

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

REGISTRO ANGIOSPÉRMICO EOCRETÁCEO DO MEMBRO
CRATO, FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NE DO
BRASIL: INTERPRETAÇÕES PALEOAMBIENTAIS,
PALEOCLIMÁTICAS E PALEOFITOGEOGRÁFICAS

Fabíola Fabrício Braz

Orientadora: Profa. Dra. Mary E. C. Bernardes-de-Oliveira

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica

SÃO PAULO
2012

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**“REGISTRO ANGIOSPÉRMICO EOCRETÁCEO DO MEMBRO
CRATO, FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NE DO
BRASIL: INTERPRETAÇÕES PALEOAMBIENTAIS,
PALEOCLIMÁTICAS E PALEOFITOGEOGRÁFICAS”.**

FABÍOLA FABRÍCIO BRAZ

Orientador: Profa. Dra. Mary Elizabeth Cerrutti Bernardes Oliveira

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

COMISSÃO JULGADORA



Nome

Assinatura

Dra. Mary Elizabeth Cerrutti B. Oliveira
(Orientador)

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Mary Elizabeth Cerrutti B. Oliveira', written over a horizontal line.

Dr. Roberto Iannuzzi
(UFRGS)

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Roberto Iannuzzi', written over a horizontal line.

Dra. Tânia Lindner Dutra
(UNISINOS)

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Tânia Lindner Dutra', written over a horizontal line.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**REGISTRO ANGIOSPÉRMICO EOCRETÁCEO DO MEMBRO
CRATO, FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NE DO
BRASIL: INTERPRETAÇÕES PALEOAMBIENTAIS,
PALEOCLIMÁTICAS E PALEOFITOGEOGRÁFICAS**

FABÍOLA FABRÍCIO BRAZ

Orientadora: Prof.^a Dra. Mary E. C. Bernardes-de-Oliveira



DEDALUS - Acervo - IGC



30900031465

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOQUÍMICA E GEOTECTÔNICA

SÃO PAULO

2012

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**REGISTRO ANGIOSPÉRMICO EOCRETÁCEO DO MEMBRO
CRATO, FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NE DO
BRASIL: INTERPRETAÇÕES PALEOAMBIENTAIS,
PALEOCLIMÁTICAS E PALEOFITOGEOGRÁFICAS**

FABÍOLA FABRÍCIO BRAZ

Orientadora: Prof.^a Dra. Mary E. C. Bernardes-de-Oliveira



Dissertação Apresentada ao Instituto de
Geociências da Universidade de São Paulo para
Obtenção do Grau de Mestre em Ciências

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOQUÍMICA E GEOTECTÔNICA

SÃO PAULO

2012

DEDICATÓRIA

Dedico este meu trabalho a meus familiares os próximos e os mais distantes que tornaram possível continuar nesse caminho acadêmico diante de tantas tribulações enfrentadas na vida familiar, deixando expresso que a família é o bem maior que alguém leva consigo e independente da distância, como falava minha querida avó Rosa Silva Fabrício. Somos a nossa linhagem e a nossa cultura, tenho orgulho de tê-los como exemplo de vida, luta, perseverança, dignidade e honra e que apesar da tragédia que se abateu sobre nossa família, estivemos unidos e saímos fortalecidos. Dedico este trabalho *in memoriam* dos saudosos, amados e Inesquecíveis entes queridos: Maria Lúcia Fabrício Braz; Antônio Severiano de Souza Braz; Rosa Silva Fabrício e Roselma Ramos Gomes Cerqueira. Muito obrigada por permitirem que eu convivesse com vocês.

Ao meu Querido Mário Francisco Renesto que nunca mediu esforços para que eu conseguisse alcançar meus objetivos, sempre presente em todas as etapas deste trabalho e que apesar de ter como profissão a advocacia demonstrou com excelência ser um biólogo e um paleontólogo nato, deixando aqui neste trabalho e nos congressos em que participei, registros de suas fotografias de interação inseto-planta e de outras estruturas, e que mesmo quando me ausentava em viagens, me faziam lembrar e rir desses momentos tão prazerosos e de demonstrações tão sinceras do seu amor, cuidado e carinho.

AGRADECIMENTOS

Desejo externar meus sinceros agradecimentos a todas as pessoas que diretamente ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, a ordem em que este rol de pessoas estão dispostas não se refere a importância de seu auxílio, mas pelo fato de não ser possível colocá-las lado a lado. Ressalto que minha estima por todos é de igual teor. Algumas nem imaginam como foi de suma importância seu apoio durante o caminho, nem sabem que deixaram algo comigo que contribuiu para o meu amadurecimento acadêmico, profissional e pessoal, e para a elaboração e conclusão desta dissertação. Agradeço gestos e ações, enfim, muito obrigada, por permitirem compartilhar de sua companhia durante este período de aprendizagem.

À FAPESP (PROCESSO nº 2008/02242-3) por acreditar no projeto e pela concessão da bolsa de estudo, a qual permitiu a dedicação integral na elaboração desta pesquisa, viagens a área de estudo (bacia do Araripe) os trabalhos de campo, visitas técnicas a coleções depositárias em vários estados, Rio de Janeiro, Salvador, Pernambuco e Ceará, estágios e a participação em Congressos, e a conclusão deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade de São Paulo e ao PAE (Programa de Aperfeiçoamento de Ensino), por conceder-me bolsa de Estágio Supervisionado, no decorrer da elaboração desta dissertação onde pude auxiliar os professores titulares das respectivas disciplinas em aulas práticas, teóricas e de campo, possibilitando-me um treinamento ímpar e aprimorando meus conhecimentos na área acadêmica.

Agradeço a minha orientadora, Profa. Dra. Mary E. C. Bernardes-de-Oliveira, por ter acreditado nesse projeto e por empenhar-se comigo, neste trabalho, ausentando-se por diversas vezes do convívio com seus familiares, em feriados e finais de semana, e em viagens a campo, com total dedicação e amor a Paleobotânica, por seu apoio e incentivo e admirável paciência e pelas sugestões e críticas construtivas.

À Profa. Dra. Maria Judite Garcia, Chefe do Laboratório de Palinologia e Paleobotânica da Universidade de Guarulhos, pelo apoio e incentivo a esta pesquisa, sempre presente e atuante em todos os momentos, com a sua habitual simpatia em auxiliar essa sua ex-aluna ou eterna aluna.

Ao prof. Dr. José Rubens Pirani, do Departamento de Botânica do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, por elucidar dúvidas em relação as fanerógamas e e pteridófitas atuais.

À Profa. Dra. Verônica Angyalossy, do Departamento de Botânica do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, pelas sugestões acerca dos estudos das fanerógamas atuais.

Ao Pesquisador Dr. Osny Tadeu de Aguiar, do Instituto Florestal de São Paulo da Secretaria do Meio Ambiente - Governo do Estado de São Paulo - Divisão de Dasonomia – Seção de Madeiras e Produtos Florestais – Herbário – pelo apoio a esta pesquisa, permitindo estagiar nas dependências do setor de Dasonomia e Herbário, bem como, trabalhos de campo, onde foi possível de forma prática observar e identificar as famílias atuais de fanerógamas, sua ecologia seja em seu habitat, seja no reconhecimento de exemplares botânicos herborizados, possibilitando, através do estudo do atual reconhecer características dos fitofósseis, bem como a interação inseto-planta.

Ao Pesquisador Dr. João Baitello, do Instituto Florestal de São Paulo - da Secretaria do Meio Ambiente do Governo do Estado de São Paulo - Divisão de Dasonomia – Seção de Madeiras e Produtos Florestais – Herbário – pelo apoio a esta pesquisa, através de críticas construtivas e empréstimo de livros e material didático pertinente a elaboração e conclusão deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Antônio Rocha Campos, pelo carinho, apoio, incentivo, sugestões, críticas e pela cordial doação de seus exemplares de paleobotânica e paleontologia que foram muito importantes para o meu amadurecimento acadêmico e utilizados nesta dissertação.

Ao Prof. Dr. Setembrino Petri, pela atenção e carinho durante a elaboração deste trabalho pelas sugestões e empréstimos de artigos, e suas criticas sempre construtivas.

Aos Profs. Drs. Thomas Rich Fairchild e Juliana de Moraes Leme Basso, por permitirem o uso dos equipamentos do Laboratório de Estudos Paleobiológicos do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Ao Dr. Isaac Jamil Sayed, incansável na análise e auxílio na observação do material sob Microscopia Eletrônica de Varredura.

Ao Prof. Dr. Daniel Atencio, Supervisor do Laboratório de Difração de Raio -X do Departamento de Mineralogia e Geotectônica – GMG da Universidade de São Paulo, pelas análises de difração de Raio -X, utilizadas neste trabalho.

À Profa. Dra. Alcina Magnólia Franca Barreto, Coordenadora do Laboratório de Paleontologia do DGEO/UFPE, Professora Adjunta do Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco, por sua gentileza em permitir visita técnica ao Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco (DGEO/UFPE) e consulta a coleção Científica Paleontológica da Universidade Federal de Pernambuco, onde estão depositados alguns exemplares de fitofósseis da Formação Santana, Membro Crato da bacia do Araripe (CE).

Ao Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho, do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, pela permissão à visita técnica ao acervo paleobotânico pertencente a Coleção da Universidade Federal do Rio de Janeiro (RJ), e à utilização de material fitofossilífero da Formação Santana, Membro Crato, cedido por empréstimo à Universidade de São Paulo, e pela sempre cordial atenção dispensada.

Ao Prof. Dr. Marcelo de Araújo Carvalho, Departamento de Geologia do Museu Nacional do Rio de Janeiro da Universidade Federal do Rio de Janeiro pela autorização de visita técnica ao acervo da Coleção de Paleobotânica do Museu (UFRJ).

Ao Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva, Diretor do Museu de Paleontologia - Universidade Regional do Cariri – URCA – Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, Estado do Ceará, por permitir visita técnica ao acervo do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri e pelo empréstimo de material fitofossilífero pertencente à Formação Santana Membro Crato, utilizado nesta dissertação.

À Srta. Paula Correia Nuvens, Coordenadora do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, por assessorar durante visita técnica às coleções fitofossilíferas da Formação Santana Membro Crato.

À Geóloga e amiga Morgana Drefahl, Coordenadora do Museu Geológico da Bahia Secretaria da Indústria, Comércio e Mineração do Estado da Bahia – SICM / Superintendência da Indústria e Mineração –SIM /Museu Geológico da Bahia –MGB, por permitir visita técnica ao acervo do Museu de Paleontologia da Bahia.

Ao Geólogo Artur Ferreira Gomes de Andrade, Chefe do Escritório Regional/Crato - Departamento Nacional de Produção Mineral – Ministério de Minas e Energia –

Superintendência do DNPM/CE, por sua incondicional colaboração nesta dissertação através de auxílio nos trabalhos de campo nas pedreiras locais, e por permitir visitas técnicas ao acervo do Museu de Paleontologia e Paleobotânica do DNPM do Crato, bem como pelo empréstimo de material angiospérmico da Formação Santana, Membro Crato, utilizado nesta pesquisa e que tem como fiel depositária a Universidade de São Paulo (USP).

À Querida amiga Giselle Utida, que sempre se fez presente e atuante em todas as fases desta pesquisa, e ainda, pela assessoria técnica na elaboração e confecção das figuras aqui apresentadas.

A todos os colegas e amigos que contribuíram no desenvolvimento desse trabalho, através da troca de experiências acadêmicas nas disciplinas que cursamos juntos, nas viagens de campo e nos estágios supervisionados (PAE); uma boa lembrança das inúmeras horas na companhia de vocês.

Ao Sr. Manuel de Jesus Souza; Sr. Marco Antônio Florêncio e Sr. Clodoaldo Machado Alcantara, todos prestativos e atenciosos na resolução dos problemas técnicos ocorridos no Laboratório de Paleobotânica da USP, durante o tempo de confecção deste trabalho.

Aos Funcionários do Serviço de Pós-Graduação do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, que durante a vigência desse estudo estiveram presentes, não apenas como funcionários mas amigos, em especial aos queridos Ana Paula Cabanal, Magali Poli Fernandes Rizzo e Tadeu Caggiano.

Ao Técnico de Informática Bruno de Assis Pereira dos Santos, pelos sempre prestativos serviços e pela paciência e acessória técnica.

Ao Erickson Zanon, do Departamento de Informática, que me socorreu quando dos inevitáveis obstáculos da informática.

À Srta. Ivone C. Gonsales responsável pelo acervo do Laboratório de Paleontologia Sistemática do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, pelo empréstimo de amostras usadas neste trabalho.

Ao Sr. Elcio Macias de Mello, Professor de Fotografia da Universidade Guarulhos, pelo trabalho fotográfico.

Ao Querido Primo, Washington do Nascimento Cerqueira, por estar sempre presente nos momentos importantes.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica da Universidade de São Paulo. Ao PAE (Programa de Aperfeiçoamento de Ensino) da reitoria da USP em conceder-me bolsa de Estágio Supervisionado, no decorrer do curso de Pós-Graduação. Esse Programa possibilitou-me um treinamento ímpar e aprimoramento de meus conhecimentos, na área acadêmica e didática, enquanto auxiliava docentes de diferentes disciplinas em suas aulas práticas.

EPÍGRAFE

Eu acredito em Deus Eu acredito em milagres. Acredito no poder do Amor, que rompe barreiras em todas as esferas, sem distinções de raças, credo, cor e espécies, sem necessidade de idiomas traduzíveis. Se o Amor não fosse à força maior que rege o universo, como explicaríamos a comunicação entre os seres humanos e os animais? Acredito no Amor incondicional e soberano, mesmo que ainda persista o mal... Acredito que sempre prevalecerá à justiça, seja a dos homens ou a de Deus, e que o bem vencerá o mal! Eu Acredito...

Fabíola Fabrício Braz

RESUMO

Braz, F.F. **Registro Angiospérmico Eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil:** interpretações paleoambientais, paleoclimáticas e paleofitogeográficas. 229p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo.

Este trabalho tem por escopo examinar fitofósseis angiospérmicos encontrados nos calcários laminados neaptianos (Andar Alagoas) do Membro Crato, Formação Santana, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Esta formação conhecida, mundialmente, pelo seu rico e diversificado conteúdo fossilífero e sua, no geral, excelente preservação, em alguns casos até mesmo com estruturas tridimensionais preservadas, é considerada um *Fossil Lagerstätten* que, do ponto de vista paleobotânico, documenta um momento especial da evolução angiospérmica (primeira diversificação do grupo), em uma situação paleogeográfica também especial (zona paleoequatorial árida). O material fitofossilífero que possibilitou a referida pesquisa pertence a acervos de diferentes museus paleontológicos e instituições científicas: Distrito do Crato, do Departamento Nacional da Produção Mineral; Museu Paleontológico de Santana do Cariri, da Universidade Regional do Cariri (CE), bem como do Instituto de Geociências e do Museu Nacional, ambos da Universidade Federal do Rio de Janeiro; além daquele material pertencente à própria Coleção *Murilo Rodolfo de Lima* do IGc-USP. A coleção estudada consiste de 17 espécimes, na forma de folhas isoladas ou conectadas, pertencentes a prováveis angiospermas basais do grupo ANITA (Ninfeales, Austrobayales), Chloranthales e Magnoliales. Alguns espécimes inicialmente incluídos como angiospermas são descritos como pertencentes a Divisão Pteridophyta, devido a presença de estruturas morfoanatômicas desse grupo. A análise desse material do ponto de vista tafonômico, taxonômico, morfográfico e do registro das interações de seus indivíduos com outros organismos, possibilitou interessantes conclusões. Em alguns espécimes, a interação das plantas com outros organismos foi detectada e classificada como marcas de alimentação, sucção, oviposição, galhas, etc. Tentativas de correlação dessas estruturas com seus possíveis agentes são levantadas considerando a paleoentomofauna do Crato e as interações entre insetos e plantas viventes, demonstrando a co-evolução destes organismos. Evidências fornecidas anteriormente pela sedimentologia, bem como, pela associação fitofossilífera e pela interação inseto-planta, permitiram inferir um paleoambiente de vida continental, com comunidades alóctones, para-alóctones e autóctones, preservadas num ambiente de deposição lacustre. A paleoflora do Crato é composta, principalmente, por espécimes com características xerofíticas e xeromórficas, sugerindo um clima quente e semi-árido para a região, naquela época. Essas evidências paleoclimáticas, fornecidas pelos macrofitofósseis, são corroboradas por estudos prévios sobre a afinidade botânica de seus componentes paleopalínológicos.

PALAVRAS-CHAVE: angiospermas eocretáceas, paleoflora do Crato, paleoflora equatorial árida, interação inseto-planta

ABSTRACT

Braz, F.F. **Angiosperms Record from the Early Cretaceous Crato Member, Santana Formation, Araripe Basin, NE Brazil:** paleoenvironmental, paleoclimatic and paleophytogeographic interpretations. 229p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo.

The scope of this research was to examine the angiosperm phytofossils found in Neoptian laminated limestones (Alagoas Stage) Crato Member, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. This Formation is worldwide known for its rich and diverse fossil content of excellent preservation, in some cases including three-dimensional structures. It is therefore considered a typical *Fossil Lagerstätten*, from the paleobotanical point of view, documenting a special interval in the evolution flowering plant (initial diversification of the group) occurred in a special paleogeographic situation (paleoequatorial arid zone). The phytofossiliferous material studied belongs to the paleontological collections from different museums and scientific institutions as follows: Distrito do Crato, do Departamento Nacional da Produção Mineral; Museu Paleontológico de Santana do Cariri, da Universidade Regional do Cariri (CE), Instituto de Geociências e do Museu Nacional, from the Universidade Federal do Rio de Janeiro; Coleção Científica do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. The material belongs to IGc-USP Scientific Collection Dr. Murilo Rodolfo de Lima. Total specimens consist of 17 specimens including isolates and connected leaves belonging to the basal angiosperm, probably assignable to the group ANITA (Ninfeales and Austrobayales), Chloranthales e Magnoliales. Some specimens initially included as angiosperms are described as belonging to the Division Pteridophyta, as shown by presence of morphoanatomic structures this group. Analysis of this material in terms of taphonomy, taxonomy, and morphogrfic allowed the identification of evidences interactions of plants with other individuals. In some plant specimens, interactions of plants with other organisms were detected and identified as feeding structure, suction, oviposition, galls, etc. Attempts to correlat these structures with their possible agents are discussed of the Crato paleoentomofauna. Interactions among insects and living plants, demonstrate possible coevolutions of these organisms. Evidence previously provided by the sedimentology, paleoflora and, insect-plant interactions, allowed us to infer a continental setting paleoenvironment, with communities of para-allochtonous and autochthonous elements preserved in a lacustrine depositional environment. The Crato paleoflora consists mainly of specimens with xerophytic and xeromorphic characteristics, suggesting a warm and semi-arid climate condition. These paleoclimatic evidence is provided by macrophytofossils and are corroborated by studies of the botanical affinity of the its paleopalynological components.

