

# Um caso de estivação do gastrópode terrestre *Caseolus bowdichianus* no interior de uma grande concha de *Pseudocampylaea lowei* no Pleistocénico Superior da Ilha de Porto Santo (Arquipélago da Madeira)

Carlos Neto de Carvalho

Geopark Naturtejo – Geoparque Mundial da UNESCO. Serviço de Geologia do Município de Idanha-a-Nova. Centro Cultural Raiano, Av. Joaquim Morão 6060-101 Idanha-a-Nova; Colaborador do Instituto D. Luís – Universidade de Lisboa. Membro da Comissão Científica do Centro Português de Geoistória e Pré-História. E-mail: [carlos.praedichnia@gmail.com](mailto:carlos.praedichnia@gmail.com)

Recebido: 31-10-2021. Publicado: 15-12-2021

## Resumo

Após um resumo sobre o comportamento de ocultação no registo fóssil descreve-se o primeiro caso conhecido em Portugal para ambientes terrestres. Este é interpretado como uma provável estratégia de estivação desenvolvida pelo gastrópode terrestre *Caseolus bowdichianus* para enfrentar a desidratação ocorrida no final do Pleistocénico Superior na Ilha de Porto Santo.

**Palavras-chave:** Comportamento de ocultação; estivação; gastrópodes terrestres; Pleistocénico Superior; Porto Santo

## Abstract

After an account on hiding behavior in the fossil record, it is described the first example of this cryptic behavior known in Portugal for continental environments. This is interpreted as a probable estivation strategy for the land snail *Caseolus bowdichianus* to cope with dehydration in the end of the Late Pleistocene at the island of Porto Santo.

**Key-words:** Hiding behavior; estivation; land snails; Upper Pleistocene; Porto Santo

## 1. O COMPORTAMENTO DE OCULTAÇÃO NO REGISTO FÓSSIL

As espécies **conchícolas** são aquelas que utilizam propositadamente as conchas de outros animais como residências permanentes ou semi-permanentes, depois dos seus proprietários terem morrido (Vermeij, 1987). O uso de conchas ou de fragmentos de carapaças como abrigos, depois do seu construtor original ter perecido ou descartado no processo de crescimento, é uma estratégia de defesa comum conhecido na Paleontologia como **comportamento de ocultação** ou críptico (Chatterton et al., 2003; Fatka & Budil, 2014). O termo *Inquilinismo* foi introduzido por Gotto (1969), correspondendo a uma estratégia comensalística entre duas espécies

diferentes, em que uma espécie inquilina se refugia e chega mesmo a alimentar-se de parte do sustento do hospedeiro vivo, naturalmente provido de uma concha mineralizada protectora. Stewart (1990) descreve o registo fóssil da presença de peixes, por vezes aos milhares e formando cardumes, preservados entre valvas de grandes bivalves inoceramídeos, extintos no final do Cretácico. Estes registos em parte correspondem a sólidos exemplos do usufruto de algumas espécies de peixes da proteção dos inoceramídeos ainda em vida. Já Fraaije & Jäger (1995b) descreveram quatro exemplos de peixes do Jurássico Inferior de Inglaterra e da Alemanha preservados no interior de amonites. Estes são, no entanto, exemplos de animais que se

alimentaram das partes em decomposição da amonite, ou de decompositores, ou ainda que procuraram abrigo no interior de uma concha necessariamente despojada do seu construtor. Este comportamento foi erradamente interpretado como inquilinismo por Fraaije & Jäger (1995a,b), sendo que a partir daí o conceito de inquilinismo passou a ter uma aplicação dúbia em Paleontologia. Por exemplo, Klompmaker & Fraaije (2012) descrevem a presença de três lagostas da família Eryomidae no interior de uma concha vazia de *Harpoceras falciform* datada do Toarciano inferior, interpretando como residência a longo termo, no entanto identificando este como exemplo de inquilinismo.

O comportamento de ocultação é conhecido no registo fóssil de vários clados desde o Câmbrico Inferior (Unal & Zinsmeister, 2006). Este comportamento críptico é reconhecido principalmente em trilobites e agnóstidos, no primeiro grupo de artrópodes desde o Câmbrico ao Carbónico Inferior (e.g., Brett, 1977; Suzuki & Bergström, 1999; Davis et al., 2001; Babcock, 2003; Chatterton et al., 2003; Valent et al., 2008; Flick & Flick, 2009; Fatka et al., 2009; Fatka & Szabad, 2011; Fatka et al., 2011; Fatka & Budil, 2014; Fatka et al., 2021). A preservação abrigada de trilobites pode ser explicada por um comportamento de ocultação associado ao risco de predação, abrigo contra tempestades, busca de alimento ou vulnerabilidade durante o processo de exuviação (Fatka et al., 2021). Para Chatterton et al. (2003), as trilobites desenvolveram comportamentos gregários em espaços abrigados de forma a dar resposta a alimentação, reprodução, exuviação ou proteção, embora algumas acumulações tenham uma origem física através da remobilização de exúvias ou de carcaças por correntes marinhas. A ocorrência de trilobites no interior ou sob conchas de outros animais e de trilobites de maiores dimensões é relativamente comum e foi documentada pela primeira vez por Barrande (1872). Valent et al. (2008) descrevem a ocorrência das trilobites *Skreiaspis spinosa* e

