixa ideal de tolerância à salinidade, existem alguns grupos que toleram águas hipersalinas e outros que vivem apenas em águas de baixa salinidade. Estes foraminíferos costumam habitar ambientes com salinidade variando desde 0,5 a mais de 70. A maior parte deles está adaptada às condições eurihalinas, ou seja, salinidades em torno de 35 (salinidade normal). Em ambientes hipersalinos (~70) são abundantes os foraminíferos bentônicos porcelanosos. No outro extremo, em estuários com salinidades variando desde 0,5 a 15, predominam os aglutinantes. Quanto mais baixa for a salinidade da água, mais baixa é a diversidade da fauna (Sen Gupta, 1999b).

A alcalinidade tem relação com a precipitação ou dissolução do carbonato de cálcio dos foraminíferos que, por sua vez, é uma função da concentração de CO₂ na água, sendo assim regulada principalmente pela temperatura, pressão, e respiração biológica. Os 500 m superiores da água do mar são saturados em carbonato de cálcio, refletindo a elevada alcalinidade nesta região. Entre 500 e 1000 m há um pico de subsaturação, devido à atividade microbial que oxida a matéria orgânica, tornando o meio mais ácido (Milliman *et al.*, 1999). Bem abaixo desta profundidade, ocorre a lisoclina, definida pela profundidade onde há um aumento abrupto na dissolução das carapaças carbonáticas (Berger, 1968, 1970) devido principalmente à mudança na concentração de CO₂. Estas variações na

alcalinidade da água do mar condicionam a qualidade da preservação e a abundância relativa das espécies dos foraminíferos, uma vez que cada espécie tem um grau diferente de suscetibilidade à dissolução (Berger, 1968; Thunell & Honjo 1981; Vincent & Berger, 1981; Petró *et al.*, 2018).

Sob um aspecto trófico, o estudo dos foraminíferos como membros de comunidades marinhas os relaciona com a cadeia alimentar da qual fazem parte, bem como busca entender os tipos de foraminíferos e as relações que eles têm entre si e com membros de outras comunidades marinhas. A densidade de foraminíferos bentônicos no fundo do mar pode ultrapassar a magnitude de 200.000 indivíduos por metro quadrado (estimado a partir de dados de Fontanier *et al.*, 2002). Quando a densidade de indivíduos torna-se excessivamente grande, têm sido observado foraminíferos migrando para fora de áreas populosas, ou migrando na coluna sedimentar, em busca de maior disponibilidade de oxigênio e/ou matéria orgânica (Geslin *et al.*, 2004).

5.2. Distribuição de foraminíferos planctônicos

A distribuição dos foraminíferos planctônicos recentes é essencialmente semelhante à de outros zooplânctons e, primariamente, determinada pela temperatura e disponibilidade de alimento. Planctônicos vivem na coluna d'água a partir da superfície até profundidades de mais de 1.000 m. A distribuição dos táxons através da coluna d'água pode mudar sazonalmente. Em estações mais frias, ou em altas latitudes, uma espécie pode viver mais perto da superfície do que faria em águas mais quentes ou em latitudes mais baixas (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel & Hemleben, 2017).

Geograficamente existem semelhanças entre a distribuição de foraminíferos planctônicos nos oceanos modernos e no passado. Em geral, espécies menores são encontradas em massas d'água mais frias ou em altas latitudes, e espécies maiores em águas mais quentes ou em baixas latitudes (Fig. 10). A diversidade é menor em altas latitudes e aumenta em direção ao equador (Kucera, 2007).

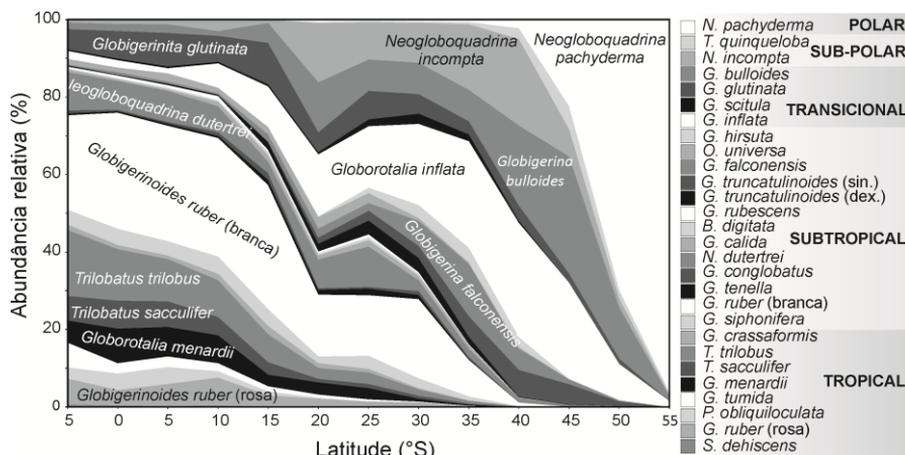


Figura 10. Distribuição latitudinal dos foraminíferos planctônicos modernos no Atlântico Sul. Dados de abundância dos foraminíferos extraídos de Trend-Staid & Prell (2002), Pflaumann *et al.* (2003), Kucera *et al.* (2005), Pivel *et al.* (2013) e Petró *et al.* (2016a).

5.3. Distribuição de foraminíferos bentônicos

Estudos de foraminíferos têm reconhecido correlações entre o tipo de parede da carapaça (*e.g.* porcelanoso, calcário hialino, aglutinante) com a profundidade e a salinidade, simplesmente plotando a abundância destes grupos em diagramas ternários (Fig. 11). A proporção entre rotalídeos (calcário hialino), textularídeos (aglutinante) e miliolídeos (calcário porcelanoso) pode funcionar como indicador paleoambiental, pois as faunas aglutinantes são significativas para áreas profundas, enquanto calcários hialinos são característicos de plataforma interna e porcelanosos habitam plataformas carbonáticas e toleram ambientes com alta salinidade (Armstrong & Brasier, 2005).