KEY-WORDS: eocretaceous angiosperms, Crato paleoflora, arid equatorial paleoflora, insect-plant interaction.

Lista de Ilustrações

	Título	p
Figura 1	Mapa paleogeográfico do Eocretáceo indicando a área equatorial árida a semi-árida do Gondwana Setentrional. Modificado de Vakrameev (1991)	10
Figura 2	Cladograma mostrando relações filogenéticas dos grupos angiospérmicos presentes na Flora do Crato. Extraído de Mohr et al (2007), com base em APG II (2003).....	11
Figura 3	Ramo folioso de Gnetales, Bacia do Araripe, Formação Santana, Membro Crato. Foto: F.F. Braz.....	17
Figura 4	Cladograma com as relações entre as ordens de Angiospermas. Extraído de APG III (2009)	23
Figura 5	<i>Archaeofructus</i> , o registro de fragmento de angiosperma mais antigo. a) Reconstrução de <i>A. sinensis</i> . b) Exemplar de <i>A. liaoningensis</i> , escala 3,5 cm. Adaptado de Taylor et al. (2009).....	28
Figura 6	Mapa paleogeográfico simplificado do sul da Laurasia e norte do Gondwana, no final do Aptiano, ao redor de 115Ma com ocorrência de <i>Klizschophyllites flabellatus</i> na paleoflora de 1) Formação Abu Ballas, Egito; 2) Formação Chenini, Tunísia; 3) Leiria, Portugal; 4) Formação Santana, Membro Crato, Brasil; 5) Formação Codó, Brasil. Extraído de Mohr et al. (2006a)	29
Figura 7	Mapa de Biomas ou Paleoclimas Aptiano. Mapa paleogeográfico do Eocretáceo indicando a área equatorial árida a semi-árida do Gondwana Setentrional. Modificado de Vakhrameev (1991) e de Erbarcker et al. (2001).....	31
Figura 8	Evidências de fitofósseis indicando maior diversificação das angiospermas a partir de 140 Ma. Primeiros registros datam do início do período Cretáceo com uma rápida radiação e diversificação no Mesocretáceo (Barrett & Willis, 2001; Willis & McElwain, 2002; Mohr et al., 2006; Bernardes-de-Oliveira et al., 2007; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011). Extraído de Willis & McElwain (2002).....	33

Figura 9	Ciclo reprodutivo das angiospermas modernas. Extraído de Taylor et al. (2009).....	35
Figura 10	Modificações das feições morfoanatômicas foliares e provável situação paleoecológica registradas ao longo do Cretáceo. Extraído de Willis & McElwain (2002).....	38
Figura 11	Características foliares e de grãos de pólen das angiospermas eocretáceas descritas para o Grupo POTOMAC. Extraído de Hickey & Doyle (1977)	44
Figura 12	Ocorrência das ordens de insetos descritas para o Membro Crato. Adaptado de Menon & Martill (2007).....	49
Figura 13	Mapa de localização da bacia do Araripe, NE, Brasil. Modificado de Martill <i>et al.</i> (2007)	55
Figura 14	Mapa geológico da bacia do Araripe, NE, Brasil. Extraído de Assine (2007).....	56
Figura 15	Mapa das feições estruturais da Bacia do Araripe, NE, Brasil. Modificado de Ponte (1996)	57
Figura 16	Perfil do Poço 2-AP-1-CE (FUP = Granodecrescência ascendente). Extraído de Assine (2007).....	62
Figura 17	Principais propostas litoestratigráficas para a bacia do Araripe.....	63
Figura 18	<i>Iara iguassu</i> (GP3T 2431) descrita por Fanton et al (2006) associada ao peixe <i>Dastilbe elongatus</i> , indicado pela seta, do Membro Crato.....	67
Figura 19	Biozoneamento da Formação Santana com base em dados palinomórficos e de ostracodes. Modificado por Antonietto (2010), de Coimbra et al. (2002) e Assine (2007).....	70
Figura 20	Reconstituição paleoambiental do Membro Crato com ênfase na distribuição da microflora. Extraído de Sucerquia (2007), modificado de Neumann (1999).....	74
Figura 21	Calcários laminados lacustres, neoptianos do Membro Crato. Área de extração de calcários laminados na Mina Pedra Branca, no município de Crato, Ceará, NE, Brasil.....	81

Figura 22	Gráfico de difração de raio-X de nódulos incarbonizados do espécime GP/3E-6050, demonstrando ausência de compostos orgânicos.....	103
Figura 23	Composição da Paleoflora do Crato segundo dados de Mohr & Friis, (2000).....	114

Lista de Quadros

	Título	p
Quadro 1	Divisão do mesofítico baseada em Krassilov (1987) e Ogg et al. (2010). Extraído de Bernardes-de-Oliveira et al. (2007) com modificações segundo LAWG (1999).....	30
Quadro 2	Morfotipos foliares angiospérmicos descritos para os exemplares estudados do Membro Crato, Bacia do Araripe, NE, Brasil. Tipos de danos segundo Labandeira et al. (2007) (Prancha XXIX e XXX).....	117
Quadro 3	Lista de insetos que causam danos às Nymphaeaceae. Baseado em Center <i>et al.</i> (2002).	120
Quadro 4	Correlação entre danos dos fitofósseis e insetos e seus aparelhos bucais. Tipos de danos descritos nos espécimes estudados, segundo Labandeira et al. (2007) ¹ (Pranchas XXIX e XXX) e sua correlação com os tipos de aparelhos bucais das ordens de insetos atuais, segundo Gallo et al. (2002) ² , que são encontrados no Membro Crato.....	121

Lista de Tabelas

	Título	p
Tabela 1	Tabela de táxons descritos para o Membro Crato.....	40
Tabela 2	Área foliar dos respectivos morfotipos.....	91

SUMÁRIO

	p
Dedicatória	
Agradecimentos	
Epígrafe	
Resumo	1
Abstract	2
Lista de Ilustrações	3
Lista de Quadros	6
Lista de Tabelas	6
Sumário	7
Capítulo I	10
Capítulo II	14
Introdução: Objetivos e Justificativas do Estudo.....	10
A Importância Das Angiospermas No Período Eocretáceo: Estágio Evolutivo, Distribuição Fitogeográfica, Paleoecologia Angiospérmica Eocretácea, Importância Das Angiospermas Na Paleoflora Do Crato. Retrospectiva Histórica Do Estudo Da Paleoflora Do Crato.....	14
Generalidades.....	14
Origem e evolução das Angiospermas.....	16
A Classificação das Angiospermas.....	20
O Grado das Angiospermas Basais (Grupo ANITA)	24
O Registro Fóssil das Angiospermas.....	25
A Paleoflora angiospérmica Eocretácea.....	28
A Paleoflora do Crato num contexto geral.....	39
Retrospectiva Histórica do estudo da Paleoflora do Crato....	42
Retrospectiva Histórica das Pesquisas na Paleoflora do Crato.....	45
A flora aquática da Formação Crato.....	46
Capítulo III	48
Insetos da Formação Santana, Membro Crato.....	48
Considerações sobre os insetos aquáticos e fitófagos da Formação Santana, Membro Crato.....	48

	Interação de insetos e plantas.....	52
Capítulo IV	Síntese Geográfica e Geológica da Bacia do Araripe.....	54
	Geologia da Bacia do Araripe.....	54
	Arcabouço Estrutural da Bacia do Araripe.....	56
	Arquitetura Geral da Bacia do Araripe.....	57
	Evolução Tectônica da Bacia do Araripe.....	58
	Litoestratigrafia da Bacia do Araripe.....	60
	Formação Santana	64
	Membro Crato.....	65
	Biozoneamento da Formação Santana Membro Crato e sua Idade.....	68
	Paleoambiente.....	71
	Paleoclima.....	72
	Paleoambiente Depositional e Paleoecologia do Membro Crato.....	74
	Paleogeografia.....	76
	Aspectos Tafonômicos.....	77
	Importância da Bacia do Araripe em termos paleontológicos e a diversidade fossilífera do Membro Crato.....	78
	As minas de extração.....	80
	Museu.....	83
Capítulo V	Material e Métodos	85
	Métodos de Estudo.....	85
	Métodos de Campo.....	85
	Métodos de Laboratório.....	88
	a) Preparação mecânica do Material.....	88
	b) Métodos Ópticos.....	88
	c) Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV).....	89
	d) Análises de Difração de Raio X.....	89
	Métodos de gabinete.....	90
	Comparações e descrições.....	90

	Levantamento do conhecimento prévio da Paleoflora e Paleoentomofauna do Membro Crato.....	90
Capítulo VI	Resultados Obtidos.....	91
	Morfotipos Foliares Angiospérmicos da Paleoflora do Crato.....	91
Capítulo VII	Discussões.....	114
	Composição paleoflorística angiospérmica.....	115
	Interação inseto-planta.....	118
	Inferências Paleoambientais e Paleoclimáticas.....	122
Capítulo VIII	Conclusões.....	126
	Referências Bibliográficas.....	129
	PRANCHAS.....	159
	ANEXOS.....	219

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO: Objetivos e Justificativas do Estudo

A Flora do Crato tem sua importância por conter elementos florísticos de uma das raras paleofloras equatoriais áridas eocretáceas conhecidas, com excelente preservação, e por estar situada em área geográfica crucial no quadro da evolução das angiospermas e interações dos ecossistemas eocretáceos nas regiões paleoequatoriais (“Província Florística Equatorial Árida” de Vakhrameev, 1991), conforme Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2002 e 2007) (Figura 1).

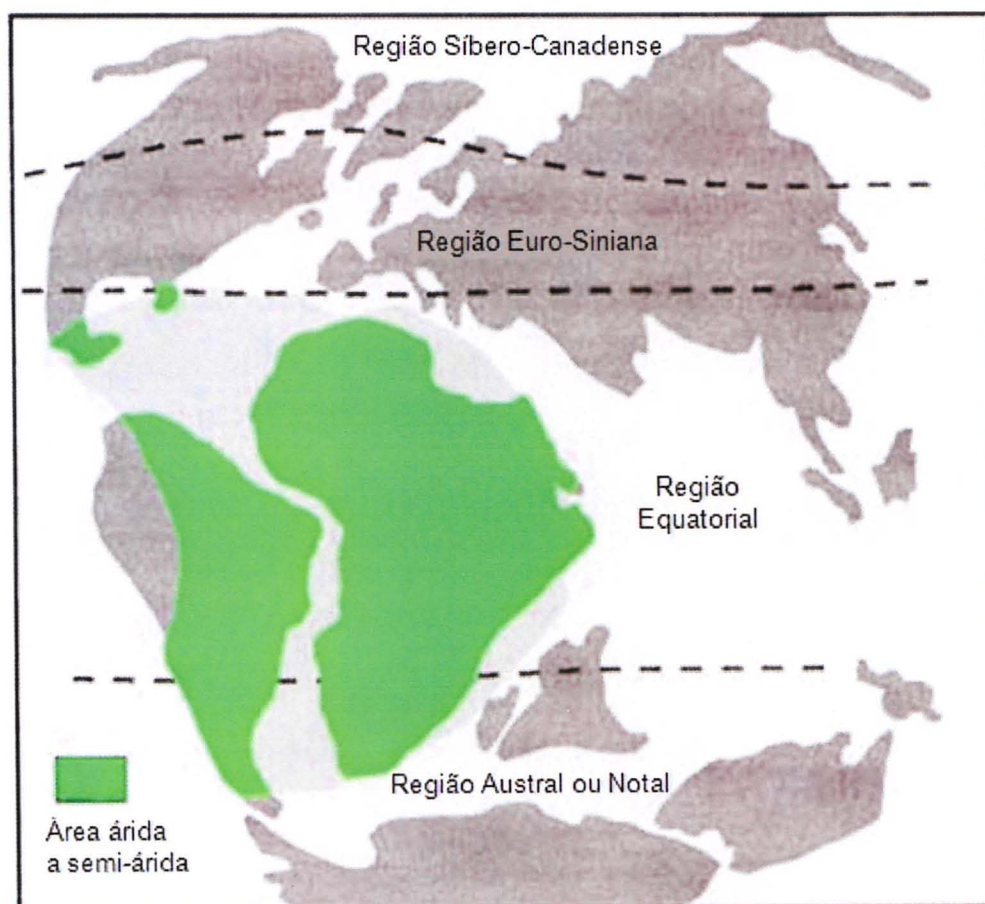


Figura 1. Mapa paleogeográfico do Eocretáceo indicando a área equatorial árida a semi-árida do Gondwana Setentrional. Modificado de Vakhrameev (1991).

Segundo Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2007) e Mohr *et al.* (2007), considerando-se a idade eocretácea dessa paleoflora, o componente angiospérmico é muito diversificado. A maioria dos taxa pertence às angiospermas basais (magnoliídeas), mas há também representantes das monocotiledôneas e das eudicotiledôneas, exibidos na Figura 2.

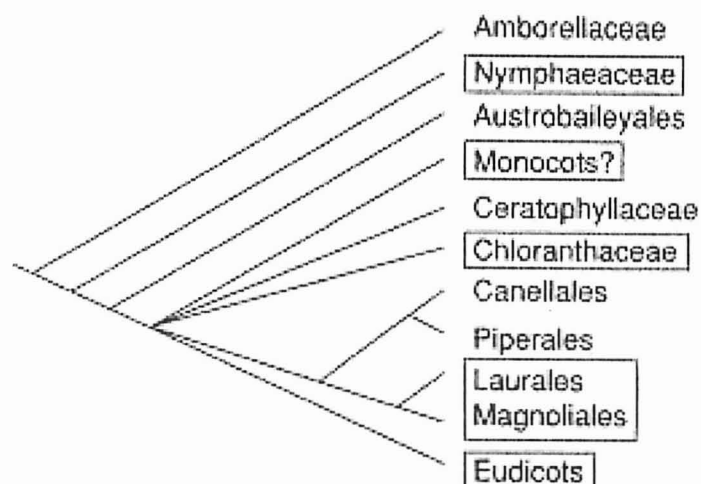


Figura 2. Cladograma mostrando relações filogenéticas dos grupos angiospérmicos presentes na Flora do Crato. Extraído de Mohr *et al.* (2007), com base em APG II (2003).

No Brasil o registro de macrofósseis vegetais em sedimentos eocretáceos é considerado escasso, em comparação aos registros de outras localidades no Hemisfério Norte. Na Formação Santana, Membro Crato as impressões e contra-impressões nos calcários laminados ocorrem por substituição tipo: calcificação, limonitização e/ou goetização, sendo considerado como “Konservat-Lagertätte”, devido a sua ótima preservação, diversidade e por conter vários fósseis em formas tridimensionais.

Esse registro fossilífero rico em diversidades de espécies, é conhecido mundialmente, representa a implantação de um sistema lacustre composto provavelmente por vários corpos de água, possivelmente amplos, e rasos, onde ocorrem registros da fauna e flora predominante neste período geológico, entre esses registros são encontrados ostracodes, conchostráceos, insetos (grupo abundante), aracnídeos, bivalves, gastrópodes, actinoptérígios, anuros, crocodilos, pterossauros, lagartos, aves, coprólitos, algas, pteridófitas, gimnospermas, angiospermas, grãos de pólen e esporos (Neumann & Cabrera, 1999; Neumann *et al.*, 2002; 2003).

Dentre os clados basais, as Nymphaeales e Chloranthaceae estão documentadas como folhas isoladas e por plantas praticamente inteiras (Mohr *et al.* 2005; Mohr *et al.* 2007).

As Monocotyledonae aparecem representadas na associação por alguns táxons distintos: o primeiro, com morfologia foliar rara, *Klitzschophyllites flabellata* (Mohr & Rydin, 2002; Mohr *et al.*, 2006a) possuía fragmentos de ramos articulados com folhas flabeladas amplexicaules, de margem serrada, com glândulas possivelmente secretoras de sais, entre os dentes, de venação acródroma a paralelóidroma e uma ampla distribuição gondvânica (Mohr *et al.*, 2006 a,b). Um taxa próximo as Bromeliaceae, embora com distinções, está em estudos por Leme *et al.* (2005). Um terceiro taxa, de possível afinidade com monocotiledôneas aquáticas, é *Iara iguassu* (Fanton *et al.*, 2006 a,d). Outras formas de monocotiledôneas ainda aguardam estudo.

As magnoliídeas possivelmente são o grupo angiospérmico mais comum, representadas por frutos simples ou agrupados (carpelos presos a pedicelos), e por fósseis mais completos incluindo brotos e flores em conexão orgânica. Entre esses citam-se: *Araripia florífera* (Mohr & Eklund, 2003), possível membro extinto das Laurales ou membro da linhagem tronco lauraleana, ou ainda mais basal, constituindo parte da linhagem- tronco de Magnoliales e Laurales, dada sua forma foliar variável, com células de óleos eterais, pêlos sobre a lâmina foliar, hipanto em forma de taça profunda, com muitos órgãos florais arranjados helicoidalmente, como atualmente em Calycanthaceae.

Outra forma do grupo magnoliídeo é *Endressinia brasiliana* (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004), com folhas relativamente pequenas, com células de óleo eteral, exibindo detalhes de sua estrutura reprodutiva: flores hermafroditas com carpelos apocárpicos helicoidalmente arranjados e estaminódios largos com glândulas, interpretados como possíveis órgãos odoríferos que podiam desempenhar um papel importante na polinização. Pode ser ainda, uma forma irmã de Eupomatiaceae ou representar uma linhagem extinta ou morfologia de estaminódios convergentes.

Entre as possíveis famílias de Eudicotyledonae, estariam provavelmente presentes as Ranunculaceae, Nelumbonaceae e Platanaceae (Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2007; Mohr *et al.*, 2007; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011), todas ainda aguardando estudo.

Essa paleoflora teria vivido sob clima árido a semi-árido, conforme evidenciam suas características adaptativas xerofíticas e xeromórficas bem desenvolvidas, próximo a ou, no que se refere às angiospermas, parcialmente dentro de seu ambiente deposicional lacustre,

segundo o seu aspecto tafonômico, com muitas formas inteiras ou quase inteiras, sugerindo nenhum ou curto transporte.

Essa pesquisa teve por objetivo estudar as angiospermas aquáticas e terrestres eocretáceas, ocorrentes nos calcários laminados do Membro Crato, Formação Santana da bacia do Araripe dos seguintes pontos de vista: identificação taxonômica, caracterização morfo-anatômica, identificação de estruturas de interação inseto-planta, adaptações paleoambientais e paleoclimáticas, distribuições paleofitogeográficas e dar continuidade aos estudos paleobotânicos iniciados durante a vigência do Projeto FAPESP nº 03/09407-4, intitulado Estudo Paleoflorístico do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, coordenado pela docente Dra. Mary E. C. Bernardes-de-Oliveira.

Visando também contribuir para um conhecimento mais completo dessa paleoflora equatorial e um entendimento da diversidade das angiospermas basais e, se possível, identificar alguns caracteres ausentes nos grupos relictos vivos, mas que possam melhor esclarecer relações filogenéticas.