*Conocoryphe* sp., além do hiolitídeo *Oboedalites* sp., no interior de conchas do hiolitídeo *Maxillites maximus* do Câmbrico médio da Formação Buchava, na República Checa. Os hiolitídeos foram ainda abrigo frequente para os pequenos agnóstidos (e.g., Fatka & Kosák, 2014). Davis et al. (2001) descreveram várias espécies de trilobites do Ordovícico ao Devónico preservadas no interior de conchas de nautilóides. As trilobites foram ainda encontradas no interior de um braquiópode fechado (Brett, 1977) e de outros cefalópodes do grupo das goniatites (Flick & Flick, 2009). Em Portugal, o comportamento de ocultação em trilobites é conhecido para a espécie *Placoparia cambriensis*, a qual ocorre frequentemente no *biota* de Canelas, do Darriwiliano da Formação de Valongo, em congregações de exúvias sob fragmentos de carapaça de grandes asafídeos, como a *Ogyginus forteyi* (Gutiérrez-Marco et al., 2009). Pereira et al. (2015) descreveu preliminarmente a presença de *Eoharpes cristatus* articulados no interior de nautilóides ortocónicos, no Berouniano médio (Ordovícico Superior) de Mação, interpretando, à semelhança de outros autores, o comportamento destes harpetídeos como de proteção contra predadores e/ou de refúgio durante o delicado processo de exuviação. O comportamento gregário de ocultação em *Eoharpes benignensis* tinha sido descrito para o Ordovícico Médio da República Checa (Fatka & Budil, 2014). Holáspides articuladas dos géneros *Placoparia* e *Eoharpes* preservadas no interior de conchas de cefalópodes e sob fragmentos de carapaças de grandes illaenídeos, asafídeos, cyclopidídeos e dalmanitídeos foram reconhecidas no Ordovícico Médio da Formação Šárka da Bacia de Praga (Fatka et al., 2021). Aqui, a ocorrência de quatro meráspides articuladas de *Placoparia* preservadas debaixo do cefalão de *Degamella* correspondem ao primeiro registo de uma estratégia de ocultação por parte de trilobites juvenis (Fatka et al., 2021).

Pequenas amonites heteromorfas preservadas no

interior de grandes conchas de amonites pachidiscídeas foram descritas no Cretácico Superior do Japão (Matsumoto & Nibongi, 1979; Maeda, 1991). Equinodermes ofiuros do Triássico procuraram abrigo em conchas de amonóides ceratítídeos, ou para se reproduzirem (Hagdorn, 1999). De acordo com Ernst (1967), alguns ouriços do Campaniano alemão foram encontrados abrigados em amonites. Para além do exemplo erradamente descrito como inquilinismo por Klompmaker & Fraaije (2012) e de carapaças de caranguejos preservados no interior de conchas de nautilóides no Paleocénico Superior dos Pirinéus (Fraaije & Pennings, 2006), a presença de crustáceos no interior de bivalves cretácicos descrita recentemente por Bicknell et al. (2021) será mais um exemplo de comportamento de ocultação no registo paleontológico para os crustáceos, neste caso possivelmente relacionado com inquilinismo.

O registo fóssil do comportamento de ocultação em conchas, relativamente comum para diferentes clados de invertebrados e vertebrados, para os mais diversos ambientes marinhos do Fanerozoico, é ainda desconhecido para ambientes continentais. No presente trabalho descrevemos uma interacção entre gastrópodes terrestres do Pleistocénico Superior da Ilha de Porto Santo. Dois pulmonados da mesma espécie encontrados numa acumulação massiva de diferentes espécies foram preservados ao abrigo de uma grande concha do maior gastrópode terrestre que alguma vez viveu no Arquipélago da Madeira. Este comportamento de ocultação é proposto no presente trabalho como uma estratégia de estivação, reflexo das condições de aridez por que tem passado Porto Santo ao longo do Quaternário.

## 2. ENQUADRAMENTO DO MATERIAL ESTUDADO

Os depósitos quaternários têm larga expressão na Ilha de Porto Santo, cuja área total é de 42,17 km<sup>2</sup>. Um dos cortes clássicos estudados por Leitz & Schwarzbach (1971) é o de Porto dos Frades,

situado na costa SE da ilha (Fig. 1). Para uma síntese mais recente da estratigrafia e geocronologia dos eolianitos carbonatados de Porto Santo refira-se Goodfriend et al. (1996).



Figura 1. Localização do eolianito de Porto dos Frades no SE da Ilha de Porto Santo.

A sucessão pleistocénica desenvolve-se desde o nível actual das águas do mar até à cota de cerca de 60 m a.m.s.l.. Esta encontra-se localizada nas encostas do Pico do Maçarico e do Pico do Concelho, na parte vestibular da Ribeira do Calhau, que desagua no Porto dos Frades (Fig. 2). A sucessão é composta na base por um terraço marinho que se desenvolve entre os 0 e os 3 m a.m.s.l.. É formada por arenitos e conglomerados de cimento carbonatado, bioclásticos com bivalves e gastrópodes (Leitz & Schwarzbach, 1971; Figs. 3A, C) e terão correspondência com o nível Eemiano (MIS 5e) por comparação com a costa do SW Ibérico e NW Africano.