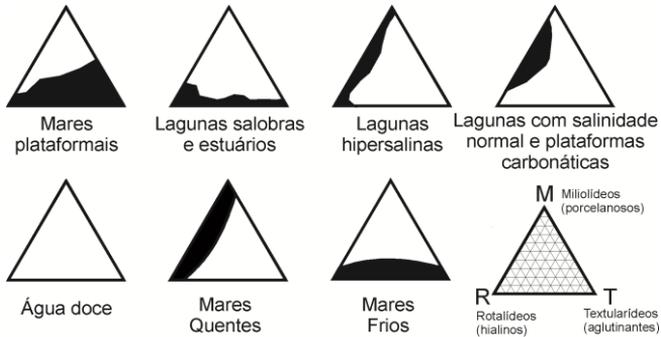


Figura 11. Diagramas ternários com três tipos de foraminíferos bentônicos utilizados em interpretações paleoambientais. Modificado de Armstrong & Brasier (2005).

Foraminíferos bentônicos têm sido observados em ambientes marinhos que se estendem desde piscinas de maré até planícies abissais. Cada ambiente é caracterizado por sua diversidade e pela abundância relativa das espécies. Considera-se que ambientes passados contêm componentes bióticos análogos aos atuais e, portanto, associações de espécies modernas são aplicadas para a compreensão de ambientes antigos.

As espécies bentônicas podem ser classificadas como epifaunais, infaunais rasas e infaunais profundas de acordo com seu micro-habitat. A distribuição de foraminíferos bentônicos vivos na coluna sedimentar segue alguns parâmetros, como a disponibilidade de oxigênio e alimento, refletindo na profundidade habitada e na morfologia da carapaça (Fig. 12). O micro-habitat da espécie é considerado o reflexo de uma adaptação dinâmica para otimizar a aquisição de alimentos (Linke & Lutze, 1993). Em ambientes oligotróficos, isto é, onde a produtividade é baixa em função da baixa concentração de nutrientes, um nível crítico de alimento determina a profundidade de penetração da maioria das espécies, enquanto que em ambientes eutróficos, ou seja, onde há abundância de nutrientes, um nível crítico de oxigênio determina esta profundidade.

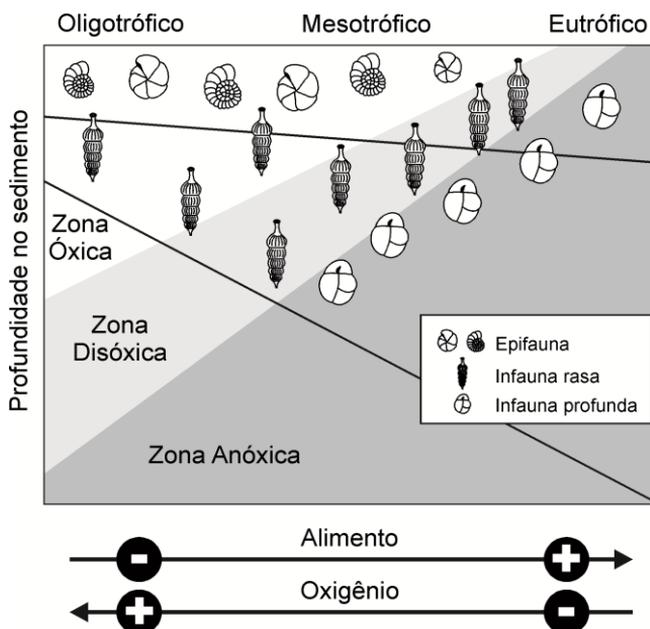


Figura 12. Esquema mostrando a variação do micro-habitat dos foraminíferos bentônicos infaunais em função da variação na profundidade, do nível de oxigênio crítico e da disponibilidade de alimento no sedimento. Sem escala. Modificado de Jorissen *et al.* (1995).

Os limites de tolerância a estes dois fatores variam muito entre as espécies, o que explica as diferenças entre os limites de profundidade inferior descritos na literatura (Shirayama, 1984; Corliss & Emerson, 1990; Jorissen *et al.*, 1995). Assim, uma determinada espécie pode ser encontrada vivendo mais profunda no sedimento em um local, e mais próxima da interface sedimento-água em outro.

5.4. Razão entre foraminíferos bentônicos e planctônicos

A razão entre foraminíferos bentônicos e planctônicos, em amostras de testemunhos, é usada principalmente como indicadora de paleoprodutividade (Van der Zwaan *et al.*, 1990), embora também tenha relação com o fluxo de matéria orgânica (Van der Zwaan *et al.*, 1999). De

forma mais generalizada, Culver (1988) estabeleceu uma correlação da razão entre foraminíferos planctônicos e bentônicos (P/B) com a batimetria (Fig. 13), onde:

- Zona transicional: bentônicos 100%
- Zona de plataforma interna: raros planctônicos
- Zona de plataforma média (20-100 m): planctônicos 10%
- Zona de plataforma externa (100-200 m): planctônicos +/- 50%
- Zona de talude superior (200-500 m): mais que 50% planctônicos
- Zona de talude inferior e abissal (>500 m): predomínio dos planctônicos

A plataforma interna é frequentemente caracterizada por areias de granulação grossa, bem selecionada, contendo abundantes fragmentos arredondados de conchas. Os foraminíferos bentônicos geralmente apresentam testas pequenas e pouco ornamentadas, sendo as formas aglutinantes menos frequentes do que as calcárias. Algumas espécies planctônicas, geralmente do gênero *Globigerina*, podem estar presentes, mas sempre em número reduzido.