Esse estudo se justificou: a) pela importância do material fossilífero; b) pelo pouco conhecimento taxonômico de seus componentes angiospérmicos; c) pela disponibilidade de material fitofossilífero existente na coleção científica do IGc/USP e de outras coleções depositárias através de empréstimo ou doações; d) pela possibilidade de contribuir para um maior entendimento da diversidade das angiospermas basais e de identificar caracteres desconhecidos nos grupos relictos atuais, que possam melhor definir relações filogenéticas e e) pela presença da interrelação insetos-ninfealeanas, em documentário eocretáceo.

CAPÍTULO II

A importância das angiospermas no período Eocretáceo: estágio evolutivo, distribuição fitogeográfica, paleoecologia angiospérmica eocretácea, importância das angiospermas na paleoflora do Crato

Generalidades

Desde o surgimento da vida sobre a Terra, há aproximadamente 3,5 bilhões de anos, quase concomitantemente teve início o processo de evolução dos organismos fotossintetizantes, que como outros seres adaptaram-se a vida no continente, dando origem ao Reino Plantae.

Essa passagem dos organismos fotossintetizantes aquáticos, que dependiam exclusivamente de nutrientes da água e eram desprovidos de estruturas de sustentação, para um ambiente totalmente terrestre foi lenta, gradativa e contínua por milhões de anos, até que desenvolvessem estruturas adaptativas capazes de suportar as adversidades da vida fora do ambiente aquático. A seguir a trajetória adaptativa dos vegetais as mudanças paleoclimáticas e paleoambientais ocorridas na crosta terrestre influíram de forma direta na ocupação de nichos específicos ocasionando muitas extinções em diversas espécies vegetais nos diferentes períodos geológicos da Terra (Delevoryas, 1962; Allen & Briggs, 1989; Cleal & Thomas, 1999; Kemp, 1999; Mussa, 2000; Gensel & Edwards, 2001).

Numerosos autores (Archangelsky, 1970; Mendes, 1982; Mussa, 2000; Selden & Nudds, 2005) têm enfatizado que um dos eventos mais importantes na história da vida sobre a Terra foi a conquista do ambiente terrestre, pelas primeiras plantas, cujo registro data do intervalo médio final do Siluriano.

Os registros paleobotânicos desses primeiros vegetais revelam organismos de estruturas morfológicas e anatômicas e de condução simples, porte pequeno, constituído apenas de um eixo principal e desprovidos de folhas, o processo reprodutivo dependia exclusivamente do meio aquoso, com estruturas de fixação horizontais, semelhantes a rizomas, o que limita o desenvolvimento vertical, porém maximiza a condução de nutrientes.

A parte aérea vascularizada, com estruturas reprodutivas simples localizadas nas extremidades dos eixos, provavelmente ainda não possuíam meios muito eficientes de evitar a dessecação (Delevorias, 1962; Teixeira & Pais, 1976; Mussa, 2000; Ianuzzi & Vieira, 2005).

Com o deslocamento dos continentes, ocorreram mudanças climáticas e ambientais favorecendo em escala de milhões de anos a conquista e irradiação do continente pelos vegetais. O solo e as características atmosféricas (elevados níveis de CO₂ atmosférico) não eram ainda favoráveis (Barrett & Willis, 2001), e os nutrientes, também não deviam ser abundantes no continente, pois não havia ainda cobertura vegetal para gerar solo e matéria orgânica. Com a ausência da cobertura vegetal e o continente sendo varrido pelos ventos fortes (devido a exposição das rochas), esses vegetais pioneiros eram impedidos de atingir no início um porte maior e, sem uma quantidade significativa de solo, as raízes não poderiam se aprofundar e se fixar. Vencida essa etapa importante na conquista gradativa do continente, com a formação de paleossolos, foi possível às plantas desenvolver raízes para uma melhor fixação e obtenção de nutrientes, mas ainda enfrentavam a falta da camada de proteção contra o ozônio (Andrews, 1961; Archangelsk, 1970; Bold, 1972; Teixeira & Pais, 1976; Ferri, 1983; Raven et al., 1995).

A observação do documentário fitofossilífero e de suas estruturas no início muito simples, evoluindo para estruturas mais complexas e organizadas até as plantas vasculares atuais, permitiu acompanhar a trajetória dos vegetais, na conquista do continente, que paulatinamente tornou o ambiente terrestre favorável para os demais seres vivos (McAlester, 1969; Teixeira & Pais, 1976; Mendes, 1982; Thomas & Spicer, 1987; Allen & Briggs, 1989; Stewart & Rothwell, 1993; Collinson, 1999; Barrett & Willis, 2001; Taylor et al., 2009).

A vida e a evolução dos vegetais desde algas verdes pluricelulares até as plantas vasculares com flores e frutos atuais passando por formas consideradas muito simples e primitivas, até outras consideradas mais complexas, se faz por um processo que continua operando até hoje, através da seleção ambiental da variabilidade genética de caracteres, na qual aqueles menos adaptados a certos ambientes são eliminados, conforme mecanismo descrito por Darwin (1859) como seleção natural.

A diagnose ambiental realizada com base nos registros fossilíferos e no princípio do atualismo tornou-se uma ferramenta importante e muito utilizada na paleobotânica e paleontologia em geral, possibilitando acompanhar através do tempo geológico, em camadas

sedimentares de períodos distintos, a tolerância de alguns organismos continentais a diferentes concentrações de salinidade.

Estudos sobre o documentário fóssil das angiospermas tiveram grande impulso na segunda metade do século XX e ainda gozam de franco progresso. Inicialmente eram, no geral, estudos sobre os grãos de pólen por serem mais resistentes e abundantes. A seguir, desenvolveram-se as pesquisas com folhas fósseis eocretáceas, órgão vegetais encontrados em maior número no registro paleobotânico, em geral, devido a capacidade de algumas espécies vegetais serem caducifólias, técnica desenvolvida para poupar energia em períodos de stress (Hickey & Wolfe, 1975; Clayton & Coxon, 1999; Hickey & Doyle, 1977; Doyle & Endress, 2010). A partir dos anos 80, as pesquisas avançaram com a descoberta de flores fósseis eocretáceas, de tamanho muito reduzido, mas bem preservadas e frutos (Friis, 1983; Crane et al., 1986; Friis et al., 1986; Taylor & Taylor, 1993).

Origem e evolução das Angiospermas

Atualmente, as angiospermas possuem cerca de 460 famílias, que envolvem aproximadamente cerca de 260.000 espécies ou mais (Souza & Lorenzi, 2005). Apesar das plantas terrestres estarem evoluindo desde 450 Ma atrás, a história do surgimento das angiospermas é relativamente curta, aproximadamente 135 Ma (Willis & MacElwain, 2002). Este domínio teve início a aproximadamente 100 Ma (limite Eo-Neocretáceo), sua diversificação inicial foi pouco evidente e ampliou-se na era cenozóica, que é determinada como idade das Angiospermas (Bernardes-de-Oliveira et al., 2007).

Antes do Eocretáceo a evolução das angiospermas é um pouco controversa devido à falta de um registro geológico contínuo e confiável. Existem várias hipóteses que tentam justificar esse hiato na história paleontológica: a) ancestrais de angiospermas teriam evoluído em ambiente continental localizados em áreas de erosão montanhosas, onde não haveria um acúmulo significativo de sedimentos, impedindo os processos de preservação e fossilização; b) as primeiras angiospermas teriam evoluído de populações reduzidas, e próximas de grandes áreas de sedimentação, o que dificultaria o processo de fossilização, evento considerado raro, enquanto os ambientes mais propícios para a ocorrência desse fenômeno seriam ambientes próximos a água, ou dentro de corpos aquosos (Schopf, 1975; Iannuzzi & Vieira, 2005).

O registro paleobotânico é uma ferramenta importante nos estudos evolutivos, e empregado em interpretações paleogeográficas, paleoecológicas, paleoclimáticas e paleobiogeográficas, mas o seu registro geológico, em sua maioria, é de natureza fragmentária, o que dificulta a correta interpretação das afinidades botânicas e paleobotânicas de muitos dos espécimes fósseis encontrados em períodos geológicos distintos. Porém, para contrabalancear essa dificuldade, são utilizadas algumas ferramentas que auxiliam nesses estudos, como dados biomoleculares e genéticos (Qiu, et al., 1999; Barkmann et al., 2000; Qiu, et al., 2000; Algeo et al., 2001; Qiu, et al., 2005; 2006; 2007).

Estudos filogenéticos avançados tentam desvendar o mistério abominável, que segundo Darwin, ainda ronda sobre qual é o ancestral que deu origem as angiospermas. Plantas do mesozóico como as Bennettitales, Erdtmanithecales, Gnetales e Coniferales parecem estar mais intimamente relacionadas a elas (Barrett & Willis, 2001). Mas, características de maior afinidade botânica entre angiospermas e gimnospermas são encontradas no grupo das Gnetales (Figura 3) (Crane, 1996; Bowe et al., 2000; Bremer, 2000; Chaw et al., 2000; Barrett & Willis, 2001; Soltis & Soltis, 2004).

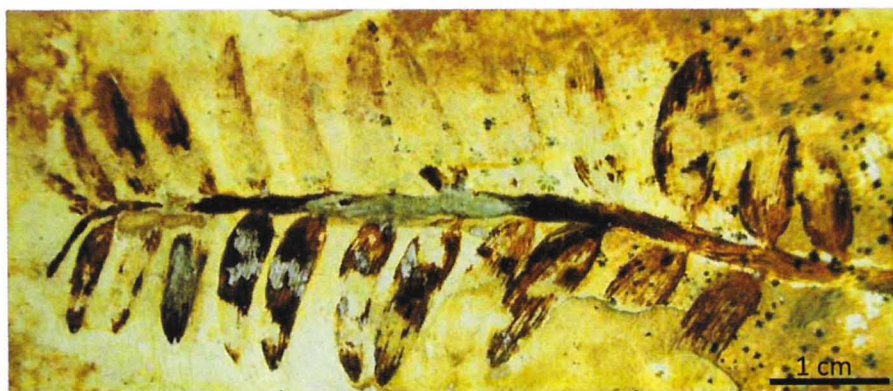


Figura 3. Ramo folioso de Gnetales, Bacia do Araripe, Formação Santana, Membro Crato. Foto de F.F. Braz de espécime sem número de registro do IGc-USP. Braz & Bernardes-de-Oliveira (2010).

O grupo pertencente às Bennettitales, que ocorreu do Triássico ao Neocretáceo, possui características como órgãos fundidos em esporângios. Foram plantas monóicas e apresentavam a produção de grãos de pólen, suas estruturas reprodutivas (foram consideradas flores), por assemelharem-se a estruturas florais, como as ocorrentes nas angiospermas. Considera-se também terem sido as pioneiras na polinização por insetos, porém são mais intimamente relacionadas às cicadáceas que as angiospermas (Karasawa, 2009).

No final do período Jurássico e início do Cretáceo (aproximadamente entre 130 Ma a 90 Ma, segundo Ogg et al., 2010), surgiu um grupo de plantas com sementes, mas que

atingiram o seu apogeu a aproximadamente 50Ma a 80Ma. As angiospermas também poderiam ser prováveis descendentes desse grupo (Crane et al., 1995; Soltis et al., 2002).

O grupo pertencente às Gnetaleanas está presente no registro fitofossilífero a milhares de anos, é precursor dos registros das primeiras angiospermas e parece estar mais próximo dessas, devido as características morfo-anatômicas (Barrett & Willis, 2001; Grimaldi & Engel, 2005).

Vários autores concluíram através de análises morfo-anatômicas e estudos moleculares a estreita relação entre Gnetales e Coniferales, e que as gnetaleanas podem ser consideradas como o grupo irmão das angiospermas atuais (Hansen et al., 1999; Samigullin et al., 1999; Bowe et al., 2000; Chaw et al., 2000).

A hipótese baseada em cladística sugere que as angiospermas formam um clado monofilético com gnetales, benetiales, pentoxylales e caytoniales, nesse contexto as angiospermas são o grupo-irmão para o clado monofilético de gnetales + benetiales + pentoxylales (Doyle & Donogue, 1986; 1992; Doyle, 1996; 1998) e grupo-irmão monofilético de gnetales (Crane, 1985), ou parafilético de gnetales (Nixon, et al., 1994; Barrett & Willis, 2001). As Caytoniales são um grupo tipicamente mesozóico (Krassilov, 1983).

Pesquisas em âmbito da filogenia molecular suportam a hipótese antófito e mostram evidências para a origem monofilética das gnetales, como o grupo-irmão mais próximo das angiospermas (Hamby & Zimmer, 1992; Stefanovic, et al., 2004).

Registros fósseis de Gnetales são comuns desde o Eocretáceo (Lima, 1978; Mohr & Friis, 2000; Wu, et al., 2000; Mohr et al., 2006a, b, c; Mohr et al., 2004), e grãos de pólen são atribuídos a esse grupo desde o eomesozóico. Existem atualmente apenas três gêneros distintos de Gnetales: o gênero *Ephedras* considerado como cosmopolita, com aproximadamente 35 espécies, que são extremamente adaptadas a climas secos, inclusive no sul do Brasil; o gênero *Welwitschia*, adaptado a climas áridos, encontrado atualmente apenas no deserto da Namíbia, na África; e o gênero *Gnetum*, melhor adaptado a ambientes mais úmidos e encontrado no Brasil (Amazônia). A polinização das Gnetales ocorre quando o vegetal segrega gotas pegajosas que são utilizadas para fixar os grãos de pólen, como também, para atrair insetos. Essa característica peculiar pode ter sido precursora da simbiose entre insetos polinizadores e as flores (Grimaldi & Engel, 2005).

Estudos estão sendo desenvolvidos para melhor esclarecer a origem e a ancestralidade das angiospermas e seus mecanismos de adaptação e evolução. A filogenia é uma das

ferramentas mais confiáveis na elucidação dessas relações de parentesco entre os fitofósseis e as angiospermas atuais (Crane, 1985; APG, 1998; Donoghue & Doyle, 1989; Doyle & Donoghue, 1992; Nixon et al., 1994; Bremer, 2000; Doyle & Endress, 2000; APG II, 2003).

Dentro dos vários métodos utilizados pelos cientistas para extrair informações desses vegetais, as análises através de microscopia ótica, também utilizam fragmentos vegetais que foram expostos a paleoincêndios (fusênio), processo semelhante à charcoalificação (lenha queimada), que tem auxiliado incrivelmente, devido à preservação de estruturas histológicas, importantes na filogenia (Friis et al., 1986; Drinnan et al., 1990; Nixon & Crepet, 1993; Friis et al., 1994; Crane & Herendeen, 1996; Crepet & Nixon, 1998; Gandolfo et al., 1998; Friis et al., 1999).

O método de análises das sequências de DNA dos cloroplastos e ribossomos de várias angiospermas tem proporcionado a identificação e a classificação das famílias das plantas com flores, permitindo uma leitura mais clara dos dados filogenéticos (Gillespie & Kress, 1997; APG 1998; Matthews & Donoghue, 1999; Qiu et al., 1999; Qiu et al., 2000; Savolainen et al., 2000; Soltis et al., 2000, 2005; Barkmann et al., 2000; Zanis et al., 2002; Iannuzzi & Vieira, 2005; Hasen et al., 2007).

Há diversos jazigos fitofossilíferos com espécimes de gimnospermas e angiospermas, em excelente preservação fossilífera (com formas tridimensionais) de idade cretácea, que permitem estudos mais acurados. Dentre estes de melhor preservação estão: Formação Yixian (da China) (Sun et al., 2002); Formação Santana, na Bacia do Araripe (Brasil) (Mohr & Friis, 2000, Mohr et al., 2006 a,b,c; Mohr et al., 2007; Mohr et al., 2008). Também ocorre o registro de uma delicada inflorescência preservada em âmbar de 90Ma (New Jersey), correspondendo a um dos primeiros registros da Família Fagaceae (Grimaldi & Engel, 2005).

Existem ainda poucos registros de âmbar no Cretáceo brasileiro, mas as resinas que compõem os âmbares são sintetizadas por aproximadamente 10% das famílias de plantas, e entre os tipos de árvores produtoras dessas resinas terpenóides a maioria são angiospermas (Langenheim, 1990). O primeiro registro dessa ocorrência no Cretáceo Inferior do Brasil foi no Membro Crato na bacia do Araripe (Castro et al., 1970) e também na bacia do Recôncavo (Pereira et al., 2006), onde diterpenóides originam-se, principalmente, de coníferas e triterpenóides, de angiospermas. Os maiores produtores de terpenóides são os vegetais superiores, e a presença de âmbar, nesse período, indica a ocorrência de uma paleoflora composta principalmente de árvores resinosas (Langenheim, 1990; Pereira et al., 2006).

A Classificação das Angiospermas

As angiospermas pertencem ao Reino Plantae, constituindo, atualmente, o clado das Angiospermas (APGII, 2003), onde aquelas com características mais basais pertencem ao grupo denominado (ANITA) e ou clado das Euangiospermas composto de: Magnoliídes + monocotiledoneas + eudicotiledoneas (APG I, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009).

A designação Angiosperma provém do Latim (*angio*=vaso e *sperma*=semente) e esse termo surgiu para distinguir e agrupar as plantas que guardavam suas sementes em frutos. Com o passar dos anos e aprimoramento das pesquisas, ocorreram diferenciação nos sistemas de classificação para as plantas com flores e frutos, que passaram por várias designações: subdivisão Angiospermae ou subdivisão Magnoliophytina ou classe Magnoliopsida ou ainda filo Magnoliophyta e atualmente, clado das Angiospermas (APGIII, 2009) (Figura 4).

As Magnoliophyta ocorrem em quase todas as latitudes e altitudes, com um domínio em quase todas as formações vegetais terrestres, podem ser desde ervas de poucos milímetros até árvores de mais de 100 metros, embora a maioria seja terrestre, algumas Magnoliophytas podem ser aquáticas. Estas primeiras evidências da presença das angiospermas no registro fóssil (Cretáceo Inferior) infere que elas tinham grão de pólen monossulcado, folhas simples com um padrão irregular de nervação reticulada pinada, porém os grão de pólen mais antigos são uniaperturados, difíceis de distinguir dos grãos de pólen das gimnospermas (Doyle & Donoghue, 1986).

Análises cladísticas pioneiras de plantas com sementes, incluindo os principais grupos fósseis obtiveram forte sustentação para a hipótese de monofiletismo das angiospermas com base nas autapomorfias do grupo (Doyle & Donoghue, 1986).

Entretanto questões sobre qual teria sido o provável grupo ancestral, e em que época e local ter-se-iam surgido às primeiras angiospermas continua sendo um tema controverso, devido a interpretação do registro fóssil ser fragmentário, apesar das datações bem confiáveis com base também em palinórfos.