Esta unidade marinha transita em aparente concordância para a sequência eolianítica sobrejacente que atinge mais de 50 m de espessura (Leitz & Schwarzbach, 1971; Figs. 3B, D). Esta unidade apresenta uma laminação oblíqua que indica a remobilização de areias a partir da plataforma litoral exposta em períodos regressivos, por ventos de leste. As areias eólicas de

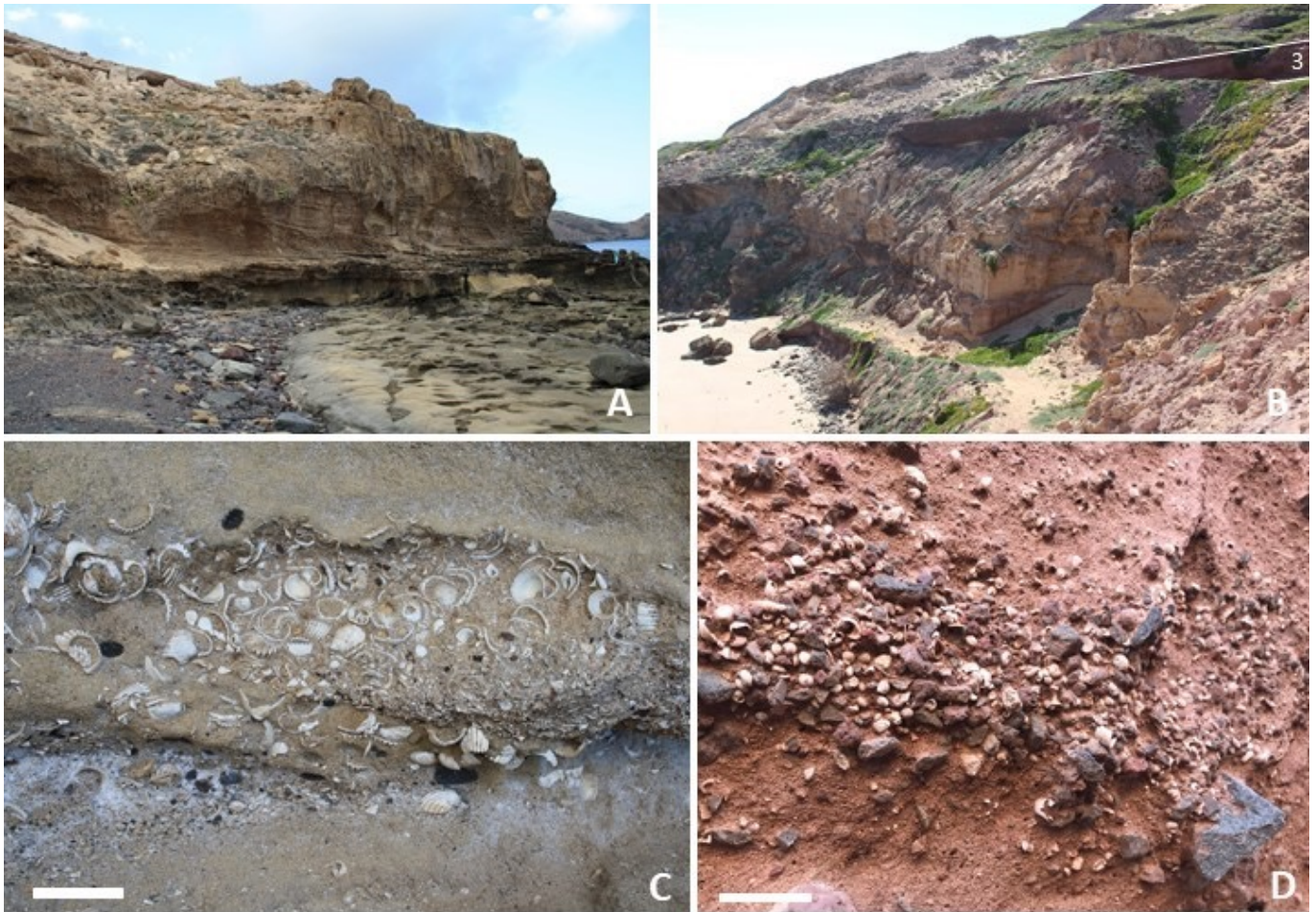


**Figura 2.** Eolianito carbonatado de Porto dos Frades localizado entre o Pico do Maçarico (a Sul) e o Pico do Concelho (a Norte). Perspectiva do Ilhéu de Cima.

cimento carbonatado apresentam uma composição maioritariamente bioclástica, predominando clastos de algas calcárias, equinodermes, briozoários e foraminíferos (Leitz & Schwarzbach, 1971). A carbonatação das areias bioclásticas terá ocorrido em ambiente vadoso. São frequentes as ocorrências de níveis com rizólitos.