Sedimentos da plataforma média são compostos por argila, silte, areia mal selecionada e glauconita. As espécies bentônicas são frequentemente ornamentadas, com aumento no número de indivíduos por espécie e os planctônicos compreendem de 15 a 30% do total de foraminíferos. A plataforma externa é comumente caracterizada por sedimentos de granulação fina, tais como argilas e materiais detríticos. O número de espécies é alto e a ornamentação na carapaça dos foraminíferos bentônicos é mais significativa. Planctônicos constituem aproximadamente 50% da fauna.

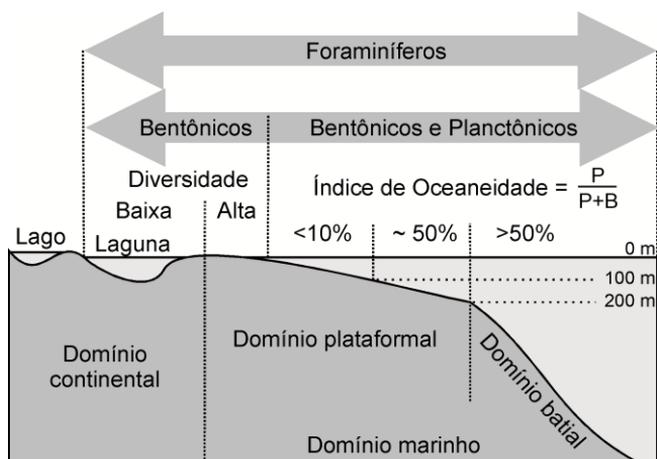


Figura 13. Relação da variação ambiental observada na diversidade entre foraminíferos bentônicos e planctônicos, que determina o índice de oceaneidade (P/B). P – abundância de foraminíferos planctônicos, B – abundância de foraminíferos bentônicos. Modificado de Bellier *et al.* (2010).

Do ponto de vista sedimentológico, o talude superior se parece muito com a plataforma externa, e os foraminíferos planctônicos compreendem de 50 a 85% da fauna. Na planície abissal, ainda acima da CCD, o número de espécies bentônicas é grande, mas há um efeito de “diluição” do volume pelo grande número de testas planctônicas decantadas, onde estas podem variar de 75% a mais de 90% da microfauna. No ambiente abissal, abaixo da CCD, são dominantes os aglutinantes com estruturas tubulares simples, com partículas detríticas cimentadas (Kennett, 1966; Murray, 1989).

FORAMINÍFEROS E ASPECTOS PALEOCEANOGRÁFICOS

Murray, em 1897, foi o primeiro pesquisador a reconhecer o potencial dos foraminíferos como traçadores paleoceanográficos pela distribuição das espécies em faixas latitudinais de acordo com a temperatura. Este comportamento ocorre de forma bem mapeada, pois a distribuição das províncias de foraminíferos planctônicos no oceano moderno acompanha o gradiente latitudinal de temperatura superficial do mar (Fig. 10). As informações paleoceanográficas, de um modo geral, estão contidas na abundância relativa das espécies e na composição isotópica, no conteúdo de elementos-traço e no tamanho das testas.

A análise do sinal isotópico do oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$) em foraminíferos consiste na principal ferramenta (*proxy*) para reconstruções paleoceanográficas. O $\delta^{18}\text{O}$ tanto responde às variações de temperatura quanto pode ser utilizado para construir modelos de idade. Este tipo de informação fica registrado na calcita dos foraminíferos devido a uma propriedade chamada fracionamento isotópico, que consiste na variação das proporções entre o ^{16}O e o ^{18}O em decorrência de mudanças de temperatura e consequente mudança de estado físico da água do mar (Fig. 14; Urey, 1947).

O ^{16}O (mais leve) evapora mais facilmente que o ^{18}O , então, após um processo de evaporação, a fase vapor é relativamente enriquecida em ^{16}O e a fase líquida é enriquecida no ^{18}O . Deste modo, as nuvens que alimentam as geleiras em altas latitudes são pobres em ^{18}O , tornando a água residual do mar enriquecida em ^{18}O em períodos glaciais. Em períodos de degelo ocorre um retorno da água isotopicamente leve ao mar, homogeneizando as razões. Essa oscilação da razão isotópica da água do mar ao longo de períodos glaciais e interglaciais fica registrada no CaCO_3 das testas dos foraminíferos, e pode ser utilizada para contar a história

climática de uma determinada bacia ou região (Lisiecki & Raymo, 2005; White, 2013) (Fig. 14).

As análises de $\delta^{18}\text{O}$ podem ser feitas tanto em foraminíferos bentônicos quanto em planctônicos, mas os melhores dados são extraídos dos bentônicos, pois o ambiente de fundo, onde estes habitam, sofre menor variação sazonal de temperatura e, portanto, tem menos ruído quando comparado ao sistema pelágico. O sinal isotópico não pode ser obtido pela medida direta da quantidade de cada isótopo, mas sim pela comparação da razão isotópica das carapaças com a razão isotópica de uma amostra padrão (PDB - *Pee Dee Belemnite* ou vPDB - Vienna PDB). O sinal isotópico é obtido pela seguinte equação (Faure, 1986):

$$\delta^{18}\text{O} (\text{‰}) = \frac{(^{18}\text{O}/^{16}\text{O}) \text{ amostra} - (^{18}\text{O}/^{16}\text{O}) \text{ padrão}}{(^{18}\text{O}/^{16}\text{O}) \text{ padrão}} \times 10^3$$

Os intervalos glaciais e interglaciais alternados identificados com este método são chamados de Estágios Isotópicos Marinhas (EIM), nomeados por algarismos arábicos, onde os EIM's ímpares correspondem aos interglaciais e os pares aos glaciais, sendo o EIM 1 correspondente ao presente. Além de permitir reconstruir a história climática do planeta, o caráter global dos EIM's permite a elaboração de modelos de idade pela correlação de curvas de $\delta^{18}\text{O}$ locais com as curvas globais (*e.g.* Lisiecki & Stern, 2016).