Estudos botânicos a cerca de origem da flor plesiomorfa continuam atualmente, mas tiveram uma forte expressão no início do século XX, onde ocorreram duas hipóteses divergentes: a primeira é a Hipótese Pseudantial, onde as flores mais primitivas eram pequenas, unissexuais e anemófilas, possivelmente derivadas de estruturas reprodutivas unissexuais gimnospérmicas, possivelmente similares as de Gnetales; a segunda Hipótese

Euantial, que defende uma derivação da flor de angiospermas a partir do estróbilo uniaxial, também com polinização entomófila, neste as plantas viventes da ordem Magnoliales representam os protótipos desse padrão plesiomorfo, e encontrado em depósitos do Cretáceo, sendo o registro mais antigo as flores e frutos de *Archeanthus* (Dilcher & Crane, 1985).

A hipótese Pseudantial continua em discussão para tanto o problema fundamental tem sido a ausência de formas transicionais no registro fóssil, onde se torna difícil estabelecer a relação de um grupo ancestral gimnospermico confiável.

Essa ausência do registro fóssil é explicada por Takhtajan (1976) e Cronquist (1988) sugerindo ser decorrente do papel da neotenia ou heterocronia na origem das angiospermas, onde fenômenos observados em seres vivos, em relação a algumas estruturas que se desenvolvem precocemente ou permanecem juvenis, enquanto outras amadurecem em padrão normal num só indivíduo, talvez provocada por determinados genes reguladores que controlam a intensidade e período da função de genes considerados como estruturais.

Entre as possíveis ancestrais das Magnoliophyta estão as Pinophyta, as Cycadeoidophyta (Bennettitales), Gnetophyta (Chlamydospermae) e as Pteridospermales (Divisão Pteridospermophyta) embora se reconheça que seriam numerosas as modificações necessárias para converter qualquer pteridosperma conhecida em angiosperma, porém Takhtajan e Cronquist concordam que entre todos os grupos de gimnospermas conhecidos, apenas as Pteridospermales apresentam caracteres mais primitivos que as primeiras angiospermas (Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981).

Estudos filogenéticos cladísticos, com base morfológica e de sequências de rRNA, rbcL e atpB são ferramentas importantes para a reconstrução de parentesco das plantas com flores. A filogenia das angiospermas é um assunto de interesse crescente entre os cientistas (Hickey & Wolfe, 1975; Hamby & Zimmer, 1992; Nixon et al., 1994; Judd et al., 1999; Soltis et al., 1998; Hasen et al., 1999; Qui et al., 1999; Soltis et al., 1999; Qui et al., 2000; Soltis et al., 2000; Savolainen et al., 2000; Judd et al., 2002; Soltis & Soltis, 2004; Qui et al., 2005; Soltis et al., 2005; Hasen et al., 2007; Qui et al., 2007).

Em virtude das inúmeras modificações na filogenia das angiospermas baseadas em diferentes métodos, a literatura botânica existente sobre o assunto está em constante modificação. Atualmente segue-se o modelo proposto pelo Sistema APG (An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants): APG III (2009). As angiospermas apesar de pertencem a um grupo considerado monofilético,

ainda não receberam uma designação formal, e são descritas como clado das Angiospermas, com dois subgrupos distintos: um grupo constituído de angiospermas basais (ANITA), e um clado denominado de Euangiospermas, composto de Magnoliídeas (6%) Monocotiledôneas (19%) e Eudicotiledôneas ou Tricolpadas mais expressivo com (75%) (Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011).

Autótrofas, as angiospermas lideram o grupo mais diversificado de organismos fotossintetizantes do planeta, e dominantes no ecossistema terrestre atual, exibindo uma diversidade maior de espécies do que todos os outros grupos de plantas terrestres juntos, o início desse domínio ocorreu no Neocretáceo (aproximadamente 100 milhões de anos), e ampliou-se na Era Cenozoica até os dias atuais (Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011).

Os estudos acerca da filogenia das famílias das angiospermas basais são importantíssimos na elucidação e determinação do táxon extinto que deu origem as angiospermas e que poderia ocupar a posição mais basal, com os mesmos caracteres morfológicos ancestrais. Atualmente ocupam essa posição as Amborellaceae seguida pelas Nymphaeales e Austrabaileyales (Figura 4).

Segundo APG III (2009), a *Amborela* é a angiosperma mais basal e considerada como a primeira linhagem das angiospermas. A *Amborela* é um arbusto dióico que ocorre nas florestas da Nova Caledônia (Grimaldi & Engel, 2005; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011).

As Nymphaeales também fazem parte da linhagem basal das angiospermas, com cerca de 65 espécies aquáticas viventes. São abundantes no registro cretáceo mundial e ocorrem também no Membro Crato (Friis et al., 2001a; Gandolfo et al., 2004; Friis et al., 2006; Mohr et al., 2008; Braz et al., 2011).

É uma linhagem atualmente considerada como de um possível grupo irmão de todas as angiospermas as Illiciales, composta por duas famílias: Illiciaceae e Schisandraceae, representada por 90 espécies características do sudeste da Ásia, sudeste dos Estados Unidos, Cuba, e florestas úmidas do México, e a família Astrobaileyaceae com o gênero (*Astrobaileya scandens*) isolado em sua própria família, que ocorre no nordeste da Austrália (Taylor et al 2009).

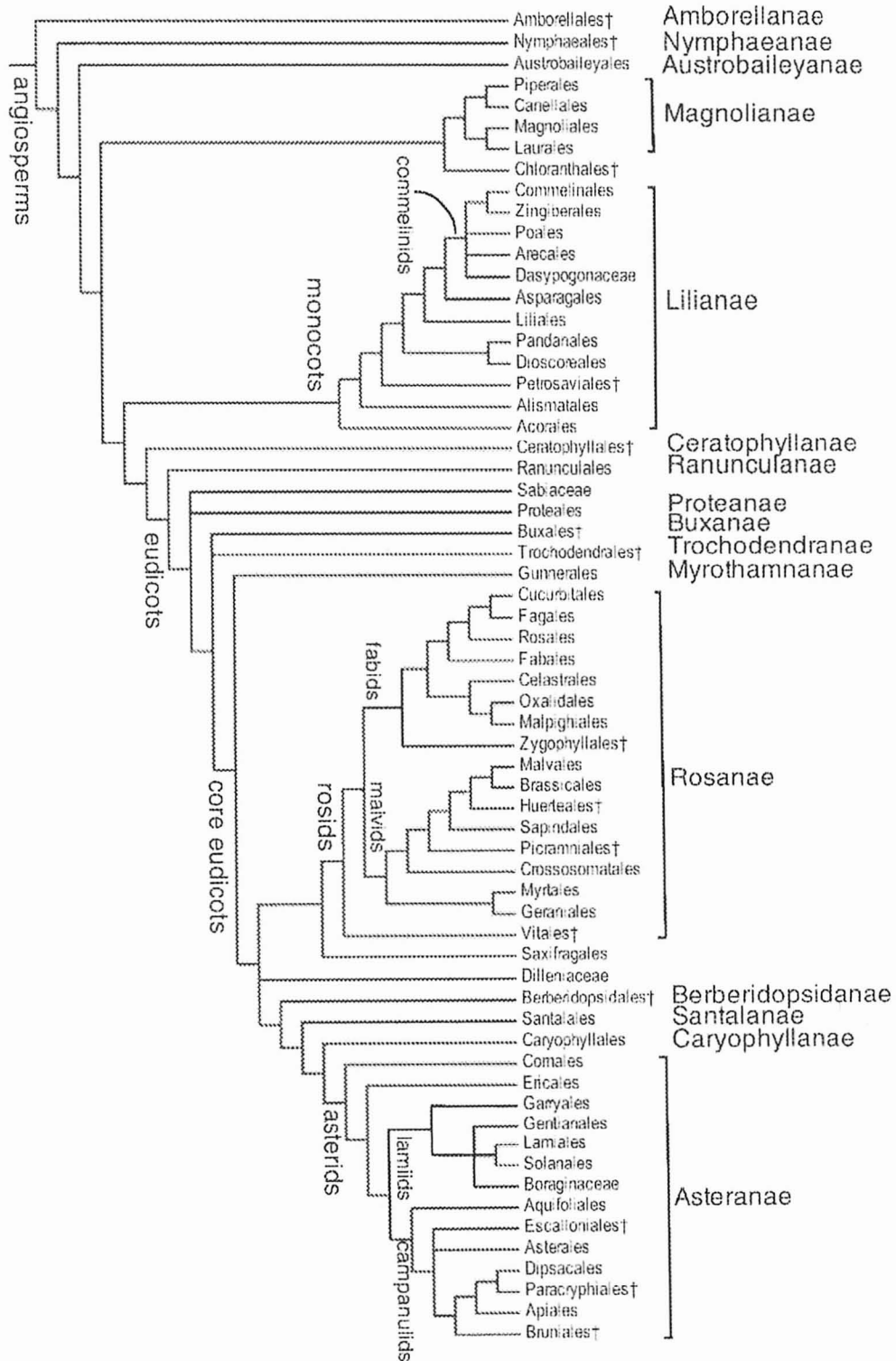


Figura 4. Cladograma com as relações entre as ordens de Angiospermas. Extraído de APG III (2009).

As euangiospermas são consideradas como um grupo monofilético, correspondente a 95% de todas as espécies de angiospermas. Constituem táxons mais próximos das angiospermas basais as Magnólias, Winteraceae e Cloranthaceae (Grimaldi & Engel, 2005).

Através dos estudos da integração de plantas viventes e fósseis se tornou possível realizar pesquisas no entendimento de como as angiospermas obtiveram um êxito tão grande em relação as demais plantas e alcançaram uma diversidade biológica em um, relativamente, curto espaço de tempo em termos geológicos.

Basta observar a cadeia alimentar para perceber a dependência da maioria dos seres vivos as plantas e principalmente as angiospermas (Barret & Willis, 2001). A maioria dos animais terrestres dependem direta ou indiretamente delas como sua fonte de alimentação e de energia, o que também poderia explicar a diversificação biológica atual de forma global.

O Grado das Angiospermas Basais (Grupo ANITA)

Conforme o APG III (2009), através de análises genéticas, as relações filogenéticas entre as angiospermas culminaram em um grado basal formado por dois cladogramas: o clado *Amborella* – Nymphaeales, que daria início a linhagem angiospérmica, e um segundo clado composto por Illiciales, Trimeniaceae e Austrobaileyaceae. As iniciais dos nomes desses grupos deu origem à sigla denominada de Grado ANITA.

Dentro do grupo ninfealeano (constituído de plantas aquáticas) recentemente foi incluída a Família Hydatellaceae devido suas afinidades genéticas (Saarela et al., 2007). Ocorrem diferenciações significativas nas angiospermas basais, principalmente nos padrões relacionados aos sacos embrionários que não obedecem a um padrão geral angiospérmico (sete células e oito núcleos): nas *Amborellas* há oito células e nove núcleos enquanto as Nymphaeales e Austrobaileyales possuem um núcleo polar na célula central, o que as torna desprovidas de dupla fecundação e de endospermia triplóide (Eyde, 1975; Hickey & Wolfe, 1975; Crane, 1985; Crane, et al., 1995; Crane, 1997).

Amborella, atualmente, é considerado o gênero-irmão mais próximo de todas as demais angiospermas viventes. Friedman (1992) a descreve como um arbusto, com xilema sem vasos, com pequenas flores unissexuais, de coloração amarelo-esverdeadas, e que fazem polinização cruzada e com frutos de coloração vermelha. Estes arbustos se desenvolvem em

substratos inferiores nas florestas fluviais da Nova Caledônia, no Pacífico Sul. A espécie *Amborella trichopoda* possui características distintas, segundo aquele autor, por conter um núcleo central a mais (célula considerada estéril), no seu saco embrionário, tratando-se de um vestígio de sua ancestralidade.

O surgimento de registros de angiospermas aquáticas como as Ninfaleas no período Eocretáceo auxiliam na interpretação do surgimento das angiospermas, (Friis, et al, 2001b). Fitofósseis ninfaleanos foram descritos no Brasil nas camadas eocretáceas do Membro Crato na Bacia do Araripe por (Mohr et al., 2005) e (Mohr et al., 2008).

As Austrobaileyanae possuem apenas 3 Famílias, e a maioria das espécies pertencem ao Velho Mundo. É um pequeno clado irmão das angiospermas, do Grupo ANITA, compartilhando com elas as sinapomorfias morfológicas: xilema com vasos, células oleíferas dispersas no parênquima de toda a planta, grãos de pólen com ectexina columelada e teto perfurado (Hickey & Wolfe, 1975; APG, III 2009).

O Registro Fóssil das Angiospermas

Estudos palinológicos foram realizados por (Lima, 1978a,b,c,d,e,f) para a Formação Santana, Bacia do Araripe, Cretáceo do Nordeste brasileiro, através de análises de testemunhos de sondagem de poços que confirmam, em termos evolutivos, uma ampla diversificação de grãos de pólen tricolpados e poliplicados, constituindo o primeiro registro indubitável da presença de angiospermas na bacia. Ocorrem nas bacias sedimentares brasileiras à presença destes grãos de pólen inicialmente no final do Aptiano, representados por formas lisas, ou escabradas com dimensões pequenas, e no decorrer do Albiano, o grupo torna-se mais diversificado, com abundância de grãos de pólen de formas reticuladas, prevalecendo apenas as dimensões consideradas pequenas (Lima, 1978a).

No término do ciclo referente a última fase de deposição dos sedimentos que constituem a Formação Santana, ocorre o retorno das condições iniciais de sedimentação continental, através de uma transição gradual, desaparecendo progressivamente a influência marinha. Após o encerramento dessa influência marinha, a bacia parece ter retornado as dimensões anteriores, tornando-se gradualmente mais rasa, evidenciada através dos sedimentos considerados mais grosseiros, com uma porcentagem significativa de grãos de

pólen poliplicados, que confirma a continuidade das condições climáticas reinantes com a presença de angiospermas (Lima, 1978d).

A Formação Santana é composta de uma flora bem diversificada com palinomorfos indicativos da presença de poucas briófitas, um número maior de pteridófitas, posteriormente gimnospermas e em menor quantidade pólenes pertencentes as angiospermas (Lima, 1978a, 1978b, 1979c, 1980, 1989b).

A palinologia continua como uma ferramenta importante e eficaz no estudo e datação dos fósseis, devido a grande capacidade de preservação do grão de pólen que possui um envoltório extremamente resistente a esporopolenina (Lupia, 1999). Grãos de pólen de idade cretácea pertencentes a angiospermas foram encontrados preservados em Israel, Congo, Marrocos e Líbia. Esse registro fidedigno atesta a existência das angiospermas a cerca de 130 a 140 Ma. Desde então registros semelhantes tornam-se, progressivamente, mais abundantes e diversificados no Cretáceo, corroborando com a estimativa de provável surgimento desse grupo vegetal nesse intervalo de tempo, mas não esclarece a origem das plantas com flores e a proximidade filogenética delas com as Gnetales ou com as Bennettitales (Kotova, 1988; Grimaldi & Engel, 2005).

Poucos espécimes isolados de grãos de pólen monossulcados registram a presença de angiospermas no Aptiano e Barremiano com as espécies *Clavatipollenites hughesii* Couper, *Retimonocolpites peroreticulatus* (Brenner) Doyle, *Retimonocolpites* sp., *Stellatopollinites barghoornii* Doyle e *Liliacidites vachrameevii* para Marrocos e Brasil (Vakhrameev, 1981a, 1981b; Kotova, 1988;). Grãos de Pólen de *Tricolpites* são descritos para o Brasil e oeste da África (Lima, 1978 a,b,c,d) e também encontrados na Formação Arundel na parte inferior da serie continental Potomac e na costa Atlântica do E.U.A., em Maryland no estado da Virgínia, de idade Aptiana a Albiana (Vakhrameev, 1981a; 1981b).

No Cretáceo Inferior (Aptiano), ocorrem os primeiros registros de plantas provavelmente pertencentes as monocotiledôneas, *Acaciaephyllum spatulatum* e de grãos de pólen de Liliacides (Doyle & Hickey, 1976). Grãos de pólen de Liliacides foram datados em 115Ma, sendo considerados 7Ma mais recentes que os grãos de pólen de *Clavatipollenitis*, os primeiros atribuídos a uma angiosperma (Dahlgren, 1985).

Bem como impressões foliares pertencentes a *Acaciaephyllum*, *Ficophyllum*, *Plantaginopsis*, *Proteaephyllum*, *Quercophyllum* e *Rogersia*, com muitas venações imperfeitas, e dois monoletes (*Clavatipollenites* e *Retimonocolpites*) e trilete (*Tricolpites*). Na

flora de Portugal em Sercal, foram registrados no Aptiano *Dicotylophyllum cerciforme* Sap. e *Hydrocotylophyllum lusitanicum* (Teixeira, 1948, 1950; Vakhrameev, 1981b).

Estes dados inferem que as monocotiledôneas, provavelmente, já estavam entre os primeiros grupos a evoluir durante a diversificação inicial das angiospermas. Entretanto comparando o registro fóssil das monocotiledôneas e das dicotiledôneas para o Cretáceo, o das primeiras é considerado esparso relativamente menor em diversidade tornando o hábito herbáceo desses vegetais, como a principal causa do esparso registro fóssil, pois em geral as plantas herbáceas não liberam as suas folhas, que se secam *in situ* (Herdeen & Crane, 1995).

O Fóssil de *Sanmiguelia* é considerado uma monocotiledônea, mas as estruturas reprodutivas associadas a este espécime não demonstram sua natureza angiospérmica ou gimnospérmica (Herdeen & Crane, 1995).

Estimativas feitas com base em análises moleculares sugerem uma idade mais antiga para o aparecimento das plantas com flores, atribuindo idade Jurássica (Sun et al., 1998; Wikström et al., 2001) ou Triássica (Li et al., 1989; Kenrick, 1999; Kenrick & Davis, 2004), coincidente com as primeiras evidências fósseis de prováveis angiospermas, encontradas em rochas desta idade. Porém, as análises moleculares ainda apresentam divergências entre os táxons, ocasionando constantes alterações nos cladogramas das linhagens basal das angiospermas, em relação aos grupos fósseis já extintos, o que pode estar relacionado a erros na taxonomia, filogenia ou na estratigrafia dos registros desse grupo (Doyle et al., 1994; Doyle & Sanderson, 1997; Doyle, 1998; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011).

Archaeofructus (Sun et al., 1998) foi considerado o registro de angiosperma mais antigo (Figura 5), para o Jurássico Superior da China, esse gênero foi descrito como a primeira flor Jurássica e posteriormente corrigida sua idade como eocretácea 125 Ma (Taylor & Taylor, 1993; Agarez, 1994).

Atualmente os registros de microfósseis de angiospermas mais antigos estão entre o Barremiano de Portugal (Friis et al., 2006).