A natureza poligenética deste eolianito é demonstrada pela presença de, pelo menos, quatro níveis de paleossolos e de depósitos coluvionares de natureza vulcânica, que atestam fases mais húmidas durante o período de prevalente aridez em que decorreu a deposição das areias eólicas. Estes paleossolos e depósitos coluvionares preservam frequentes evidências de mortalidade em massa de gastrópodes terrestres em acumulações multiespecíficas. O exemplar em estudo provém de uma destas acumulações em depósito datado de ~13,5 ka (Figs. 3C, D), correspondente ao final do Último Máximo Glacial, no interestádio Bølling–Allerød. Do registo paleontológico no Quaternário de Porto Santo sobressaiem os estudos referentes a gastrópodes terrestres (e.g., Wollaston, 1879; Berkeley-Cotter, 1888/92; Silva, 1956a,b, 1957; Groh, 1983; Groh

& Hemme, 1986; Callapez, 1989; Seddon, 1990; Cameron et al., 2006) e a aves (Pieper, 1985), cujos restos e fragmentos de cascas de ovos são particularmente abundantes na sucessão de Porto dos Frades. Em relação às aves, entre as 40 espécies identificadas é de salientar a ocorrência do araugigante (*Pinguinus impennis*), da coruja *Otus* aff. *mauli* e do frango de água *Rallus adolfocaesaris* nos eolianitos de Porto Santo, com particular destaque para os afloramentos de Porto dos Frades (Pieper, 1985). Curiosamente, e apesar da detalhada prospecção efectuada, não foram encontradas pegadas de aves nas superfícies de laminação eolianíticas da Ilha de Porto Santo. 58 espécies de gastrópodes terrestres foram determinadas no registo fóssil da Ilha de Porto Santo (Cameron et al., 2006). Um destes exemplares chamou-nos a atenção durante trabalhos de prospecção icnológica desenvolvidos em Porto dos Frades, em nível coluvionar que aflora no caminho para o túnel do Pico de Baixo. O exemplar encontrado corresponde a um dos maiores gastrópodes terrestres alguma vez existentes na fauna portuguesa. Trata-se de um *Pseudocampylaea lowei* (Férussac,



**Figura 3.** A - Base da sucessão do Pleistocénico de Porto dos Frades mostrando uma transição gradual entre os depósitos de praia e o eolianito; B - Sequência eolianítica intercalada com níveis de coluviões e de paleossolos. O exemplar descrito no presente trabalho provém do depósito coluvionar marcado com 3 no corte de referência e mostrado em D; C - Pormenor do depósito de praia com acumulação de valvas de *Acanthocardia echinata*; D - Nível coluvionar com acumulação de conchas de gastrópodes terrestres e fragmentos angulosos de rochas vulcânicas de onde provem o exemplar estudado; E - Corte clássico de Leitz & Schwarzbach (1971) para as duas vertentes contíguas à Ribeira do Calhau, em Porto dos Frades. Referência à datação obtida por  $^{14}\text{C}$  para o nível onde foi recolhido o exemplar em estudo (assinalado com a seta). Escala gráfica de 20 cm.

1835) que pode ser descrito (Silva, 1957) como uma concha sólida, globoso-discóide e umbilicada, com o diâmetro maior de 48 mm e altura total de 28 mm (Fig. 4A). A espira é pouco elevada com sutura nítida, formada por cinco voltas convexas, a última das quais arredondada na terminação e parcialmente fracturada, o que permitiu observar o seu conteúdo (Fig. 4B). A superfície da concha é densamente sulcada por finas rugas oblíquas e recurvadas, as quais são uma adaptação para maior exposição à humidade. A cavidade umbilical é apertada e profunda, parcialmente coberta pela expansão da margem columelar, mas deixando distinguir algumas voltas da espira. Na abertura oblíqua, arredondada,

protegida pela margem columelar expandida encontra-se o primeiro exemplar de *Caseolus bowdichnianus* (Férussac, 1832). Este dispõe-se em posição normal, tem 16 mm de diâmetro por 14 mm de altura máxima (Figs. 4A, C-D). Mais para o interior da última volta encontra-se um exemplar da mesma espécie ligeiramente mais pequeno (14 x 12 mm), em posição invertida e fixo na concha de *P. lowei*. A forma *C. bowdichnianus* pode ser descrita (Silva, 1957) como uma concha globosa, sólida, com umbigo coberto e espira convexa, curta, composta de cinco ou seis voltas separadas por suturas profundas. A superfície da concha é coberta de pregas irregulares e oblíquas, mas com a base



**Figura 4.** Preservação abrigada de *Caseolus bowdichnianus* na abertura e última volta de *Pseudocampylaea lowei*. A – Aspecto do exemplar na posição invertida em que a concha de *P. lowei* foi encontrada no afloramento, com a localização abrigada, sob a aba marginal, do exemplar maior de *C. bowdichnianus*. B – Preservação abrigada de *C. bowdichnianus*, o qual se encontra fixado à concha em posição invertida, uma estratégia reconhecida em algumas espécies de pulmonados para reduzir a temperatura ambiente; escala de 10 mm. C e D – Perspectivas do exemplar maior de *C. bowdichnianus*; escala gráfica de 5 mm.

quase lisa. A abertura é oblíqua e arredondada, em forma de meia-lua; o perístoma é engrossado na margem columelar. A dimensão reduzida para as formas adultas, que chegam a atingir 19 a 27 mm de diâmetro (Silva, 1957), antevê a possibilidade destes dois espécimes serem jovens à data em que pereceram no interior de *P. lowei*.