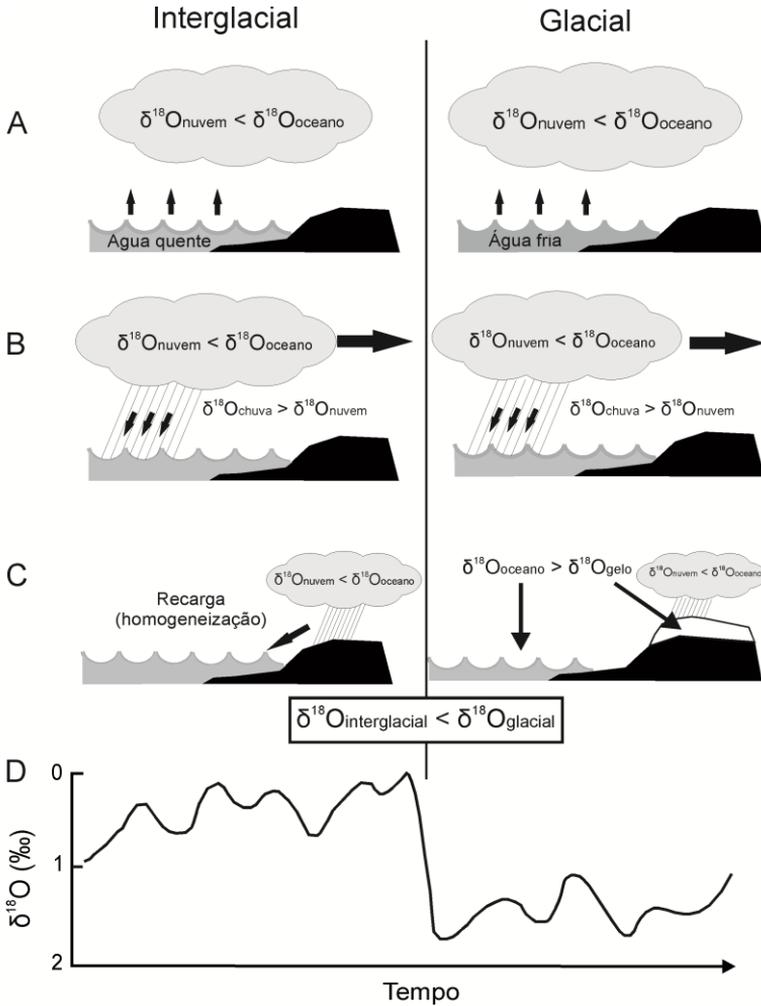


Figura 14. Esquema simplificado mostrando o comportamento dos isótopos de oxigênio em função de variantes ambientais e o respectivo registro, durante a alternância de períodos glaciais e interglaciais, observado em carbonatos marinhos. (A) Evaporação da água e formação das nuvens; (B) deslocamento das nuvens para regiões polares e precipitação no oceano; (C) precipitação e aprisionamento de água enriquecida em ^{18}O nos polos (glaciais) e recarga (interglaciais); e (D) variação no sinal isotópico ao longo do tempo registrada nas carapaças dos foraminíferos. Modificado de Lisiecki & Raymo (2005) e White (2013).

6.1. Foraminíferos e o ciclo do carbono

Como já apresentado, os foraminíferos são muito abundantes nos oceanos e, por isso, são componentes fundamentais dos sedimentos marinhos. Uma vez que aproximadamente 71% da superfície do planeta é recoberta por oceanos, os foraminíferos, junto com outros microfósseis carbonáticos, são agentes com grande potencial de formação de rochas sedimentares. As vazas de carbonato cobrem cerca de 50% do assoalho oceânico moderno, sendo encontradas principalmente em platôs, planícies, elevações e montanhas submarinas (Flügel, 2010).

É importante ressaltar a influência dos foraminíferos no ciclo do carbono e, conseqüentemente, no clima global. As duas formas principais de reservatório de carbono são a matéria orgânica e os sedimentos carbonáticos. Devido ao grande volume de carbonato de cálcio retido no sedimento, os foraminíferos têm papel importante no ciclo do carbono. O carbono do sistema atmosfera-oceano é utilizado como fonte de energia e capturado pela atividade biológica dos foraminíferos, fazendo com que estes protistas, junto com os cocolitoforídeos (fitoplâncton calcário), tenham um papel importante na regulação do clima no planeta ao longo do tempo geológico (Rohling & Cooke, 1999).

Os foraminíferos também atuam como formadores de rochas. Existem plataformas carbonáticas rasas do Paleozoico formadas por fusulinídeos e, do Cenozoico, por *Nummulites*. No Mesozoico se destacam as rochas formadas por textularídeos (foraminíferos aglutinantes), menos efetivos no ciclo do carbono, pois não retiram um volume significativo de CO₂ do sistema (BouDagher-Fadel, 2008).

HISTÓRIA GEOLÓGICA RESUMIDA

Os foraminíferos têm sua amplitude geológica desde o Eocambriano até o Recente. As primeiras formas que aparecem no registro fóssil foram aglutinantes (*Allogromiina*) com parede orgânica quitinosa e tubos aglutinados simples. Os textularídeos, também aglutinantes, surgiram mais tarde no Cambriano, e foram os mais abundantes durante o Paleozoico (BouDagher-Fadel, 2013). Foraminíferos com testas rígidas são raros até o Devoniano, período durante o qual os fusulinídeos começaram a se irradiar, culminando nas carapaças complexas de fusulinídeos do Neocarbonífero e Permiano. Os fusulinídeos se extinguíram no final do Paleozoico. Os miliolídeos apareceram pela primeira vez no Eocarbonífero e os rotalídeos surgiram no Mesozoico (Fig. 15-A) (Bellier *et al.*, 2010).