Foi descrito para o Neotriássico do Texas, EUA, e considerado como um dos mais antigos registros de folhas fósseis com afinidade angiospérmica (*Sanmiguelia*) (Delevoryas, 1962; Stewart & Rothwell, 1993; Ianuzzi & Vieira, 2005; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011). Grãos de pólen do tipo crinopólen (semelhantes aos tectados de angiospermas) também foram descritos para esse período indicando que possíveis ancestrais ou descendentes da linhagem que originou as angiospermas já estariam presentes nesse período.

A trajetória da radiação das primeiras angiospermas no início do Cretáceo indica que esses ancestrais em sua maioria tinham um porte pequeno considerado arbustivo, com grãos de pólen pequenos e sementes também de porte pequeno, possivelmente carregadas pelo vento no princípio, e posteriormente no final do Cretáceo, após a consolidação dessa radiação passaram a produzir lignina suficiente para desenvolver portes arbóreos sendo registrados nesse período madeira fossilizada indicando a presença de árvores de espécimes angiospérmicos (Gimaldi & Engel, 2005).



Figura 5. *Archaeoфраuctus*, o registro de fragmento de angiosperma mais antigo. a) Reconstrução de *A. sinensis*. b) Exemplar de *A. liaoningensis*, escala 3,5 cm. Adaptado de Taylor et al. (2009).

A Paleoflora angiospérmica Eocretácea

No registro fossilífero do início do Cretáceo, em províncias do sul da Europa, norte da África, na América do Sul e em partes do sudeste da Laurásia e províncias do norte do Gondwana, ocorre a presença de uma possível monocotiledônea extinta denominada de *Klizschophyllites flabellatus* (Mohr & Rydin, 2002; Mohr et al., 2006a), que apresenta uma posição ereta, com folhas flabeladas de margens serradas e venação acródroma-

paralelódroma, com glândulas interpretadas como secretoras de sal, entre seus dentes, com base nesses detalhes infere-se tratar de um espécime adaptado a ambiente seco e/ou com nível elevado de salinidade, como os encontrados em manges, e com dois registros no Brasil, na paleoflora do Crato, no Nordeste do Brasil, e na Formação Codó, também são encontradas na Tunísia (Formação Chenini), Egito (Formação Abu Ballas) e Portugal (próximos dos estratos Leiria) (Mohr et al., 2006a) (Figura 6).

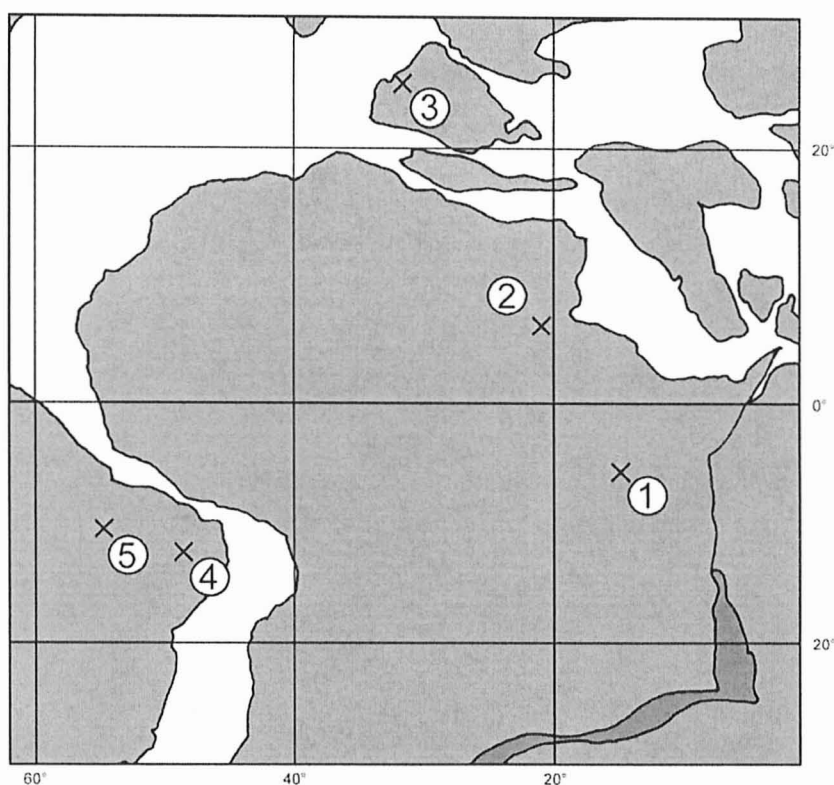


Figura 6. Mapa paleogeográfico simplificado do sul da Laurasia e norte do Gondwana no final do Aptiano ao redor de 115Ma, com ocorrência de *Klizschophyllites flabellatus* na paleoflora de 1) Formação Abu Ballas, Egito; 2) Formação Chenini, Tunísia; 3) Leiria, Portugal; 4) Formação Santana, Membro Crato, Brasil; 5) Formação Codó, Brasil. Extraído de Mohr et al. (2006a).

O Meso-mesofítico compreende um tempo que vai desde o Eojurássico até o Eocretáceo (199,6 Ma até 99,6 Ma, segundo Ogg et al., 2010). Esse intervalo de tempo compreende duas etapas: a primeira vai desde o Eo até o Mesojurássico (Hettangiano até Calloviano = 199,6 a 161,2 Ma), durante a qual prevaleceu um clima muito quente e úmido por todo o globo terrestre, com pequena diferenciação de zonas climáticas e a segunda estende-se do Neojurássico até o Eocretáceo (Oxfordiano a Albiano = 161,2 a 99,6 Ma), e caracteriza-se por apresentar a área equatorial árida, segundo Rees et al. (2000) e Bernardes-de-Oliveira (2007), (Quadro 1).

Quadro 1. Divisão do mesofítico baseada em Krassilov (1987) e Ogg et al. (2010). Extraído de Bernardes-de-Oliveira et al. (2007) com modificações segundo LAWG et al. (1999).

Escala Cronológica Ogg, 2010	Período	Era	Era Cronoflorística Krassilov, 1987	
65,5 – 23,03	Paleógeno	Cenozóica	Eocenoftica	
99,6 – 65,5	Cretáceo	Mesozóica	Mesofítica	
145,6 – 99,6				Neo.
199,6 – 145,5	Jurássico			Meso.
251,0 – 199,6	Triássico			Eo.
299,0 – 251,0	Permiano	Paleozóica	Paleofítica	

O Cretáceo pode ser considerado como um dos períodos da História da Terra mais expressivo em termos de eventos geológicos de longa duração (Lima, 1989a). Foi durante esse período que teve início a separação dos continentes africano e sul americano. A dinâmica exercida na crosta terrestre, impulsionada pela movimentação e separação das placas tectônicas, originou a abertura e instalação do Oceano Atlântico (Mendes, et al., 1972; Assine, 1992; Arai, 1990; Brito Neves, 1990), e paralelamente a esses acontecimentos, ocorreram mudanças importantes diretamente relacionadas a esta separação: grandes derrames basálticos; formação e reativação de falhamentos; transgressões marinhas relacionadas à abertura do oceano Atlântico; deposição das bacias marginais no Continente Brasileiro, entre outras.

Todas essas mudanças ocorridas em função desses eventos geológicos, ocasionaram mudanças ambientais e climáticas, que alteraram a composição paleoflorística (dispersão, isolamento, evolução, vicariância e extinção das espécies vegetais), e também de outros seres vivos, neste período que figura entre os períodos geológicos mais quentes da Terra (Mendes & Petri, 1971; Vakhrameev, 1973; Vakhrameev, 1975; Vakhrameev, 1978, 1981a; Mendes, 1984, 1988; Lima, 1989 a, b; Vakhrameev, 1991; Ress et al., 2000; Tassinari & Dias Neto, 2009) (Figura7).

Foi durante grande parte da era Mesozóica (de 245 até ~ 90 Ma) que as gimnospermas, grupo então dominante entre os vegetais e em sua maioria constituído de espécies arbóreas, sofreram o declínio de algumas espécies e total extinção de outras até o final do Cretáceo (65

Ma), como as Bennettitales, sendo substituídas pelas hodiernamente dominantes angiospermas (Doyle & Donoghue, 1987; Doyle & Sanderson, 1997; Savolainen et al., 2000; Mussa, 2000; Barrett & Willis, 2001).

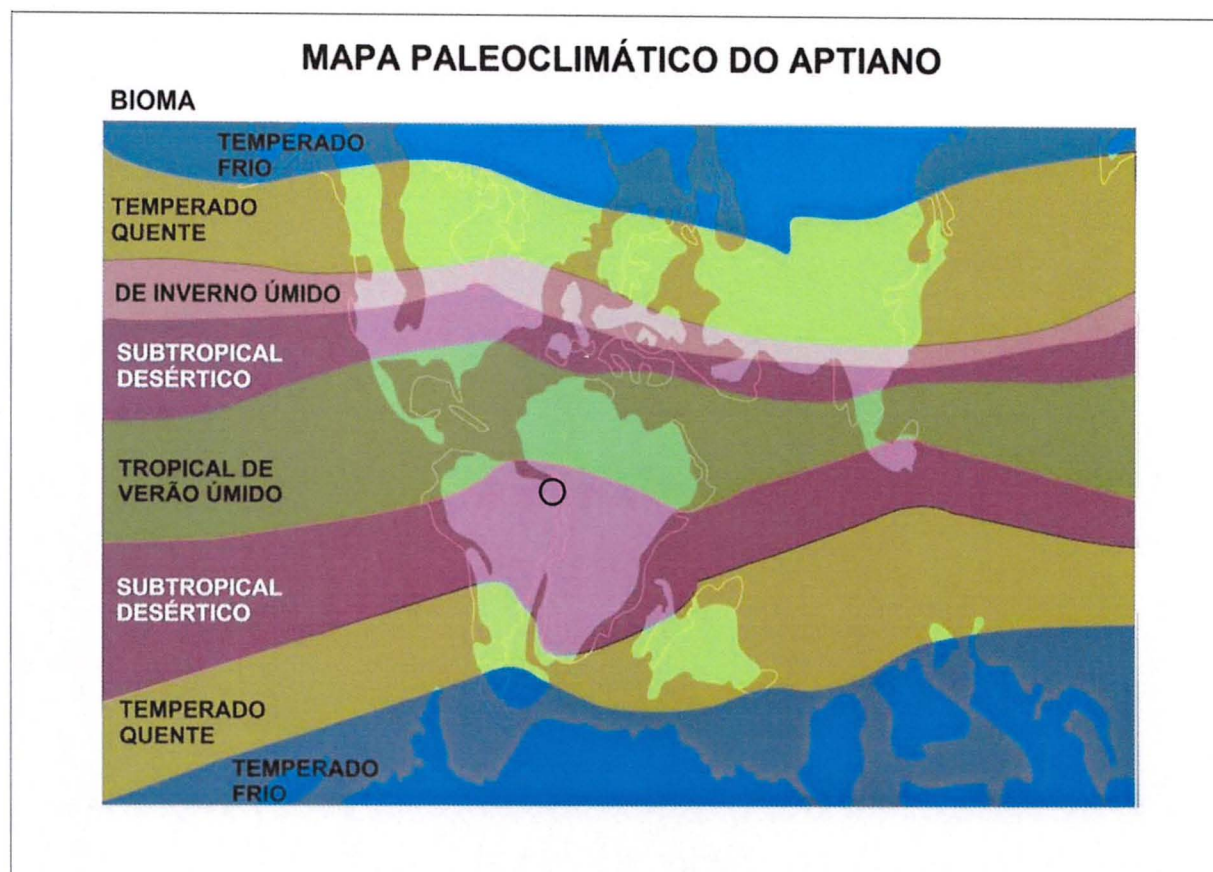


Figura 7. Mapa Paleoclimático do Aptiano. Mapa paleogeográfico do Eocretáceo indicando a área equatorial árida a semi-árida do Gondwana Setentrional. Modificado de Vakhrameev (1991) e de Erbarcker et al. (2001).

As floras mesozóicas brasileiras são interpretadas a luz do contexto tectônico de separação dos continentes e dos regimes climáticos, onde no início essas floras mesofíticas eram caracterizadas pelo surgimento de vários grupos de gimnospermas (Cycadales, Bennettitales, Coniferales), que devido a eventos de extinção ocuparam os nichos vacantes no paleozóico. Posteriormente surgiram as floras mesofíticas intermediárias (Jurássico- Cretáceo Inferior), que foram subdivididas em dois estágios: 1) Jurássico Inferior à Médio, caracterizado por famílias típicas do Triássico que foram extintas (Pleuromeiaceae e Corystospermaceae) e a ocorrência de fetos e coníferas, inferindo um clima muito quente e úmido nos paleotrópicos; 2) Jurássico Superior ao Cretáceo Inferior, durante o qual o clima

tornou-se árido e/ou sazonalmente mais seco (Krassilov, 1972; Vakhrameev, 1991; Valdes, 2000; Bernardes-de-Oliveira et al., 2007).

O Jurássico Superior, no Brasil, registra evidências paleogeográficas e paleobotânicas de vigência de bioma tropical/subtropical desértico. O registro paleobotânico consta de lenhos silicificados de gimnospermas que documentam uma vegetação arborescente muito esparsa para a bacia do Araripe (Formação Missão Velha e Brejo Santo) e presente também em outras bacias do nordeste brasileiro (Sergipe-Alagoas, Recôncavo-Tucano-Jatobá). As associações palinológicas com predomínio de grãos de pólen de *Classopolis*, *Spheripollenites*, *Exesipollenites* e *Dicheiropollis* no Araripe (Missão Velha), são indicadoras de predomínio de vegetação gimnospérmica para o Jurássico Superior. As floras tropicais do Cretáceo Inferior estendem-se por latitudes mais altas e muitas *taxa* devido a configuração continental e por estarem submetidos a um menor gradiente climático, foram descritas como um cinturão de vegetação paleoequatorial extenso, que recobria praticamente todo o continente sul-americano (Vakhrameev, 1981a; Bernardes-de-Oliveira et al., 2007).

Devido a essas variações climáticas, o início da radiação das angiospermas é inferido para baixas latitudes, e, posteriormente ao Aptiano, teria avançado para as zonas de altas latitudes. Nesse tempo, a diversidade na morfologia foliar das angiospermas, na palinologia e nas flores torna significativamente maior em relação à Época Eocretácea (Mohr & Friis, 2006; Mohr et al., 2007). As angiospermas atingiram 50% de domínio em assembléias de latitudes altas, como na Austrália (Dettman, 1990). Nesse intervalo temporal, o Brasil situava-se em uma área mais árida paleogeograficamente, com registros raros de paleofloras na região norte do Gondwana (Vakhrameev, 1978; Krassilov, 1983; Bernardes-de-Oliveira et al., 2007).

Ocorreu então nessa época um rápido domínio das angiospermas sobre a flora anteriormente dominante de (gimnospermas e pteridófitas), que se refletiu num acréscimo na diversidade dos tipos foliares angiospérmicos em estratos superiores do Cretáceo. A conquista e predomínio da flora angiospérmica de forma global ocorreram nos últimos 65 Ma, quando surgiram cerca de aproximadamente 300 a 400 famílias de angiospermas (Willis & McElwain, 2002).

A maior de todas as radiações angiospérmicas ocorreu no início do Paleógeno (65 a 50 Ma), durante as épocas paleocena – eocena (Figura 8), apenas 60 a 75 milhões de anos depois do primeiro documentário fidedigno de ocorrência das angiospermas (Willis & McElwain, 2002; Bernardes-de-Oliveira et al., 2007). Este fenômeno de irradiação está relacionado ao

desenvolvimento do padrão climático interagindo com a geografia de placas tectônicas. Com a deriva continental surge o isolamento geográfico de várias floras e faunas (Krassilov, 1972; Vakhrameev, 1978, 1981a; Krassilov, 1983, 1987; Vakhrameev, 1991).

O registro fitofossilífero da diversificação sistemática de monocotiledôneas e eudicotiledôneas torna-se mais evidente. As monocotiledôneas do tipo *Areaceae* e *Zingiberales* durante o Neocretáceo indicam que ocorreu uma diversificação significativa dentro do grupo no limite Cretáceo/Paleógeno (65 Ma), enquanto as Eudicotiledôneas apresentavam vários grupos de Rosídeas e Asterídeas. No documentário fóssil do Cretáceo os grupos mais diversificados de angiospermas viventes, como *Fabaceae*, *Asteraceae* e *Rubiaceae*, ainda não foram seguramente reconhecidos para este período, no entanto, se encontra bem estabelecido no Cenozóico, quando o documentário fóssil é mais abundante e muito diversificado (Bernardes-de-Oliveira et al., 2007).

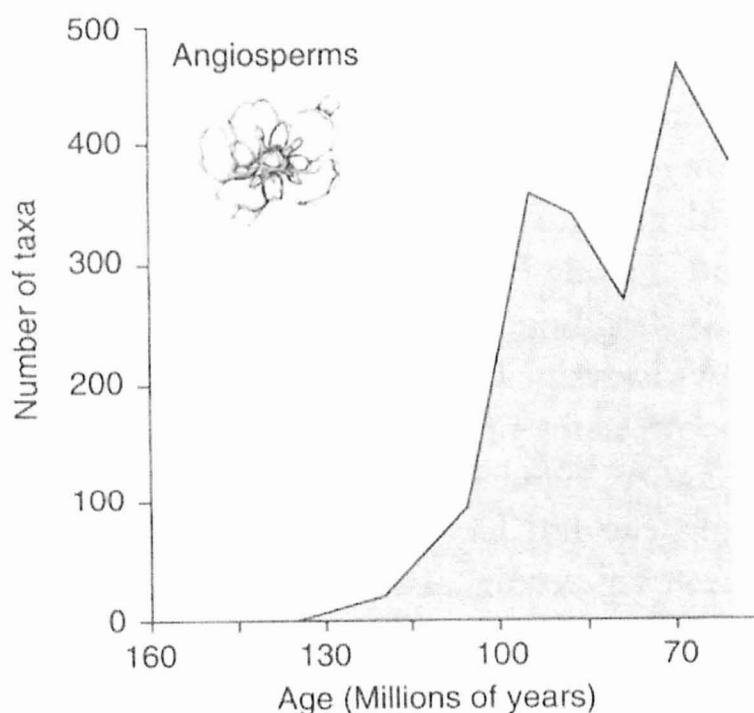


Figura 8. Evidências de fitofósseis indicando maior diversificação das angiospermas a partir de 140 Ma. Primeiros registros datam do início do período Cretáceo com uma rápida radiação e diversificação no Mesocretáceo (Barrett & Willis, 2001; Willis & McElwain, 2002; Mohr et al., 2006; Bernardes-de-Oliveira et al., 2007; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011). Extraído de Willis & McElwain (2002).