### 3. ESTIVAÇÃO COMO PRINCIPAL CAUSA PARA O COMPORTAMENTO DE OCULTAÇÃO OBSERVADO

Existem 24000 espécies de moluscos terrestres descritos em todo o mundo. Só em Porto Santo, são conhecidas 104 espécies de moluscos terrestres actuais com 80% de espécies endémicas (Abreu & Teixeira, 2009). Segundo estes autores, o Arquipélago da Madeira pertence ao grupo de ilhas oceânicas com maior diversidade de moluscos terrestres. Porto Santo concentra a maior diversidade de espécies e subespécies por unidade de área do arquipélago (Abreu & Teixeira, 2009), sendo uma das razões primordiais para a classificação desta ilha como Reserva da Biosfera pela UNESCO, em 28 de outubro de 2020.

A estivação é uma resposta fisiológica e comportamental a condições climáticas sujeitas a elevadas temperaturas e baixa humidade. A maioria dos organismos que desenvolvem uma estratégia de estivação enterram-se ou produzem uma toca para se protegerem de condições de stress ambiental. As tocas de estivação são produzidas actualmente por anélídeos, moluscos, artrópodes, peixes, anfíbios, répteis e mamíferos como abrigos temporários contra condições climáticas e ambientais extremas de curto prazo. Esta estratégia evoluiu independentemente em diversos clados a partir do Paleozoico (Hembree, 2010). Uma vez que a estivação é um processo fisiológico e comportamental sem expressão evidente na morfologia do organismo, não se espera que possa ser estudada a partir do registo fóssil. Com efeito, a preservação deste comportamento sob a forma de icnofósseis é de difícil interpretação (Vallon et al., 2016). No

entanto, algumas tocas de peixes pulmonados encontradas no Devónico ao Cretácido, de anfíbios lysorofídeos do Pérmico, de répteis dicynodontes do Pérmico ao Triássico, de oligoquetas (Verde et al., 2007) e de mamíferos (Lopes et al., 2017) do Pleistocénico foram interpretadas como evidências de estivação (Hembree, 2010). Esta interpretação é normalmente apoiada em comparações morfológicas e ambientais com tocas actuais, excepto quando os seus produtores ocorrem preservados no interior das tocas fósseis, como no caso do peixe pulmonado *Gnathorhiza serrata* do Pérmico (Carlson, 1968), do anfíbio lysorofídeo *Brachydictes elongatus* do Pérmico Inferior do Kansas (Hembree et al., 2005) ou do anfíbio temnospondilo refugiado numa toca de um therapsídeo, que foram encontrados preservados em conjunto no Triássico Inferior do Karoo, África do Sul (Fernandez et al., 2013). Mais recentemente, foram descritos milhares de gigantescos sistemas de galerias na América do Sul como *Megaichnus* spp., com até 4 m de diâmetro e 100 m de extensão, que terão sido escavados no Pleistocénico por preguiças e tatus gigantes como estratégia de estivação (Lopes et al., 2017).

Em ambientes de stress ecológico, os gastrópodes terrestres são conhecidos pelas suas adaptações metabólicas e comportamentais, incluindo estratégias de hibernação e de estivação (veja-se a revisão de Schweitzer et al., 2019). Para além das perdas de habitat, desastres ambientais e picos de frio, as altas temperaturas e secas prolongadas estão entre as maiores ameaças enfrentadas pelos gastrópodes terrestres (Nicolai & Ansert, 2017). Entre os mecanismos mais relevantes de adaptação ao stress térmico desenvolvidos pelos gastrópodes terrestres encontra-se a estivação durante os meses de verão. Esta é a estratégia que pensamos ter ficado preservada num comportamento de ocultação assumido por dois exemplares do caracol *C. bowdichnianus* encontrados no interior de uma concha de *P. lowei*, numa concentração de gastrópodes terrestres que ocorre

em paleossolo coluvionar no Pleistocénico Superior final de Porto dos Frades. Um comportamento de estivação análogo na sua generalidade terá sido descrito para gastrópodes terrestres no Paleocénico-Eocénico do Utah por La Rocque (1960).

A ilha da Porto Santo tem actualmente um clima mediterrânico semiárido. Os verões são quentes e secos e no inverno tem uma temperatura amena. A temperatura média anual em Porto Santo é de 18,4°C e num ano caem 384 mm de chuva. A pouca chuva cai quase exclusivamente entre Outubro e Março. O mês mais chuvoso é Dezembro, quando há 70mm de precipitação (dados de <https://observatorioclima.madeira.gov.pt/clima>). O aquecimento global resultante dos processos climáticos que levaram ao fim do Último Glacial terá criado uma forte instabilização do clima em Porto Santo. As concentrações massivas de caracóis que se encontram preservados na sequência eolianítica do Porto Santo poderão resultar de morte térmica, onde longos episódios de seca extrema poderão ter levado à desidratação e morte em massa de gastrópodes terrestres, ainda que adaptados a ambientes áridos (Nicolai et al., 2011). Apesar de associados a paleossolos indicadores de climas mais húmidos, estas concentrações de pulmonados parecem indicar uma morte colectiva induzida por períodos climáticos de forte instabilidade, pautada por períodos alargados de seca.