As primeiras formas de foraminíferos eram bentônicas, enquanto os planctônicos só aparecem no registro fóssil no Jurássico médio, nos estratos da margem norte do Paleoceno Tethys e bacias epicontinentais da Europa. Eles foram, provavelmente, meroplânctônicos (planctônicos apenas durante a fase adulta de seu ciclo de vida). Os altos níveis dos mares e as elevadas temperaturas do Cretáceo possibilitaram a diversificação dos foraminíferos planctônicos, mas muitos deles desapareceram na grande extinção no final do Cretáceo. No limite Cretáceo/Paleógeno (K/Pg) se observa uma mudança significativa na fauna planctônica (Fig. 15-B). Uma explosão evolutiva rápida ocorreu durante o Paleoceno, com o aparecimento dos globigerinídeos e globorotalídeos (planctônicos), e também no Eoceno, com os foraminíferos bentônicos grandes, representados pelos nummulites, soritídeos e orbitódeos. Os orbitódeos se extinguíram no Mioceno, período onde houve significativa redução dos foraminíferos bentônicos grandes. A diversidade de formas planctônicas também tem diminuído desde o final do Cretáceo, com breves

aumentos durante os períodos de clima mais quente do Eoceno e Mioceno (Bellier *et al.*, 2010).

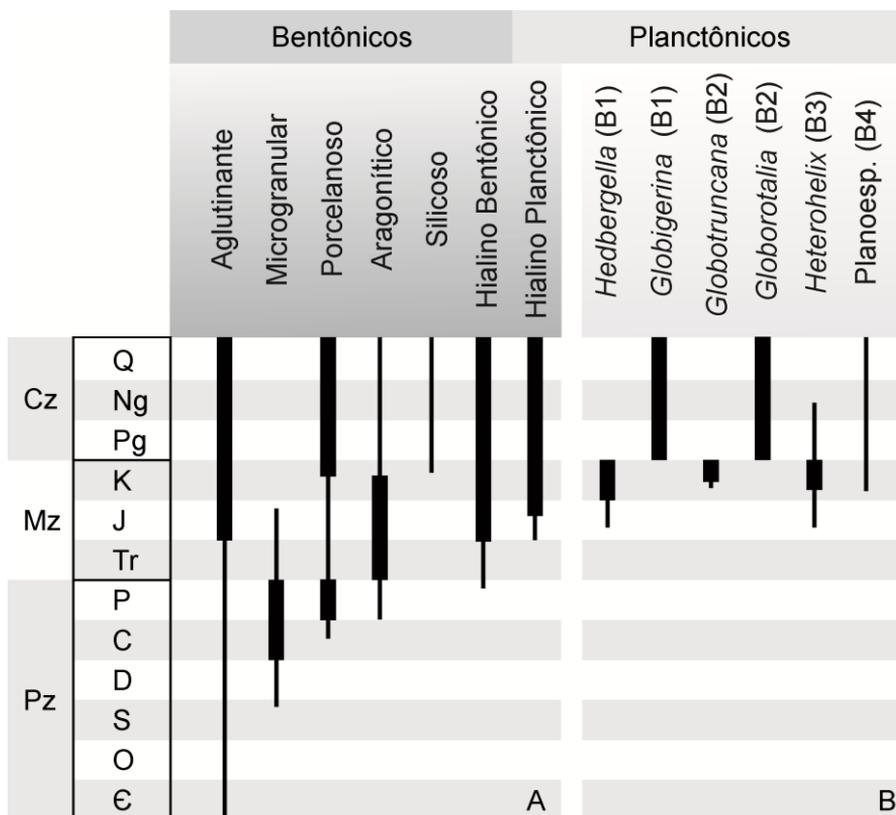


Figura 15. Bioestratigrafia resumida dos foraminíferos. (A) Os foraminíferos mais antigos dos quais se têm registro datam do Cambriano (aglutinantes uniloculares de forma tubular). No Devoniano houve evolução para formas multiloculares e alguns calcários. A radiação dos calcários ocorreu no Carbonífero. A aparição das formas planctônicas se deu no Jurássico, assim como diversas radiações ocorreram ao longo do Cenozoico. (B) Notar a mudança na morfologia dominante dos planctônicos no limite K/Pg: (B1) carapaças trocoespiraladas com câmaras esféricas; (B2) carapaças trocoespiraladas com câmaras comprimidas; (B3) carapaças uni-, bi- ou trisseriadas; (B4) carapaças planoespiraladas. Pz - Paleozoico: Є - Cambriano, O - Ordoviciano, S - Siluriano, D - Devoniano, C - Carbonífero, P - Permiano. Mz - Mesozoico: Tr - Triássico, J - Jurássico, K - Cretáceo. Cz - Cenozoico: Pg - Paleógeno, Ng - Neógeno, Q - Quaternário.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar da sua importância, existem poucos trabalhos em português, de livre acesso, sobre este grupo para estudantes em níveis iniciais, por isso, esta publicação se destina aos que estão recém adentrando no instigante mundo dos foraminíferos. Para quem deseja conhecer mais sobre foraminíferos, destaco outros trabalhos que podem ser encontrados na literatura, com diferentes abordagens. Vilela (2011) aborda, de um modo geral, os foraminíferos e suas aplicações. A utilização de foraminíferos em bioestratigrafia é bem ilustrada em Anjos-Zerfass & Andrade (2008). Nos trabalhos de Bergue & Coimbra (2008) e Anjos-Zerfass *et al.* (2011) é possível ver que, com o avanço de estudos geoquímicos, os foraminíferos se destacaram em pesquisas climáticas, assim como também são utilizados outros grupos fósseis, como os ostracodes (Bergue, 2006), fornecendo importantes informações sobre mudanças da temperatura no passado. Ainda há um avanço nos estudos sobre a qualidade do registro fóssil (tafonomia) em foraminíferos aplicados à paleoceanografia, onde é possível encontrar uma revisão bem detalhada em Petró *et al.* (2016b), evidenciando o potencial científico deste grupo mesmo quando existe dissolução ou pouca preservação.