No Brasil esses raros registros paleobotânicos ocorrem na bacia do Araripe (Membro Crato), com o predomínio da paleoflora gimnospérmica (Coníferas, Cheirolepidiaceae, e Gnetales). As angiospermas encontram-se bem diversificadas, representadas por vários clados basais monocotiledôneas e eudicotiledôneas. A flora mesofítica tardia (Neocretácia) registra um aumento significativo das angiospermas, incluindo novas *taxa* das famílias atuais, com uma intensa diversificação em nível global. As então, dominantes gimnospermas (Caytoniales, Bennettitales, Cycadales, Czekanowskiales e Ginkgoales) passam a ocupar áreas menores e restritas e a maioria destes *taxa* foi extinta no final desse período (Bernardes-de-Oliveira et al., 2007). Ocorrendo nesse intervalo de tempo as províncias florísticas ou fitogeoprovíncias (Srivastava, 1994). No contexto fitogeográfico, as floras brasileiras desenvolveram-se sob a vigência de um bioma tropical úmido, em regime climático sazonal quente (Bernardes-de-Oliveira et al., 2007).

Com o planeta em regime de aquecimento global generalizado e livre do gelo nas latitudes *circum-polares*, o registro geológico demonstra que as angiospermas substituíram paulatinamente, em poucos milhões de anos, os elementos florísticos e passaram a dominar a paisagem como nos dias atuais, confirmando a hipótese de que as angiospermas surgiram, inicialmente, em baixas latitudes (Axerold, 1959; Vasilevskaya et al., 1975; Barrett & Willis, 2001; Ianuzzi & Vieira, 2005).

As primeiras angiospermas, provavelmente, viviam em ambientes instáveis sazonalmente perturbados (bancos fluviais, margens de corpos d'água e planícies de inundação), portanto naquele período baseado em atualismo exerciam o papel ecológico de plantas pioneiras (Shields, 1994; Odum, 1988; Ricklefs, 2003).

Com os constantes episódios de perturbação dos ambientes terrestres, durante o Cretáceo, as angiospermas passaram a conquista de subambientes similares em novas áreas, hipótese que tenta explicar a expansão e diversificação angiospérmica neste período, já que os registros geológicos apontam a sua existência desde o Neojurássico. Essa característica de plantas pioneiras, a eficiência dos ciclos reprodutivos (Figura 9), associadas a altas taxas de especiação, é considerado como um fator decisivo no sucesso da diversificação e expansão desse grupo vegetal durante o Cretáceo (Crane & Lidgard, 1989; Crane & Maisey, 1991; Crane, et al., 1995; Crane, 1997; Friis et al., 1997; Friis et al., 2000; Friis, et al., 2001b; Bernardes-de-Oliveira, 2004; Friis et al., 2006).

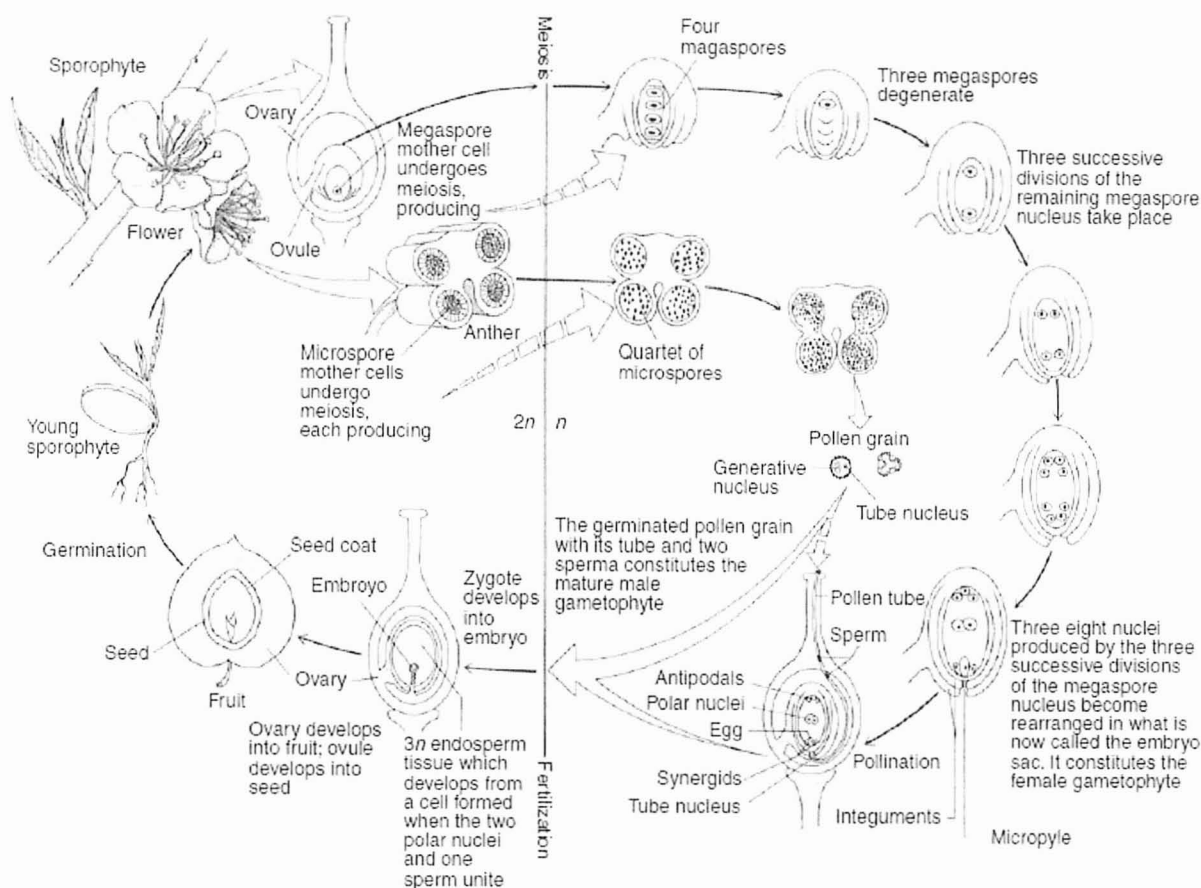


Figura 9. Ciclo reprodutivo das angiospermas modernas. Extraído de Taylor et al. (2009).

Devido à incomparável diversidade atingida pelas angiospermas, ocorrem formas desprovidas de algumas características, e/ou com características compartilhadas com outros grupos vegetais, mas algumas feições características da angiospermia prevaleceram e melhor delimitam este grupo vegetal. Dentre essas características devem ser destacadas a presença de um ovário, de flores, elementos condutores especializados no xilema (vasos), e no floema (tubos crivados), dupla fecundação, óvulos bitegumentados, presença de endospermia triplóide e de grãos de pólen tectados (Raven et al., 1995; Bernardes-de-Oliveira, 2004; Raven et al., 2007; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011). A enorme diversidade das angiospermas resulta em algumas formas desprovidas desta ou daquela característica acima mencionada. Por outro lado, a maioria dessas feições não constituem exclusividade do grupo, podendo ser compartilhada com outros grupos vegetais (Friis et al., 2006).

Durante muito tempo a dupla fecundação foi considerada como uma característica exclusivamente angiospérmica (Archangelsky, 1970). Porém, sabe-se que também as gimnospermas Ephedraceae compartilham o mesmo caráter sem, entretanto, ocorrer desenvolvimento do tecido endospermico. Assim, conforme Friedman (1992), a única feição

característica, possivelmente exclusiva e comum a todas as angiospermas é a formação de endosperma (tecido triplóide). Entretanto a aquisição de um envoltório carpelo para as sementes e o desenvolvimento do fruto, a partir do mesmo, é considerada como um caráter distintivo para a maioria dos *taxa* angiospérmicos (Friis et al., 2006; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011).

As angiospermas tornaram-se dominantes na maioria dos habitats continentais e com ampla distribuição geográfica, devido, também a sua alta capacidade adaptativa, ciclos rápidos de crescimento e de reprodução, à sua interação com insetos e outros animais. Essas características possibilitaram fertilização, polinização e dispersão das sementes, de forma rápida, econômica e eficaz, o que resultou em seu completo domínio continental, assegurando assim a proliferação dessas plantas (Hickey & Wolfe, 1975; Hickey & Doyle, 1977; Friis et al., 1994; Friis et al., 1999; Kenrick, 1999; Barrett & Willis, 2001; Willis & McElwain, 2002; Kenrick & Davis, 2004; Ianuzzi & Vieira, 2005).

Há várias hipóteses sobre a ancestralidade das angiospermas e que tentam explicar a obscuridade da sua origem (Delevoryas, 1962; Doyle & Donoghue, 1987; Crane, et al., 1995; Barrett & Willis, 2001; Friis et al., 2001; entre outros autores). Entre as mais relevantes estão: A hipótese da origem em terras altas; que explica a evolução angiospérmica através das escarpas inferiores a médias de regiões montanhosas tropicais, e longe dos sítios deposicionais, o que não permitiria o processo que leva a fossilização; a hipótese da dificuldade no reconhecimento da angiospermia entre os registros fósseis; devido à escassez de exemplares angiospérmicos completos, sendo mais freqüente encontrar apenas fragmentos em sua maioria de folhas isoladas e fragmentos de caules sem conexão com inflorescências, ou sem os caracteres imprescindíveis para a definição correta desse grupo, como a dupla fecundação, desenvolvimento de endosperma triplóide (3n) (Ianuzzi & Vieira, 2005; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011).

Alguns autores partem da premissa que as angiospermas surgiram nos trópicos e depois se expandiram em direção aos pólos (Axerold, 1959; Axelrod & Raven, 1978), enquanto os registros angiospérmicos de grãos de pólen monossulcados, indicam o norte ocidental do Gondwana como correspondente ao sítio mais provável para o início da radiação do grupo das angiospermas.

Registros fósseis principalmente do leste Norte Americano e do centro de Portugal fornecem informações importantes sobre a irradiação e as relações sistemáticas das

angiospermas primitivas (Teixeira, 1948; 1950; Friis et al., 1994; Mohr et al., 2006). Os documentários mais antigos e grãos de pólen seguramente angiospérmicos são do eocretáceo, aproximadamente 135 Ma, onde os níveis contendo grãos de pólen, ainda são considerados raros, estes grãos de pólen são monocolpados, tipos semelhantes aos de todas as angiospermas não-eudicotiledoneas, referentes ao grupo das magnoliídeas (Friis et al., 1997; Friis et al., 1999; Friis et al., 2000). Alguns representativos das monocotiledôneas são observados pela primeira vez, grãos de pólen triaperturados característicos de eudicotiledoneas (Barremiano-Aptiano). A partir de mesofloras dessa idade ou proximamente mais jovens, e no intervalo médio ao final do Albiano ocorre diversidade e abundância dos grãos de pólen triaperturados indicativos da presença de eudicotiledôneas (Friis et al., 2000).

Comparações acerca das similaridades também foram feitas com órgãos reprodutivos, poléns e frutos de *Couperites* associados à polen de *Clavatipollenites*, e frutos de *Appomattoxia* e associados a pólen de *Tucanopollis-Transitoripollis*, e frutos de *Anacostia* e associados a polén de *Similipollis*, os pólenes desses três gêneros apresentam certa similaridade com o polen de Chloranthaceae, Piperales e de Araceae respectivamente, mas a combinação de fruto, semente e polén desses gêneros são incompatíveis com os encontrados nos taxons existentes nas angiospermas (Friis et al., 2000; 2006).

No início do Cretáceo as floras assemelham-se as ocorrentes apenas na América do Norte e Europa incluindo o registro de flores, frutos e sementes, esses fósseis contribuem para afinidades sistemáticas e detalhes do início da radiação das angiospermas, possibilitando uma inferência em nível de Ordem e Família (Friis et al., 2000). No final do eocretáceo (Albiano), a diversidade das angiospermas começa a crescer e inclui uma diversificação de Eumagnoliídeas tais como Lauraceae (Crane, 1985; Crane et al., 1996; Crane, 1997; Friis et al., 2000).

Foi durante o período Neocretáceo (100 ~ 65 Ma) que ocorreram os registros mais significativos do aparecimento e diversificação das Magnoliídeas, (eudicotiledôneas e monocotiledôneas). Diversos autores concordam que várias ordens e famílias de angiospermas atuais já haviam sido estabelecidas (a aproximadamente 90 Ma), e seus registros fitofossilíferos estão presentes em quase todo o Hemisfério Norte, e que também já haviam se estabelecido no Hemisfério Sul (Crane et al., 1996; Friis et al., 2000).

Os registros de microfósseis e pólenes comprovam que as angiospermas dominaram muitos dos ecossistemas terrestres mundiais no Cretáceo médio a superior a 80 Ma, e que o

estágio inicial desse desenvolvimento teve início no Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano), onde já apresentavam estruturas reprodutivas mais complexas, com uma taxa de evolução considerada alta, esse período de expansão das plantas com flores também é marcado por extinções e mudanças significativas nas biotas terrestres e marinhas (Krasilov, 1983).

As inúmeras adaptações de feições morfoanatômicas foliares ao longo do Cretáceo podem ser analisadas (Figura 10), e levaram muitas espécies à extinção, mas impulsionaram outras a desenvolverem características peculiares para cada tipo de ambiente e temperatura (características xerofíticas e xeromórficas) (Esau, 2005; Eyde, 1975; Mussa, 2000; Ianuzzi & Vieira, 2005).

O predomínio angiospérmico é algo evidente nos dias atuais, mas as hipóteses para que esse sucesso ocorresse implicaram em diversos fatores que levaram alguns milhões de anos, para que esse grupo vegetal enfrentasse os diversos problemas de sobrevivência e reprodução em condições variáveis para cada paleoambiente e continente (Krasilov, 1972; Kemp, 1999).

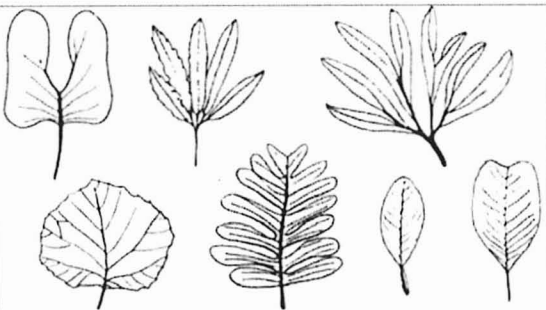


Idade (Milhões de anos antes do presente)	Tipo de folha fóssil	Situação ecológica de acordo com a forma foliar
Cenomaniano Inicial (~100-90 Ma)		Plantas de sucessão tardia
Albiano Médio ao Tardio (~110-100 Ma)		Plantas de sucessão inicial
Aptiano ao Albiano Inicial (~121-110 Ma)		Situações ciliares, habitat semi-aquático e sub-bosque

Figura 10. Modificações das feições morfoanatômicas foliares e provável situação paleoecológica registradas ao longo do Cretáceo. Extraído de Willis & McElwain (2002).

Através da evolução do sistema reprodutor as angiospermas evoluíram junto com diversos polinizadores e dispersores de sementes, ampliando a dimensão territorial ocupada de forma rápida e eficaz, e irradiou-se de forma ampla em vários tipos de habitats distintos (desertos, montanhas, etc.), com o auxílio dos dispersores de sementes e polinizadores, não ocupariam locais de difícil acesso, ou até impossíveis de serem alcançados dependendo exclusivamente da dispersão pelo vento e potencializados pelas barreiras ecológicas. Apenas não conquistaram os ambientes situados nas regiões polares e em mar aberto (Delevorias, 1962; McAlester, 1969; Teixeira & Pais, 1976; Mendes, 1982).

Devido a diversificação das angiospermas no processo evolutivo até as atuais, é provável que as mais primitivas não tenham atingido por completo o conjunto relativo as feições que caracterizam atualmente o grupo pertencentes as plantas com flores. Considerando que a evolução desses vegetais foi gradativa, atingindo velocidades diferentes relacionadas às adaptações ao habitat (clima e temperatura, etc.), diversos órgãos vegetais adquiriram formas distintas para suprir as necessidades relacionadas ao paleoambiente de vida, hipótese que explicaria a semelhança das angiospermas com outros grupos vegetais (Delevorias, 1962; APG, 1988; Doyle & Endress, 2000; Barrett & Willis, 2001; APG II, 2003; APG III, 2009; Bernardes-de-Oliveira & Mune, 2011).

A Paleoflora do Crato num contexto geral

A paleoflora da Época Eocretácea é conhecida em todo o mundo, pois foi neste tempo que ocorreu a provável primeira diversificação de angiospermas (Mohr et al., 2004; 2006).

A flora do Crato é rica e muito diversificada, sendo composta de fetos de esquiszeáceas (Oliveira-Babinski & Lima, 1991; Bernardes-de-Oliveira et al., 1999), várias coníferas, incluindo as *frenelopsis* (Crane, 1991; Kunzmann et al., 2004), altas porcentagens de gnetofitas (Rydin et al., 2003; Mohr et al., 2004) e apenas algumas angiospermas, incluindo as *nymphaeales*, várias *magnoliideas* e poucas *eudicotiledôneas* (Mohr & Friis, 2000; Mohr & Eklund, 2003; Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004) (Tabela 1).

O componente angiospérmico dessa flora no Brasil é considerado pequeno mais significativo, e compreende de 3% a 5% no número total de plantas fósseis, representando nessa região cerca de 25% do total da diversidade taxonômica (Mohr & Friis, 2000).

Tabela 1. Tabela de táxons descritos para o Membro Crato.