Gastrópodes terrestres actuais foram observados a remover activamente material carbonatado de conchas vazias aparentemente para usá-lo na construção da sua própria concha (Cadée, 1999). No entanto, no exemplar de Porto Santo não encontramos qualquer indício de abrasão do interior da concha de *P. lowei*, ou redução da sua espessura, que tivesse sido provocada pela rádula de *C. bowdichianus*.

Uma das estratégias comportamentais que contribuem para evitar a hipertermia e a perda de líquidos nos gastrópodes terrestres é o enterramento no solo para estivação (Schweitzer et al., 2019). No caso dos

exemplares de *C. bowdichianus*, estes juntaram-se a uma congregação com o objectivo de reduzir a temperatura corporal dos indivíduos localizados no seu interior e, conseqüentemente, da temperatura do substrato em que se enterraram. Mas, no caso em particular, procuraram abrigo no interior de uma concha vazia de *P. lowei*. O facto de um dos exemplares ocorrer em posição invertida e fixado na concha de *P. lowei* pode ser interpretado como a procura de uma barreira isolante adicional (McQuaid et al., 1979), da concha de *P. lowei* e do ar presente na última volta, para manter a temperatura corporal de *C. bowdichianus*, permitindo reduzir a desidratação e o aumento de ureia no organismo. Esta estratégia particular de estivação foi, contudo e dessa vez, ineficaz para as condições climáticas impostas que favoreceram a morte em massa de gastrópodes terrestres, mas também a preservação abrigada de *C. bowdichianus* na concha de *P. lowei*.

#### 4. CONCLUSÕES

O Pleistocénico Superior eolianítico da Ilha de Porto Santo, no Arquipélago da Madeira, preserva um registo de paleossolos e depósitos coluvionares com acumulações de gastrópodes terrestres que, na maioria dos casos, poderá estar relacionado com uma mortalidade em massa em episódios climáticos de seca extrema. A preservação de epigenizações de gastrópodes terrestres no registo fóssil é relativamente incomum, pelo que as condições diagenéticas existentes durante o Pleistocénico na Macaronésia favoreceram uma fossilização excepcional em condições de cimentação carbonatada das dunas eólicas. Neste contexto biogeográfico e climático sujeito a forte sazonalidade da precipitação e longos e irregulares períodos de deficit hídrico, foi recolhido um curioso espécime composto por dois caracóis da espécie *C. bowdichianus* preservados ao abrigo de uma concha vazia do grande *P. lowei*. Este comportamento de ocultação no seio do paleossolo foi interpretado como uma estratégia de

estivação. Sendo esta estratégia de diapausa comum aos gastrópodes terrestres que vivem em ambientes áridos e semiáridos, só excepcionalmente foi descrita no registo fóssil e é a primeira ocorrência em Portugal no registo estratigráfico de ambientes continentais. Faltará saber se as particularidades comportamentais assumidas por estes exemplares de *C. bowdichianus* e descritas neste trabalho poderão ser exemplificadas em outras ocorrências desta espécie no Arquipélago da Madeira, ou se terão sido desenvolvidas por outras espécies coevas, de entre a diversificada fauna de gastrópodes terrestres conhecida na Ilha de Porto Santo, actualmente uma das mais diversas por unidade de área reconhecidas no registo mundial das ilhas oceânicas.

## 5. AGRADECIMENTOS

O autor agradece a ajuda de Yilu Zhang no decurso dos trabalhos de campo. A leitura crítica deste trabalho foi feita por José António Anacleto (Museu Geológico do LNEG).