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 (Processo 88887.091727/2014-01). Em especial, agradeço María Alejandra Gómez Pivel, Carla Van Der Haagen Custodio Bonetti e João Carlos Coimbra pela revisão crítica, contribuindo com correções e sugestões que melhoraram significativamente este trabalho.

REFERÊNCIAS

- Anjos-Zerfass, G.S., Andrade, E.J. 2008. Foraminíferos e bioestratigrafia: uma abordagem didática. *Terræ Didactica*, 3 (1): 18-35.
- Anjos-Zerfass, G.S., Sánchez, F.J.S., Chemale jr., F. 2011. Aplicação de métodos isotópicos e numéricos em paleoceanografia com base em foraminíferos planctônicos. *Terræ Didactica*, 7 (1): 4-17.
- Antunes, R.L., Melo, J.H.G. 2001. Micropaleontologia e estratigrafia de sequências. *In: Ribeiro, H.J.P.S. (ed.) Estratigrafia de sequências – Fundamentos e aplicações.* Editora Unisinos, São Leopoldo, 137-218.
- Armstrong, H.A., Brasier, M.D. 2005. *Microfossils.* Blackwell Publishing, Oxford, 296 p.
- Bé, A.W.H. 1967. Foraminifera families: Globigerinidae and Globorotaliidae. Conseil Permanent International pour l'exploration de la mer. Zooplankton, Sheet 108: 9 p.
- Bé, A.W.H. 1977. An ecological, zoogeographic and taxonomic review of recent planktonic foraminifera. *In: Ramsay, A.T.S. (ed.) Oceanic micropaleontology.* Academic Press, 1: 1-100.
- Bellier, J.-P., Mathieu, R., Granier, B. 2010. Short treatise on foraminiferology (Essential on modern and fossil foraminifera). Notebooks on Geology, Brest, Book 2010/02, 104 p.
- Berger, W.H. 1968. Planktonic foraminifera: selective solution and paleoclimatic interpretation. *Deep-Sea Research*, 15 (1): 31-43, doi: 10.1016/0011-7471(68)90027-2.
- Berger, W.H. 1970. Planktonic foraminifera: selective solution and the lysocline. *Marine Geology*, 8 (2): 111-138, doi: 10.1016/0025-3227(70)90001-0.
- Bergue, C.T. 2006. A aplicação dos ostracodes (Crustacea) em pesquisas paleoceanográficas e paleoclimáticas. *Terræ Didactica*, 2 (1): 54-66.
- Bergue, C.T., Coimbra, J.C. 2008. Abordagens faunísticas e geoquímicas em microfósseis calcários e suas aplicações à paleoceanografia e paleoclimatologia. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, 3 (2): 115-126.

- Bolli, H.M., Saunders, J.B. 1989. Oligocene to Holocene low latitude planktic foraminifera. In: Bolli, H.M., Saunders, J.B., Perch-Nielsen, K. (eds.) Plankton stratigraphy, Vol.1. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 155-262.
- Boltovskoy, E. 1981. Foraminifera. In: Boltovskoy, D. (ed.) Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicaciones Especiales - Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, 317-352.
- Boltovskoy, E., Boltovskoy, D., Correa, N., Brandini, F. 1996. Planktic foraminifera from the southwestern Atlantic (30°–60°S): species-specific patterns in the upper 50 m. *Marine Micropaleontology*, 28 (1): 53-72, doi: 10.1016/0377-8398(95)00076-3.
- Boltovskoy, E., Boltovskoy, D., Brandini, F., 2000. Planktonic Foraminifera from southwestern Atlantic epipelagic waters: abundance, distribution and year-to-year variations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79: 203-213.
- BouDagher-Fadel, M.K. 2008. Evolution and geological significance of larger benthic foraminifera. *Developments in palaeontology & stratigraphy* 21. Elsevier, Amsterdam, 540 p.
- BouDagher-Fadel, M.K. 2013. Biostratigraphic and geological significance of planktonic foraminifera. London: OVPR UCL, 287 p.
- Collins, L.S. 1990. The correspondence between water temperature and coiling direction in *Bulimina*, *Paleoceanography*, 5 (3): 289-294, doi: 10.1029/PA005i003p00289.
- Corliss, B.H., Emerson, S. 1990. Distribution of Rose Bengal stained deep-sea benthic foraminifera from the Nova Scotian continental margin and Gulf of Maine. *Deep-Sea Research*, 37 (3): 381-400, doi: 10.1016/0198-0149(90)90015-N.
- Culver, S.J. 1988. New foraminiferal depth zonation of the northwestern Gulf of Mexico. *Palaios*, 3 (1): 69-85, doi: 10.2307/3514545.
- Darling, K.F., Kucera, M., Pudsey, C.J., Wade, C.M. 2004. Molecular evidence links cryptic diversification in polar planktonic protists to Quaternary climate dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101 (20): 7657-7662, doi: 10.1073/pnas.0402401101.
- DeLaca, T.E., Lipps, J.H., Hessler, R.R. 1980. The morphology and ecology of a new large agglutinated antarctic foraminifer (Textulariina:

- Notodendrodididae *nov.*). Zoological Journal of the Linnean Society, 69 (3): 205-224, doi: 10.1111/j.1096-3642.1980.tb01123.x.
- De Vargas, C., Norris, R., Zaninetti, L., Gibb, S.W., Pawlowski, J. 1999. Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. Proceedings of the National Academy of Sciences, 96: 2864-2868.
- Erez, J. 2003. The source of ions for biomineralization in foraminifera and their implications for paleoceanographic proxies. *In*: Dove, P.M., Yoreo, J.J.D., Weiner, S. (eds.) Reviews in Mineralogy and Geochemistry, Volume 54: Biomineralization. Chantilly: Mineralogical Society of America, 115-149.
- Faure, G. 1986. Principles of isotope geology. John Wiley & Sons, New York, 587 p.
- Flügel, E. 2010. Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application, second edition. Springer, London, 984 p.
- Fontanier, C., Jorissen, F.J., Licari, L., Alexander, A., Anschutz, P., Carbonel, P. 2002. Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition and microhabitats. Deep-Sea Research I, 49 (4): 751-785, doi: 10.1016/S0967-0637(01)00078-4.
- Geslin, E., Heinz, P., Jorissen, F., Hemleben Ch. 2004. Migratory responses of deep-sea benthic foraminifera to variable oxygen conditions: laboratory investigations. Marine Micropaleontology, 53 (3-4): 227-243, doi: 10.1016/j.marmicro.2004.05.010.
- Goldstein, S.T. 1999. Foraminifera: A biological overview. *In*: Sen Gupta, B.K. (ed.) Modern foraminifera. Kluwer Academic Publishers, New York, 37-55.
- Haynes, J.R. 1981. Foraminifera. Macmillan Publishing, London, 433 p.
- Hemleben, Ch., Spindler, M., Anderson, O.R. 1989. Modern planktonic foraminifera. Springer-Verlag, New York, 363 p.
- Jorissen, F.J., De Stigter, H.C., Widmark, J.G.V. 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. Marine Micropaleontology, 26 (1-4): 3-15, doi: 10.1016/0377-8398(95)00047-X.
- Kemle-von Mücke, S., Hemleben, Ch. 1999. Foraminifera. *In*: Boltovskoy, D. (ed.) South Atlantic zooplankton, Vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden, 43-73.

- Kennett, J.P. 1966. Foraminiferal evidence of a shallow calcium carbonate solution boundary, Ross Sea, Antarctica. *Science*, 153 (3732): 191-193, doi: 10.1126/science.153.3732.191.
- Kucera, M. 2007. Planktonic foraminifera as tracers of past oceanic environments. *In*: Hillaire-Marcel, C., Vernal, A. (eds.) *Proxies in late Cenozoic paleoceanography*. Elsevier, Amsterdam, 213-262.
- Kucera, M., Darling, K.F. 2002. Cryptic species of planktonic foraminifera: their effect on palaeoceanographic reconstructions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A*, 360 (1793): 695-718, doi: 10.1098/rsta.2001.0962.
- Kucera, M., Weinelt, M., Kiefer, T., Pflaumann, U., Hayes, A., Weinelt, M., Chenf, M.-T., Mix, A.C., Barrows, T.T., Cortijo, E., Duprat, J., Juggins, S., Waelbroeck, C. 2005. Reconstruction of sea-surface temperatures from assemblages of planktonic foraminifera: multi-technique approach based on geographically constrained calibration data sets and its application to glacial Atlantic and Pacific oceans. *Quaternary Science Reviews*, 24 (7-9): 951-998, doi: 10.1016/j.quascirev.2004.07.014.
- Linke, P., Lutze, G.F. 1993. Microhabitat preferences of benthic foraminifera – a static concept or a dynamic adaptation to optimize food acquisition?. *Marine Micropaleontology*, 20 (3-4): 215-34, doi: 10.1016/0377-8398(93)90034-U.
- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, 20 (1): PA1003, doi: 10.1029/2004PA001071.
- Lisiecki, L.E., Stern, J.V. 2016. Regional and global benthic $\delta^{18}\text{O}$ stacks for the last glacial cycle. *Paleoceanography*, 31 (10): 1368-1394, doi: 10.1002/2016PA003002.
- Loeblich, A.R.Jr., Tappan, H. 1988. *Foraminiferal genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 970 p.
- Loeblich, A.R.Jr., Tappan, H. 1992. Present status of foraminiferal classification. *In*: Takayanagi, Y., Saito, T. (eds.) *Studies in benthic foraminifera*. Tokai University Press, Shizuoka, 93-102.
- Margulis, L., Schwartz, K.V. 1998. *Five Kingdoms: an illustrated guide to the Phyla of life on earth*. 3rd edition. Freeman, New York, 520 p.

- Milliman, J.D., Troy, P.J., Balch, W.M., Adams, A.K., Li, Y.-H., Mackenzie, F.T. 1999. Biologically mediated dissolution of calcium carbonate above the chemical lysocline?. *Deep Sea Research I*, 46 (10): 1653-1669, doi: 10.1016/S0967-0637(99)00034-5.
- Molina, E. 2004. Micropaleontología. Concepto, historia y estado actual. *In*: Molina, E. (ed.) *Micropaleontología*. Pressas Universitarias de Zaragoza, Zaragoza, 13-34.
- Murray, J.W. 1989. Syndepositional dissolution of calcareous foraminifera in modern shallow-water sediments. *Marine Micropaleontology*, 15 (1-2): 117-121, doi: 10.1016/0377-8398(89)90007-8.
- Murray, J.W. 1991. Ecology and palaeoecology of benthic foraminifera. Longman Scientific and Technical, New York, 402 p.
- Murray, J.W. 2007. Biodiversity of living benthic foraminifera: How many species are there?. *Marine Micropaleontology*, 64 (3-4): 163-176, doi: 10.1016/j.marmicro.2007.04.002.
- Pawlowski, J., Holzmann, M., Tyszka, J. 2013. New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology. *Marine Micropaleontology*, 100: 1-10, doi: 10.1016/j.marmicro.2013.04.002.
- Petró, S.M. 2017. Micropaleontologia ou paleomicrontologia? Ajustando a morfologia da palavra. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, 12 (1): 129-134.
- Petró, S.M., Pivel, M.A.G., Coimbra, J.C. 2016b. Implicações da dissolução de carbonato de cálcio pelágico em reconstruções paleoceanográficas do Quaternário. *Quaternary and Environmental Geosciences*, 7 (1-2): 14-25, doi: 10.5380/abequa.v7i1-2.46419.
- Petró, S.M., Pivel, M.A.G., Coimbra, J.C., Mizusaki, A.M.P. 2016a. Paleoceanographic changes through the last 130 ka in the western South Atlantic based on planktonic foraminifera. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19 (1): 3-14, doi: 10.4072/rbp.2016.1.01.
- Petró, S.M., Ritter, M.N., Pivel, M.A.G., Coimbra, J.C. 2018. Surviving in the water column: defining the taphonomically active zone in pelagic systems. *Palaios*, 33 (3): 85-93, doi: 10.2110/palo.2017.032.
- Pflaumann, U., Sarnthein, M., Chapman, M., Duprat, J., Huels, M., Kiefer, T., Maslin, M., Schulz, H., van Kreveld, S., Vogelsang, E., Weinelt, M. 2003.