Taxons descritos para o Membro Crato			
	Taxon	Descrição	Referências
Licófitas	<i>Isoetites</i> sp.	Tufos foliares	Dilcher et al. (2000) Bernardes-de-Oliveira et al. (2006)a
Esfenófitas	<i>Schinoneura</i> sp.	Ramos verticilados	Dilcher et al. (2000) Bernardes-de-Oliveira et al. (2006)b
	<i>Equisetites</i> sp.	Ramos verticilados	Dilcher et al. (2000) Bernardes-de-Oliveira et al. (2006)b
Filicófitas	<i>Ruffordia goeppertii</i>	Fronde férteis e estereis com rizoma	Dilcher et al. (2000) Bernardes-de-Oliveira et al. (2006)a
Pteridospermas	Caytoniales	Ramos foliosos	Fanton et al. (2007)
Coníferas	<i>Brachyphyllum obesum</i>	Ramos foliosos	Duarte (1993); Duarte (1989); Duarte (1993); Kunzmann et al. (2004)
	<i>Brachyphyllum insigne</i>	Ramos foliosos	Duarte (1983)
	<i>Araucarites vulcanoi</i>	Escamas destacadas	Duarte (1989); Duarte (1983)
	<i>Araucaria cartellei</i>	Folhas destacadas	Duarte (1983)
	cf. <i>Araucaria</i> spec.	Cones e escamas	Kunzmann et al. (2004)
	<i>Araucariostrobus</i> sp.	Cone feminino	Kunzmann et al. (2004)
	<i>Lindleycladus</i> sp.	Ramos foliosos	Kunzmann et al. (2004)
	<i>Tomaxellia biforme</i>	Ramos foliosos	Kunzmann et al. (2006)
	<i>Tomaxellia</i> sp.	Ramos foliosos	Kunzmann et al. (2006)
	<i>Frenelopsis</i> sp.	Ramos foliosos	Kunzmann et al. (2006)
Gnetales	<i>Cratonia cotiledon</i>	Plantas com cotilédones e raiz	Rydin et al. (2003)
	<i>Welwitschiaprisca austroamericana</i>	Plântula com dois cotilédones	Dilcher et al. (2005)
	<i>Welwitschiophyllum brasiliense</i>	Folhas destacadas	Dilcher et al. (2005)
	<i>Welwitschiostrobus murili</i>	Cones masculinos	Dilcher et al. (2005)
	<i>Cariria orbiculiconiformes</i>	Ramos foliosos	Kunzmann et al. (2011)
	<i>Cearania heterophylla</i>	Ramos foliosos	Kunzmann et al. (2009); Braz & Bernardes-de-Oliveira (2010)
	<i>Ephedra paleoamericana</i>	Ramos reprodutivos	Kerkhoff & Dutra (2007)
	Forma enigmática	<i>Novaolindia dubia</i>	Ramo frutífero enigmático
Angiospermas	<i>Nymphaeites choffati</i> = <i>Trifurcatia flabellata</i> = <i>Klitzchiphylites flabellatus</i>	Ramos frutificados portando folhas com forma de leque de afinidade com as Monocotiledóneas	Duarte (1985); Mohr & Rydin (2002); Mohr et al. (2006)a
	<i>Araripea florifera</i>	Ramo portando folhas e flores de afinidade com as Laurales	Mohr & Eklund (2003)
	<i>Endressinia brasiliiana</i>	Caule ramificado com as Magnoliales	Mohr & Bernardes-de-Oliveira (2004)
	<i>Protananas lucenae</i>	Inflorescência estrobilada	Leme et al. (2005)
	<i>Iara iguassu</i>	Caule de planta aquática com verticilos de ramos delgados	Fanton et al. (2006)
	<i>Pluricarpelatia peltata</i>	Planta ninfealeana completa	Mohr et al. (2008)

A mais famosa flora eocretácea brasileira, por sua preservação e características taxonômicas na região equatorial árida, é a flora do Crato, localizada na bacia do Araripe no nordeste do Brasil. Esta paleoflora apresenta macro e microfloras abundantes e, com muitos grupos de plantas terrestres típicas do Meso - Mesofítico Gondvânico têm sido descritos a partir dela (Bernardes-de-Oliveira et al., 2007; Mohr & Friis, 2000) .

A flora fóssil do Membro Crato é composta de aproximadamente 20 taxa de possível afinidade (Mohr & Friis, 2000) (Tabela 1), os espécimes de paleoflora pertencem em sua maioria a pequenas folhas isoladas com apenas alguns fragmentos conectados (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004), e raros espécimes completos (folhas conectadas a caule, raiz e estruturas reprodutivas) em geral encontrados nos espécimes aquáticos ninfealenos (Mohr et al., 2006; Braz et al., 2011).

A flora do Crato é composta principalmente, de *taxa* pertencentes a angiospermas basais, mas também são encontradas magnoliídeas, monocotiledôneas e eudicotiledôneas. A grande maioria dos fragmentos vegetais dessa paleoflora neoaptiana são folhas (conectadas a ramos ou isoladas) de angiospermas, com espécimes de tamanhos que variam de microfílos a nanófilos (LAWG et al., 1999).

As folhas fósseis com afinidades angiospérmicas são, em geral, simples, com venação reticulada e dicotomizada (Mohr & Friis, 2000), de margem inteira, lisa ou com pequenas reentrâncias, ou de margem serreada, e também folhas lobadas. As folhas com pecíolo, em geral curto, são tipicamente microfílas, as formas foliares são variadas, mas a maioria é ovada a obovada, e elípticas. A venação é tipicamente desorganizada com venações pinadas, craspedódroma festonada (Mohr & Friis, 2000).

No Grupo Potomac, Cretáceo Inferior a Médio, dos EUA, Hickey & Doyle (1977) estudaram uma sequência de palinórfos e microfósseis foliares, estabelecendo uma sucessão de formas desde o Aptiano até o Cenomaniano.

As características foliares das angiospermas eocretáceas descritas para o Grupo evidenciam um padrão de venação com quatro níveis distintos de evolução. As formas foliares mais primitivas do nível Aptiano do Grupo apresentando venação secundária e de ordem superiores não bem definidas e espaçamento entre as veias de tamanho e áreas variáveis são muito semelhantes a algumas encontradas no Membro Crato (Figura 11). Também ocorrem formas foliares de venação secundária com características mais regulares, porém de venação terciária, como intercostais irregulares. As formas foliares pertencentes

aos níveis superiores da seção (Cenomaniano) possuem venação terciária considerada como regular, porém apresentam tamanho e orientação das aréolas considerados irregulares (Hickey & Doyle, 1977). Entre os exemplos do Crato, além de ocorrerem formas semelhantes àqueles do Aptiano (Formação Patuxent e Arundel) também ocorrem formas similares àqueles mais típicos da Formação Patapsco (do Albiano).

As formas foliares mais evoluídas pertencentes a quarta categoria das Eudicotiledonea e, portanto, consideradas mais modernas, apresentam tamanho e orientação das aréolas regulares, incomuns nos exemplares do Crato (Hickey & Doyle, 1977).

Retrospectiva Histórica do estudo da Paleoflora do Crato

A paleoflora do período Eocretáceo é conhecida em todo o mundo, pois neste período ocorreu a provável diversificação de angiospermas (Mohr et al., 2004; 2006). Esta flora é rica e muito diversificada, sendo composta de fetos de Squiszeáceas (Oliveira-Babinski & Lima, 1991; Bernardes-de-Oliveira et al., 1999), várias coníferas, incluindo as frenelopises (Crane, 1991; Kunzmann et al., 2004), altas porcentagens de gnetofitas (Rydin et al., 2003; Mohr et al., 2004) e apenas algumas angiospermas, incluindo as nymphaeales, várias magnoliídeas e poucas eudicotiledôneas (Mohr & Friis, 2000; Mohr & Eklund, 2003; Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004).

A flora eocretácea brasileira mais famosa por sua preservação e características taxonômicas na região equatorial árida, é a flora do Crato, localizada na bacia do Araripe no nordeste do Brasil. Esta paleoflora apresenta macro e microfloras muito diversificadas, com muitos grupos de plantas terrestres típicas para o Meso - Mesofítico Gondvânico tem sido descritos a partir dessa flora (Bernardes-de-Oliveira et al., 2007; Mohr & Friis, 2000) .

Investigações acerca da paleoflora do Crato demonstram uma visível diferenciação de espécimes vegetais, onde figuram entre o grupo dominante neste período as gimnospermas, em segundo lugar estão as pteridófitas e as angiospermas, em menor quantidade em relação à primeira, mais já bem diversificadas.

Foi neste período geológico em que provavelmente ocorreu a primeira irradiação e diversificação das angiospermas, grupo atualmente dominante na flora atual do planeta, e em geral adaptadas a quase todos os climas, e com uma variedade impressionante de espécies,

que variam desde plantas consideradas de porte muito pequeno, a espécimes arbustivos, semi-arbustivos, e também árvores de grande porte.

O componente angiospérmico dessa flora no Brasil é considerado pequeno mais significativo, e compreende de 3% a 5% no número total de plantas fósseis, representando nessa região cerca de 25% do total da diversidade taxonômica (Mohr & Friis, 2000).

A flora fóssil do Membro Crato é composta de uma diversidade relativamente alta de angiospermas com aproximadamente 20 taxa de possível afinidade (Mohr & Friis, 2000), os espécimes de paleoflora pertencem em sua maioria a pequenas folhas isoladas com apenas alguns fragmentos conectados (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004), e raros espécimes completos (folhas conectadas a caule, raiz e estruturas reprodutivas) em geral encontrados nos espécimes aquáticos ninfealenos (Mohr et al., 2006; Braz et al., 2011).

A flora Neoaptiana é composta principalmente de *taxa* pertencentes a angiospermas basais, mas também são encontradas Magnoliídeas, monocotiledôneas e eudicotiledoneas. A grande maioria dos fragmentos vegetais dessa paleoflora encontrados nesse período são folhas (conectadas a ramos ou isoladas) de angiospermas, com espécimes de tamanhos que variam de micrófilos, nanófilos (LAWG et al., 1999).

As folhas fósseis com afinidades angiospérmicas são em geral simples, com venação reticulada e dicotomizada (Mohr & Friis, 2000), de margem inteira, lisa ou com pequenas reentrâncias, algumas de margem serreadas, e também folhas lobadas, a maioria dos espécimes são impressões. As folhas com pecíolo em geral curto são tipicamente microfilas, as formas foliares são variadas, mas a maioria é ovada a obovada, e elípticas. A venação é tipicamente desorganizada com venações pinadas, caspedródrone festonada (Mohr & Friis, 2000).

As características foliares das angiospermas eocretáceas descritas para o Grupo POTOMAC inferem um padrão de venação com quatro níveis distintos de evolução (Hickey & Doyle, 1977), uma com formas foliares mais primitivas, de venação secundária e de ordem superior irregulares e espaçamento entre as relativas veias de tamanho e formas irregulares ou variados, semelhantes as encontradas no Membro Crato (Figura 11). Também ocorrem formas foliares de venação secundária com características mais regulares, porém a venação terciária são consideradas intercostais irregulares. As formas foliares pertencentes a terceira categoria das Eudicotiledoneas mais modernas possuem venação terciária considerada como regular,

porém apresentam tamanho e orientação das aréolas considerados irregulares (Hickey & Doyle, 1977).

As formas foliares mais evoluídas pertencentes a quarta categoria das Eudicotiledonea e, portanto, consideradas mais modernas, apresentam tamanho e orientação das aréolas regulares, incomuns nos exemplares do Crato (Hickey & Doyle, 1977).

Os registros paleobotânicos sobre a paleoflora Neocretácea de Eudicotiledoneas inferem uma nítida irradiação angiospérmica, principalmente de fitofósseis foliares que possuem venação reticulada, bem como de palinomorfos.

Dentre os clados basais, estão documentadas Nymphaeales (Família Cabombaceae/Nymphaeaceae), através de folhas fósseis e Chlorantaceae. As Magnoliídeas provavelmente foram o grupo angiospérmico mais comum, as Eupomatiaceae, *Endressinia*, *Araripia*, possuem características que as aproximam das Calycanthaceae Laurales basais (Mohr & Friis, 2000). Dentre as monocotiledoneas, *Klitzschophyllites* é um táxon mais próximo a Bromeliaceae (Protoananaceae) e a aquática *Iara iguassu*. Bem como possíveis famílias de eudicotiledoneas, dentre elas Ranunculaceae, Nelumbonaceae e Platanaceae.

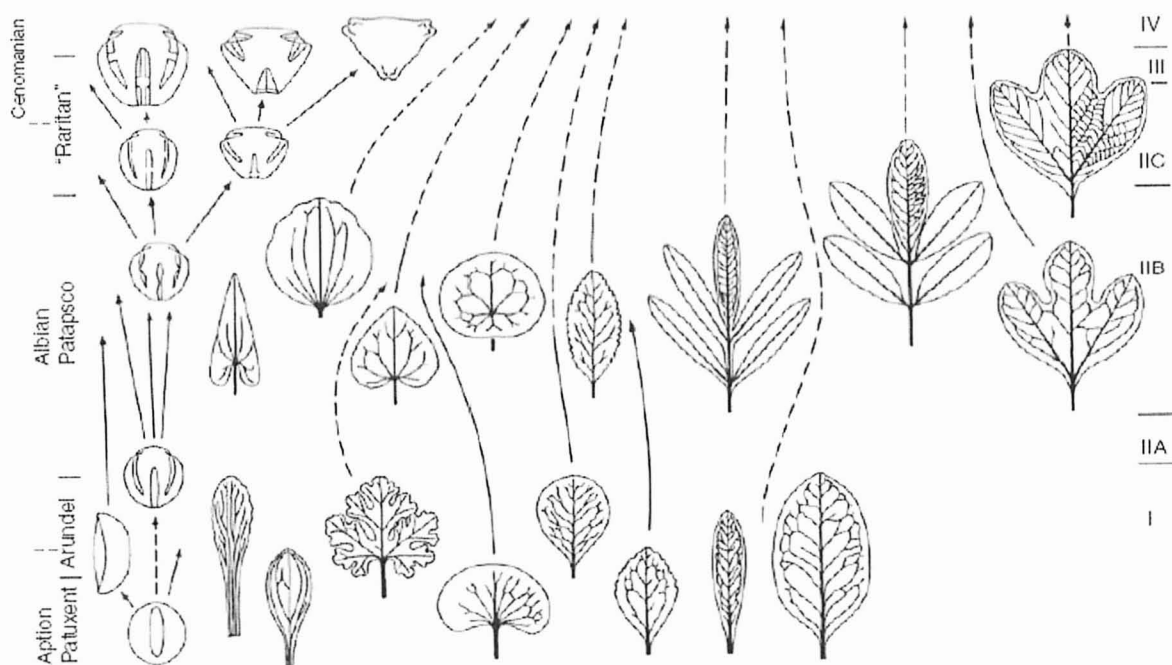


Figura 11. Características foliares e de grãos de pólen das angiospermas eocretáceas descritas para o Grupo POTOMAC. Extraído de Hickey & Doyle (1977).

Retrospectiva Histórica das Pesquisas na Paleoflora do Crato

Apesar da grande importância desta paleoflora para a compreensão da evolução paleoflorística no Cretáceo, apenas após o trabalho de Duarte, em 1965, os estudos nessa região passaram a ser intensificados (Duarte, 1965; Duarte & Japiassú, 1971; Duarte, 1985; Duarte, 1989; Duarte, 1993; Pons et al., 1990; Pons et al., 1992; Mandarin-de-Lacerda, et al., 1994; Pons et al., 1994; Bernardes-de-Oliveira et al., 1999a, b, c; Bernardes-de-Oliveira et al., 2002; Bernardes-de-Oliveira et al., 2003a,b; Bernardes-de-Oliveira 2004; Bernardes-de-Oliveira et al., 2006a,b; Dilcher, et al., 2000; Mandarin-de-Lacerda et al., 2000; Mohr & Friis, 2000; Wu et al., 2000; Dutra & Stranz, 2002; Mohr & Rydin, 2002; Mohr & Eklund, 2003; Dilcher, et al., 2004; Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004; Mohr, et al., 2004; Mohr et al., 2005; Kunzmann, et al., 2004; Leme, et al., 2005; Mohr et al., 2006 a, b, c; Mohr et al., 2007; Mohr et al., 2008; Braz et al., 2011; Coiffard et al., 2011; Kunzmann et al., 2011). Os estudos continuam em ascensão até os dias atuais, por esta paleoflora estar entre um dos registros mais importantes para a província paleotropical árida. Diversos táxons vegetais foram descritos para o Membro Crato conforme (Tabela 1).

Na paleoflora do Crato os fitofósseis angiospérmicos encontrados em sua maioria não constituem espécimes completos, mas ocorrem em abundância, fragmentos vegetais, como galhos com folhas, ou em sua maioria apenas folhas isoladas, que em geral são constituídos por espécimes de tamanhos micrófilos e nanófilos com apenas um espécime ninfaleano mesófilo (LAWG, et al., 1999).

A venação foliar obedece a dois esquemas principais: as nervuras de primeira ordem mantêm-se paralelas e esse fato caracteriza em geral o grupo das monocotiledôneas, e no outro, um sistema de nervuras reticuladas, que se anastomosam semelhantes à malha de uma rede, constitui o tipo mais freqüente nas dicotiledôneas (LAWG, et al., 1999).

Dentre os clados basais, as Nymphaeales e Chloranthaceae estão documentadas como folhas isoladas e por plantas praticamente inteiras (Mohr *et al.* 2005; Mohr *et al.* 2007).

As Monocotyledonae aparecem representadas na associação por alguns táxons distintos: o primeiro, com morfologia foliar rara, *Klitzschophyllites flabellata* (Mohr & Rydin,

2002; Mohr et al., 2006a) que possuía fragmentos de ramos articulados com folhas flabeladas amplexicaules, de margem serreada, com glândulas possivelmente secretoras de sais, entre os dentes, de venação acródroma a paralelódrôma e uma ampla distribuição gondvânica (Mohr et al., 2006 a,b). Um taxa próximo as Bromeliaceae, embora com distinções, está em estudos por Leme *et al.* (2005). Um terceiro taxa, de possível afinidade com monocotiledôneas aquáticas, é *Iara iguassu* (Fanton *et al.*, 2006a,b,d). Outras formas de monocotiledôneas ainda aguardam estudo.

As magnoliídeas possivelmente são o grupo angiospérmico mais comum, representadas por frutos simples ou agrupados (carpelos presos a pedicelos), e por fósseis mais completos incluindo brotos e flores em conexão orgânica. Entre esses citam-se: *Araripia florífera* (Mohr & Eklund, 2003), possível membro extinto das Laurales ou membro da linhagem tronco lauraleana, ou ainda mais basal, constituindo parte da linhagem- tronco de Magnoliales e Laurales, dada sua forma foliar variável como células de óleos eterais, pêlos sobre a lâmina foliar, hipanto em forma de taça profunda, com muitos órgãos florais arranjados helicoidalmente, como atualmente em Calycanthaceae.

Outra forma do grupo magnoliídeo é *Endressinia brasiliana* (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004), com folhas relativamente pequenas, com células de óleo etereal, exibindo detalhes de sua estrutura reprodutiva: flores hermafroditas com carpelos apocárpicos helicoidalmente arranjados e estaminódios largos com glândulas, interpretados como possíveis órgãos odoríferos que podiam desempenhar um papel importante na polinização. Pode ser ainda, uma forma irmã de Eupomatiaceae ou representar uma linhagem extinta ou morfologia de estaminódios convergentes.

Entre as possíveis famílias de Eudicotyledonae, estariam provavelmente presentes as Ranunculaceae, Nelumbonaceae e Platanaceae (Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2007 e Mohr *et al.*, 2007), todas ainda aguardando estudo.

A flora aquática da Formação Crato

No Membro Crato, algumas plantas foram descritas como de hábito aquático (hidrófilo ou higrófilo): *Pluricarpellatia peltata* Mohr, Bernardes-de-Oliveira & Taylor, 2008, Taxon A (Mohr *et al.*, 2008), *Klitzschophyllites flabellatus* (Mohr & Rydin, 2002) Mohr, Bernardes-de-Oliveira, Barale & Ouaja, 2006, anteriormente descrita como *Trifurcatia flabellata* Mohr &

Rydin, 2002 ou *Nymphaeites choffatia* (Saporta) Teixeira (Duarte, 1985) e *Iara iguassu* Fanton, Ricardi-Branco, Dilcher & Bernardes-de-Oliveira, 2006d).