## 6. REFERÊNCIAS

- ABREU, C. & TEIXEIRA, D. 2008. Lista dos moluscos (Mollusca) dos Arquipélagos da Madeira e das Selvagens. In: Borges, P.A.V., Abreu, C., Franquinho Aguiar, A., Carvalho, P., Jardim, R., Melo, I., Oliveira, P., Sérgio, C., Serrano, A.R.M. & Vieira, P. (eds), *Listagem dos fungos, flora e fauna terrestres dos Arquipélagos da Madeira e Selvagens*. Direcção Regional do Ambiente da Madeira e Universidade dos Açores, Funchal e Angra do Heroísmo, 227-236.
- BABCOCK, L.E. 2003. Trilobites in Paleozoic predator-prey systems, and their role in reorganization of early Paleozoic ecosystems. In: P.H. Kelley et al. (Eds.), *Predator-prey interactions in the fossil record*. Kluwer Academic-Plenum Publishers, 55-92.
- BARRANDE, J.J. 1872. *Système silurien du centre de la Bohème. 1ère partie. Recherches Paléontologiques. Supplément au Vol. I Trilobites, Crustacés divers et Poissons*. Prague et Paris, 647 pp.
- BERKELEY-COTTER, J.C. 1888-92. Notícia de alguns moluscos terrestres fósseis do archipélago da Madeira. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 2(2), 232-254.
- BICKNELL, R.D.C., SMITH, P.M. HOLLAND, T. & KLOMPMAKER, A.A. 2021. Cretaceous clam chowder: The first evidence of inquilinism between extinct shrimps and bivalves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 584, 110669.
- BRETT, C.E. 1977. Entombment of a trilobite within a closed brachiopod shell, *Journal of Paleontology*, 51, 1041-1045.
- CADÉE, G.C. 1999. Bioerosion of shells by terrestrial gastropods. *Lethaia*, 32, 253-260.
- CALLAPEZ, P. 1989. Moluscos terrestres do Quaternário de Porto Santo: Estudo geométrico de algumas espécies. *Memórias e Notícias*, 107, 11-26
- CAMERON, R.A.D., COOK, L.M., GOODFRIEND, G.A. & SEDDON, M.B. 2006. Fossil land snail faunas of Porto Santo, Madeiran Archipelago: change and stasis in Pleistocene to recent times. *Malacologia*, 49(1), 25-59.
- CARLSON, K.J. 1968. The skull morphology and estivation burrows of the Permian lungfish, *Gnathorhiza serrata*. *Journal of Geology*, 76, 641-663.
- CHATTERTON, B. D. E., COLLINS, D. H. & LUDVIGSEN, R. 2003. Cryptic behaviour in trilobites: Cambrian and Silurian examples from Canada, and other related occurrences. *Special Papers in Palaeontology*, 70, 157-173.
- DAVIS, R.A., FRAAYE, R.H.B. & HOLLAND, C.H. 2001. Trilobites within nautiloid cephalopods. *Lethaia*, 34, 37-45.
- ERNST, G. 1967. Über fossilnester in *Pachydiscus*-Gehäusen und das Lagenvorkommen von Echinides in der Oberkreide NW-Deutschlands. *Paläont. Zeitschr.*, 41, 211-229.
- FATKA, O. & BUDIL, P. 2014. Sheltered gregarious behavior of Middle Ordovician harpetid trilobites. *Palaios*, 29, 495-500
- FATKA, O., BUDIL, P. & KRAFT, P. 2021. Sheltered preservation in Ordovician trilobites. *Fossil Record*, 24, 193-205
- FATKA, O. & KOZÁK, V. 2014. A new type of entombment of *Peronopsis* (Agnostida) in a hyolithid conch. *Carnets Geol.*, 14, 191-198.
- FATKA, O. & SZABAD, M. 2011. Agnostids entombed under exoskeletons of paradoxid trilobites. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 259, 207-215.
- FATKA, O., VOHÁČ, M.J., ŠINAGL, M. & VALENT, M. 2009. Agnostids entombed in hyolith conchs. *Mem. Assoc. Austr. Palaeont.*, 37, 481-489.
- FERNANDEZ, V., ABDALA, F., CARLSON, K.J., COOK, D.C., RUBIDGE, B.S., YATES, A. & TAFFOREAU, P. 2013. Synchrotron reveals Early Triassic odd couple: injured amphibian and aestivating Therapsid share burrow. *PLoS ONE*, 8(6): e64978.