- North Atlantic: sea-surface conditions reconstructed by GLAMAP-2000. *Paleoceanography*, 18 (3): 1065, doi: 10.1029/2002PA000774.
- Pivel, M.A.G., Santarosa, A.C.A., Toledo, F.A.L., Costa, K.B. 2013. The Holocene onset in the Southwestern South Atlantic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 374: 164-172, doi: 10.1016/j.palaeo.2013.01.014.
- Rohling, E.J., Cooke, S. 1999. Stable oxygen and carbon isotopes in foraminiferal carbonate shells. *In: Sen Gupta, B.K. (ed.) Modern foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, New York, 239-258.
- Schiebel, R., Hemleben, Ch. 2017. *Planktic foraminifers in the modern ocean*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 358 p.
- Sen Gupta, B.K. 1999a. Systematics of modern foraminifera. *In: Sen Gupta, B.K. (ed.) Modern foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, New York, 7-36.
- Sen Gupta, B.K. 1999b. Foraminifera in marginal marine environments. *In: Sen Gupta, B.K. (ed.) Modern foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, New York, 141-159.
- Sen Gupta, B.K., Shin, I.C., Wendler, S.T. 1987. Relevance of specimen size in distribution studies of deep-sea benthic foraminifera. *Palaios*, 2 (4): 332-338, doi: 10.2307/3514758.
- Shirayama, Y. 1984. Vertical distribution of meiobenthos in the sediment profile in bathyal, abyssal and hadal deep sea systems of the western Pacific. *Oceanologica Acta*, 7 (1): 123-129.
- Siemensma, F., Apothéloz-Perret-Gentil, L., Holzmann, M., Clauss, S., Völcker, E., Pawlowski, J. 2017. Taxonomic revision of freshwater foraminifera with the description of two new agglutinated species and genera. *European Journal of Protistology*, 60: 28-44, doi: 10.1016/j.ejop.2017.05.006.
- Spezzaferri, S., Kucera, M., Pearson, P.N., Wade, B.S., Rappo, S., Poole, C.R., Morard, R., Stalder, C. 2015. Fossil and genetic evidence for the polyphyletic nature of the planktonic foraminifera "*Globigerinoides*", and description of the new genus *Trilobatus*. *PLoS ONE*, 10 (5): e0128108, doi: 10.1371/journal.pone.0128108.

- Thunell, R.C., Honjo, S. 1981. Calcite dissolution and the modification of planktonic foraminiferal assemblages. *Marine Micropaleontology*, 6 (2): 169-182, doi: 10.1016/0377-8398(81)90004-9.
- Trend-Staid, M., Prell, W.L. 2002. Sea surface temperature at the Last Glacial Maximum: a reconstruction using the modern analog technique. *Paleoceanography*, 17 (4): 1065, doi: 10.1029/2000PA000506.
- Urey, H. 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of the Chemical Society*, 1947: 562-581, doi: 10.1039/JR9470000562.
- Van der Zwaan, G.J., Duijnste, I.A.P., den Dulk, M., Ernst, S.R., Jannink, N.T., Kouwenhoven, T.J. 1999. Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleoecological concepts. *Earth-Science Reviews*, 46 (1-4): 213-236, doi: 10.1016/S0012-8252(99)00011-2.
- Van der Zwaan, G.J., Jorissen, F.J., De Stigter, H.C. 1990. The depth dependency of planktonic/benthonic foraminiferal ratios: constraints and applications. *Marine Geology*, 95: (1) 1-16, doi: 10.1016/0025-3227(90)90016-D.
- Vilela, C.G. 2011. Foraminíferos. *In*: Carvalho, I.S. (ed.) *Paleontologia: microfósseis, paleoinvertebrados*, Vol 2. Interciência, Rio de Janeiro, 53-69.
- Vincent, E., Berger, W.H. 1981. Planktonic foraminifera and their use in paleoceanography. *In*: Emiliani, C. (ed.) *The Sea*. Wiley-Interscience, New York, 1025-1119.
- West, S., Jansen, J.H.F., Stuut, J.-B. 2004. Surface water conditions in the Northern Benguela region (SE Atlantic) during the last 450 ky reconstructed from assemblages of planktonic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 51 (3-4): 321-344, doi: 10.1016/j.marmicro.2004.01.004.
- White, W.M. 2013. *Geochemistry*. Wiley-Blackwell, Oxford, 660 p.
- Zachos, J.C., Stott, L.D., Lohmann, K.C. 1994. Evolution of Early Cenozoic marine temperatures. *Paleoceanography*, 9 (2): 353-387, 10.1029/93PA03266.