- FLICK, U. & FLICK, H. 2009. Unterkarbon-Trilobiten in Wohnkammern von Goniatiten – Fossilfalle oder Häutungsplatz? *Der Aufschluss*, 60, 245–250
- FRAAIJE, R.H.B. & JÄGER, M. 1995a. Decapods in ammonite shells: examples of inquilinism from the Jurassic of England and Germany. *Palaeontology*, 38, 63-75.
- FRAAIJE, R.H.B. & JÄGER, M. 1995b. Ammonite inquilinism by fishes: examples from the Lower Jurassic of Germany and England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatsheft*, 9, 541-552.
- FRAAIJE, R.H.B. & PERRINGS, H.W.J. 2006. Crab carapaces preserved in nautiloid shells from the Upper Paleocene of Huesca (Pyrenees, Spain). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23, 361-363.
- GOODFRIEND, G. A., CAMERON, R.A.D., COOK, L.M., COURTY, M.-A., FEDEROFF, N., KAUFMAN, N., LIVETT, E. & TALLIS, J. 1996. The Quaternary eolianite sequence of Madeira: stratigraphy, chronology, and paleoenvironmental interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 120, 195–234.
- GOTTO, R.V. 1969. *Marine Animals, Partnerships and Other Associations*. Elsevier, Amsterdam. 96 pp.
- GROH, K., 1983, Eine neue *Leptaxis* Art aus den quartären Schneckensanden von Porto Santo (Madeiren) (Pulmonata: Helicidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 114, 59–64.
- GROH, K. & HEMMEN, J. 1986. *Geomitra (Serratorotula) gerberi* n. subgen. n. sp. Aus dem Quartär von Porto Santo (Pulmonata: Helicidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 117, 33–38.
- GUIÉRREZ-MARCO, J.C., SÁ, A.A., GARCÍA-BELLIDO, D.C., RÁBANO, I. & VALÉRIO, M. 2009. Giant trilobites and trilobite clusters from the Ordovician of Portugal. *Geology*, 37(5), 443-446.
- HAGDORN, H. 1999. Triassic ophiuroids (*Aspiduriella*) brooding in an empty Ceratite shell. In: Candia Carnevali, M.D. & Bonasoro, F. (eds.), *Echinoderm Research 1998*. Balkema, Rotterdam, 278 pp.
- HEMBREE, D.I. 2010. Aestivation in the fossil record: evidence from ichnology. In C.A. Navas & J.E. Carvalho (Eds.), *Aestivation: Molecular and Physiological Aspects*. Progress in Molecular and Subcellular Biology, Springer-Verlag, 49, 245-262.
- HEMBREE, D.I., HASIOTIS, S.T. & MARTIN, L.D. 2005. *Torridorefugium eskridgensis* (new ichnogenus and ichnospecies): amphibian aestivation burrows from the Lower Permian Speiser Shale of Kansas. *Journal of Paleontology*, 79, 583-593.
- KLOMPMAKER, A.A. & FRAAIJE, R.H.B. 2012. Animal behavior frozen in Time: gregarious behavior of Early Jurassic lobsters within an ammonoid body chamber. *PLoS One*, 7(3), e31893
- LIETZ, J. & SCHWARZBACH, M. 1971. Quartäre Sedimente auf der Atlantik-Insel Porto Santo (Madeira Archipel) und ihre palaoklimatische Deutung. *Eiszeitalter u. Gegenwart* 22, 89-109.
- LOPES, R.P., FRANK, H.T., BUCHMANN, F.S.C. & CARON, F. 2017. *Megaichnus* igen. nov.: Giant paleoburrows attributed to extinct Cenozoic mammals from South America. *Ichnos*, 24 (2), 133-145.
- MAEDA, H. 1991. Sheltered preservation: a peculiar mode of ammonoid occurrence in the Cretaceous Yeno Group, Hokkaido, north Japan. *Lethaia*, 24, 69-82.
- MATSUMOTO, T. & NIBONGI, M. 1979. An interesting mode of occurrence of *Polyptychoceras* (Cretaceous heteromorph ammonoid). *Proceedings of the Japanese Academy*, 55B, 115-119.
- MCQUAID, C.D., BRANCH, G.M., & FROST, P.G.H. 1979. Aestivation behaviour and thermal relations of the pulmonate *Theba pisana* in a semi-arid environment. *Journal of Thermal Biology*, 4(1), 47–55.
- NICOLAI, A. & ANSART, A. 2017. Conservation at a slow pace: terrestrial gastropods facing fast-changing climate. *Conservation Physiology*, 5(1), cox007.
- PEREIRA, S., PIRES, M., MARQUES GUEDES, A., SILVA, C.M. & SÁ, A.A. 2015. Sheltered preservation of Upper Ordovician harpetid trilobites from Portugal. In: Reolid, M. (Ed.), *XXXI Jornadas de Paleontologia*. Sociedad Española de Paleontología, 231-232.
- PIEPER, H. 1985. The fossil land birds of Madeira and Porto Santo. *Bocagiana*, 88, 1-6.
- ROCQUE, A. 1960. *Molluscan faunas of the Flagstaff Formation of Central Utah*. The Geological Society of America, Memoir 78, 67pp.
- SCHWEIZER, M., TRIEBSKORN, R. & KÖHLER, H.-R. 2019. Snails in the sun: Strategies of terrestrial gastropods to cope with hot and dry conditions. *Ecology and Evolution*, 9, 12940–12960.
- SEDDON, M.B. 1990. Undescribed Quaternary land-snail species from SouthWest Porto Santo (Madeiran Islands) (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Conchology*, 33, 299–304.
- SILVA, G.H. 1956a. Gastrópodes terrestres fósseis do Quaternário da ilha de Porto Santo e descrição de uma nova espécie de Helicídeo. *Memórias e Notícias*, 41, 40-43.

- SILVA, G.H. 1956b. Contribution à la connaissance de la faune fossile de l'île de Porto Santo. *Memórias e Notícias*, 42, 26-28.
- SILVA, G.H. 1957. Descrição de gastrópodes terrestres fósseis do Quaternário da Ilha de Porto Santo. *Memórias e Notícias*, 44, 10-32.
- STEWART, J.D. 1990. Preliminary account of Halicostome-Inoceramid commensalism in the Upper Cretaceous of Kansas. In: A.J. Boucot (Ed.), *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier, Amsterdam, 51-57.
- SUZUKI, Y. & BERGSTRÖM, J. 1999. Trilobite taphonomy and ecology in Upper Ordovician carbonate buildups in Dalarna, Sweden. *Lethaia*, 32, 159-172.
- UNAL, E. & ZINSMEISTER, W.J. 2006. Earliest record of sheltering strategy for predator avoidance from the Early Cambrian of the Marble Mountains, California. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, Philadelphia, 38 (7), 550.
- VALENT, M., FATKA, O., MICKA, V. & ŠINAGL, M. 2008. Hyoliths with entombed trilobites – cryptic behavior of trilobites? In: Rábano, I., Gozalo, R. & García Bellido, D. (eds.), *Advances in trilobite research*. Cuadernos del Museo Geominero, 9, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 411–413.
- VALLON, L.H., RINDSBERG, A.K. & BROMLEY, R.G. 2016. An updated classification of animal behaviour preserved in substrates. *Geodinamica Acta*, 28 (1-2), 5-20.
- VERDE, M., UBILLA, M., JIMÉNEZ, J.J. & GENISE, J.F. 2007. A new earthworm trace fossil from paleosols: Aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 243, 339–347.
- VERMEIJ, G. 1987. *Evolution and escalation. An ecological history of life*. Princeton Univ. Press, Princeton, 527 pp.
- WOLLASTON, T.V. 1878. *Testacea Atlantica or the land and freshwater shells of the Azores, , Madeiras, Salvages, Canaries, Cape Verdes, and Saint Helena*. Londres, s.n.