Entre essas espécies são tratadas aqui, devido ao relacionamento com as ninfeias (angiospermas basais aquáticas), *Pluricarpellatia peltata* e Taxon A. As ninfealeanas consistem em plantas aquáticas perenes, de distribuição mundial ampla e estão presentes na flora eocretácea do Crato. Na forma de: folhas isoladas, folhas conectadas a caules e a estruturas reprodutivas, bem como espécimes completos (Mohr & Friis, 2000). Relações entre as ninfeáceas e insetos ocorrem, especialmente, com besouros da subfamília Donaciinae, têm atualmente, uma relação muito próxima com flores de ninfeáceas (Schneider & Moore, 1977).

CAPÍTULO III

Insetos da Formação Santana, Membro Crato

Considerações sobre os insetos aquáticos e fitófagos da Formação Santana, Membro Crato.

Os insetos ocupam praticamente todos os nichos ambientais, inclusive os habitats aquáticos, estando ausentes apenas nas águas marinhas subtidais. Alguns indivíduos vivem somente uma fase do ciclo de vida na água (alguns Coleoptera, Trichoptera e Lepidoptera), outros são, integralmente, aquáticos (ex. alguns Heteroptera), também são encontrados no epineuston (sobre o filme de tensão superficial da água) ou são semi-aquáticos, habitando às margens de lagos e rios (ex. alguns *Collembola*) (Resh & Rosenberg, 1984; Froehlich, 1999).

Apenas a partir do Eocretáceo, as famílias atuais de insetos ocorrem no registro fóssil (Grimaldi, 1990, 1991). Há somente três localidades com insetos cretáceos gondvânicos. A maior e mais diversificada delas é a bacia do Araripe, onde os insetos são reconhecidos há cerca de 60 anos (Costa Lima, 1950) e exibem boa preservação na forma de moldes da morfologia externa (Martins-Neto, 1996).

Em geral, os fósseis de insetos são encontrados em rochas sedimentares detríticas ou químicas, bem como em âmbar (resina vegetal), onde até os tecidos do corpo podem ser preservados. Em calcários finos como os do Membro Crato (Cretáceo Inferior da bacia do Araripe), há também boa preservação na forma de moldes da morfologia externa (Martins-Neto, 1996; Martill et al., 2005).

Na assembléia do Crato, pelo menos 15 ordens ainda viventes de insetos ocorrem: Ephemeroptera, Odonata, Dermaptera, Isoptera, Homoptera, Hymenoptera, Raphidioptera, Diptera, Trichoptera, Blattodea, Coleoptera, Orthoptera, Neuroptera, Phasmatodea, Heteroptera (Pinto & Purper, 1986; Martins-Neto, 1987 a, b, c; Grimaldi, 1991; Martins-Neto,

2006). Os insetos aquáticos perfazem um total de 22% dessa paleoentomofauna (Figura 12) (Menon & Martill, 2007).

Entre os insetos fitófagos e aquáticos (pelo menos numa fase de sua vida), que se diversificaram no Mesozóico, estão presentes na paleoentomofauna do Crato, membros de todas as ordens: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Thysanoptera, Orthoptera, Ephemeroptera e Lepidoptera (Brito, 1984; Grimaldi, 1991; Kenrick & Davis, 2004; Martins-Neto, 2006; Menon & Martill, 2007). Entre os exclusivamente aquáticos citam-se os: Ephemeroptera e Hemiptera (belostomatídeos) e, entre os parcialmente aquáticos, fitófagos ou omnívoros, os Odonata, Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Trichoptera.

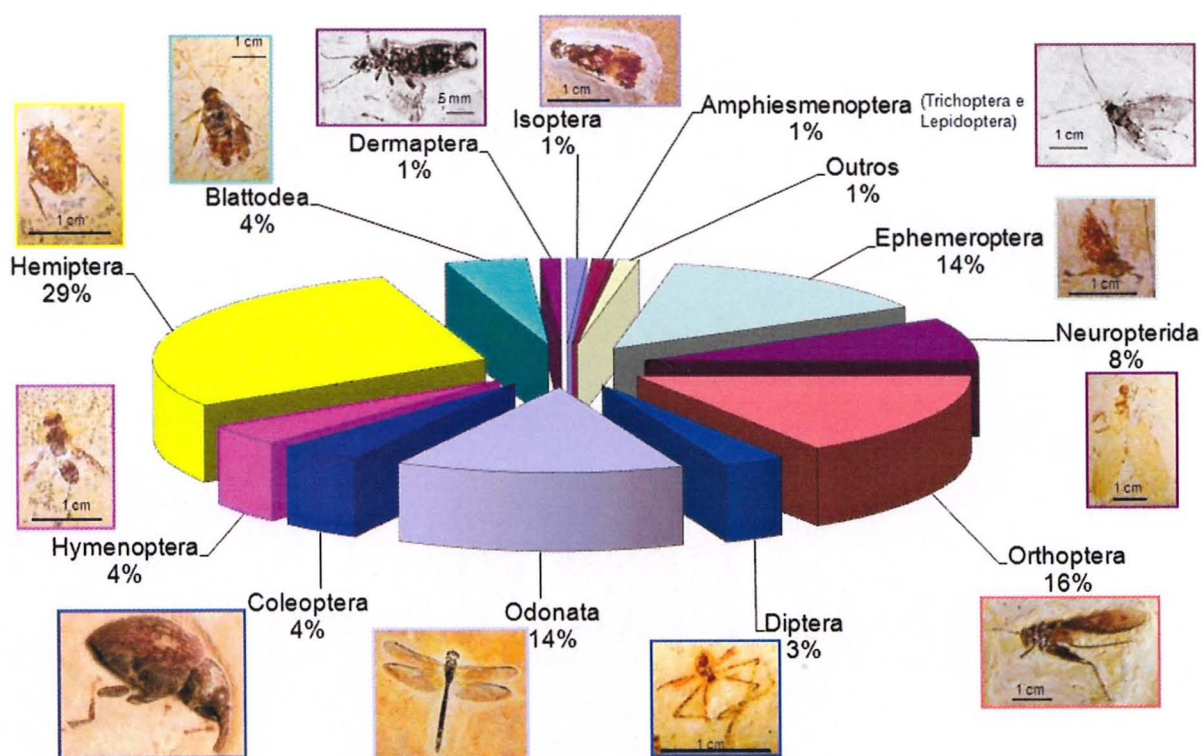


Figura 12. Ocorrência das ordens de insetos descritas para o Membro Crato. Adaptado de Menon & Martill (2007).

A Ordem Ephemeroptera (efêmeras) é de insetos hemimetábolos (ninfas ou náíades e estágio alado). As náíades são de hábito aquático, abundantes nos fundos de riachos e pequenos lagos. Possuem aparelho bucal mastigador bem desenvolvido, de hábito filtrador, perfurador, predador ou raspador, alimentando-se de uma variedade de detritos, algas, macrófitas e animais. A oviposição ocorre na água com período de incubação curto (Merritt, 1984; Gallo *et al.*, 2002). A ordem é representada no Crato pela Família Ephemeridae, hoje

comum na Laurásia, mas escassa na área tropical. Algumas ninfas do Crato têm morfologia de habitantes de águas correntes (Grimaldi, 1991).

A Ordem Hemiptera, cosmopolita, é representada por percevejos, cigarras, afídeos e pulgões; tem peças bucais adaptadas à perfuração e sucção; a maioria é fitófaga, alimentando-se de seiva e outros sucos produzidos por plantas (Homópteros), enquanto outros são hematófagos ou entomófagos (como alguns Heterópteros). A fitofagia deles causa deformações na parte aérea da planta ao sugar a seiva (galhas do limbo foliar), em geral formadas por indivíduos jovens. Podem também atacar raízes, ocasionando galhas, nodosidades e alterações no sistema radicular. Em algumas espécies, os ovos são pedunculados e como as ninfas, fixos à face inferior das folhas. A subordem Heteroptera apresenta muitas espécies aquáticas na América do Sul tropical, habitam ambientes lânticos e lóticos ou no epineuston, enquanto as semi-aquáticas, margens de corpos aquosos. As espécies fitófagas ovipositam sobre as folhas ou endofiticamente ou no substrato (Merritt, 1984; Ruppert & Barnes, 1996; Froehlich, 1999; Storer *et al.*, 2000; Gallo *et al.*, 2002; Gillot, 2005). A ordem corresponde a 23% dos espécimes do Membro Crato (Martill *et al.*, 2007).

A Ordem Odonata (libélulas e agriões) é hemimetábola, anfibiótica, cosmopolita, com adultos e ninfas predadoras. As ninfas são aquáticas e habitam todos os corpos de água doce, incluindo habitats raros como bromélias, zonas de respingo de córregos e de quedas de água, mas em geral são de águas calmas. Algumas espécies possuem ovipositor capaz de perfurar ramos de plantas no ato da postura (endofítica). Em outros casos, a postura ocorre na água ou sobre as plantas (exofítica) (Merritt, 1984; Grimaldi, 1991, Ruppert & Barnes, 1996; Storer *et al.*, 2000; Gallo *et al.*, 2002).

A Ordem Coleoptera (besouros e brocas) corresponde à maior parte dos insetos (~300.000 espécies), holometábolos, de aparelho bucal mastigador bem desenvolvido e regime alimentar variado, tanto na forma larval como nos adultos. Muitas espécies são fitófagas, predadoras, necrófagas ou coprófagas. Algumas espécies aquáticas são comuns em lagos ou riachos calmos. As larvas de crisomelídeas do gênero *Donacia* Fabricius obtém oxigênio perfurando câmaras de ar nos caules de plantas aquáticas, principalmente ninfeáceas (Merritt, 1984; Askevold, 1991; Grimaldi, 1991; Ruppert & Barnes, 1996; Storer *et al.*, 2000; Gallo *et al.*, 2002).

Estudos recentes têm evidenciado a íntima relação de alguns desses grupos de insetos com as ninfealeanas, causando várias formas de danos às folhas, pecíolos, caules e raízes

(Merritt & Cummins, 1984; Center *et al.*, 2002). Donaciinae é um grupo de coleópteros que se alimenta e ovoposita, exclusivamente, sobre porções submersas de folhas, caules e pedúnculos de ninfeáceas. Seu documentário fóssil, representado pela maioria dos grupos derivados, recua até 58 Ma, pelo menos na América do Norte (Askevold, 1990 a, b). Observa-se ainda que tais danos dependam das características climáticas, que afetam ambos (insetos e plantas), do ponto de vista ecológico e geográfico (Gallo *et al.*, 2002; Martins-Neto, 2006).

A Ordem Diptera (moscas, mosquitos, etc.) é holometábola, com forma do corpo e peças bucais variáveis (sugadoras, perfuradoras, lambedoras, etc.). As larvas são, no geral, vermiformes, enquanto as pupas móveis ou imóveis, envolvidas pelo pupário, ocorrem no solo, na água, nas plantas, etc. As larvas desenvolvem-se em meio terrestre ou aquático. Adultos são terrestres e polípagos e muitos machos são sugadores de plantas aquáticas. A forma e a postura dos ovos são variadas: ovipositam em meio líquido com estrutura especial para a flutuação, em plantas aquáticas e em outros substratos. Espécies cecidógenas causam galhas em diversas plantas. Outras são minadoras, cujas larvas abrem galerias nas folhas ou atacam as raízes (Merritt, 1984; Ruppert & Barnes, 1996; Storer *et al.*, 2000; Gallo *et al.*, 2002). Na assembléia do Crato, há espécimes de Tipulidae (mosquito delgado de pernas longas e frágeis), que são semi-aquáticos, e membros da família Chironomidae, larvas aquáticas ou semi-aquáticas, encontradas em corpos de água doce (Grimaldi, 1991).

A Ordem Neuroptera (crisopas, formigas-leão e megalópteros) é holometábola, cujos adultos possuem aparelho bucal mastigador. A maioria é terrestre, mas alguns, anfibióticos. As larvas aquáticas são predadoras com mandíbulas suctórias. Suas pupas não formam casulo. Nos crisopídeos, a postura apresenta ovos localizados na extremidade de um fio milimétrico, delgado, produzido por secreção, fixo no limbo ou pecíolo das folhas. Os sisirídeos ovipositam sobre plantas flutuantes (Merritt, 1984; Ruppert & Barnes, 1996; Storer *et al.*, 2000; Gallo *et al.*, 2002). No Crato, estão representados pelos Myrmeleontidae e Chrysopidae (Grimaldi, 1991).

A Ordem Trichoptera (friganas e mariposas d'água) é holometábola, com aparelho bucal mastigador rudimentar e mandíbulas atrofiadas. Seus ovos, envoltos por massa gelatinosa, transparente e esverdeada, ficam em cursos de água doce ou pântanos. Fixas à superfície ou no fundo da água até que nascem. As larvas aquáticas secretam uma seda fluida com a qual constroem seus próprios abrigos de vários materiais diferentes. Esses abrigos podem ser fixos ou móveis. Suas larvas são carnívoras ou alimentam-se de algas, tecidos de plantas vasculares e microorganismos. Os adultos vivem próximos dos rios, lagos, etc, e não

se alimentam de substâncias sólidas. A maioria suga o néctar das flores e alimenta-se de partículas vegetais ou animais (Merritt, 1984; Grimaldi, 1991; Ruppert & Barnes, 1996; Storer *et al.*, 2000).

Os danos causados pelos insetos às plantas são variáveis e são observados em todos os órgãos vegetais. Dependendo da densidade populacional da planta, do estágio de desenvolvimento, da estrutura vegetal atacada e da duração do ataque, poderá haver maior ou menor prejuízo, quantitativo e/ou qualitativo. Com base no atualismo, tais danos também dependem das características climáticas, que afetam ambos, insetos e plantas, do ponto de vista ecológico e geográfico (Gallo *et al.*, 2002; Martins-Neto, 2006).

Interação de insetos e plantas

A análise de interações inseto-planta, nos registros fósseis, é ainda um campo relativamente novo na paleontologia. Há duas décadas, fitofósseis foliares portadores dessas evidências eram considerados como mal preservados e descartados. Após observação minuciosa e com base em critérios atualísticos, foi possível identificar e distinguir a má preservação decorrente de transporte, daquela causada por organismos, antes mesmo do seu desprendimento da planta-mãe (Adami-Rodrigues *et al.*, 2004; Kenrick & Davis, 2004; Taylor *et al.*, 2009).

À medida que a ciência e a tecnologia avançam mais se conhece sobre a interação entre os organismos e as plantas, com um aspecto sempre evidente sobre a questão da sobrevivência (Zhamoyda & Lepekhina, 1974; Herrera & Pellmyr, 2002).

A evolução dos ecossistemas também inclui ambos, animais e plantas. O período Cretáceo evidencia através dos registros paleontológicos, em geral, e paleobotânicos, a evolução da flora neste período e as inter-relações com os demais organismos (Krassilov, 1983).

Pesquisas sobre os danos causados por outros organismos em folhas de angiospermas viventes ou fósseis foram classificados por seus tipos de estruturas, avaliando os mecanismos geradores de suas formas. O levantamento desses dados possibilita interpretações sobre evolução e co-evolução de insetos e plantas e inferências paleoambientais. Podem ser observadas atividades alimentares de remoção de limbo foliar, de mineração, de

esqueletização, de incisões relacionadas à perfuração-sucção, galhas e oviposição (Scott & Titchener, 1999; Adami-Rodrigues *et al.*, 2004; Martins-Neto, 2006; Labandeira *et al.*, 2007; Braz *et al.*, 2009; Braz *et al.*, 2010c,d; Wappler & Ben-Dove, 2008; Horn *et al.*, 2011).

Grãos de pólen encontrados nas partes posteriores do intestino médio dos segmentos abdominais de Hemipteros (*Anthoxyela anthophaga*), do início do Cretáceo registram atividades de biocenose. Em folhas de angiospermas (Umaceae e Juglandaceae) também é encontrada alimentação marginal, simultaneamente no registro paleontológico (lago Baysa) de insetos desse grupo, o que sugere que larvas (*Anthoxyela*) alimentavam-se usualmente de suas folhas (Krasilov & Rasnitsyn, 1982).

Normalmente, essa correlação do organismo causador do dano e o próprio é difícil de ser estabelecida e se encontra fundamentada sobre critérios atualísticos, pois o agente quase nunca é encontrado fossilizado em associação.

Entretanto, em tafocenoses, mormente de ambientes lacustres, como aquela do Membro Crato, Aptiano inferior da bacia do Araripe, situada no interior do Nordeste do Brasil, com uma assembléia abundante e diversificada de fitofósseis e também de artrópodes, existe um desafio à tentativa de associar os danos fossilizados aos atuais, buscando inferências com o possível agente causador. Esta correlação tem especial importância visto que, a partir do Cretáceo, houve uma intensa coevolução entre angiospermas e insetos.

CAPÍTULO IV

Síntese Geográfica e Geológica da Bacia do Araripe

Geologia da Bacia do Araripe

A bacia do Araripe apresenta uma seqüência sedimentar predominantemente mesozóica, e faz divisa com outras pequenas bacias tafrogênicas interiores do Nordeste do Brasil, que foram depositadas em consequência dos fenômenos relacionados à abertura do Oceano Atlântico Sul, no fim do Jurássico, início do Cretáceo. Esses fenômenos provocaram o desenvolvimento de uma série de vales- riftes, cujo preenchimento lítico ficou preservado em muitas bacias da margem atlântica da América do Sul e da África (Mabesoone, 1971; Rolim & Mabesoone, 1982; Mabesoone, 1996; Ponte, 1996; Ponte & Ponte-Filho, 1996; Petri, 1983; Arai, 2006).

Depósitos cretáceos brasileiros ocorrem em bacias intracratônicas, como em bacias costeiras, sendo mais espessos nas intracratônicas, e estão intimamente relacionados à evolução tectônica do país (Petri, 1983). As “bacias interiores ou bacias do nordeste brasileiro” constituem um conjunto de pequenas bacias fanerozóicas, situadas entre as bacias de Tucano-Jatobá, Parnaíba e Potiguar, que originalmente fizeram parte de uma única bacia, que sofreu falhamentos e apenas parcialmente preservadas em blocos de falhas, que guardam relações/conexões próximas com o Araripe (Cordani, et al., 1984; Petri, 1983; Tibana & Terra, 1981; Brito- Neves, 1990), suas estratigrafias indicam que esses fragmentos passaram por situações geológicas distintas. O processo de rifteamento que originou a separação da América do Sul e África, também foi responsável pela origem e evolução dessas “bacias” interiores do nordeste brasileiro (Mabesoone, 1996; Ponte & Ponte-Filho, 1996; Berthou, 1988).

A bacia do Araripe está situada nos limites dos estados do Ceará, Pernambuco, Paraíba e Piauí, e encontra-se inserida na região do Cariri (Figura 13). É a mais extensa dessas bacias interiores do nordeste brasileiro e encontra-se situada dentro da província estrutural “Borborema”, extensiva a todas as bacias sedimentares, particularmente às interiores do Nordeste Oriental, sobre rochas do embasamento Brasileiro e coberturas do Fanerozóico (Brito Neves, 1990; Almeida et al.,1977).

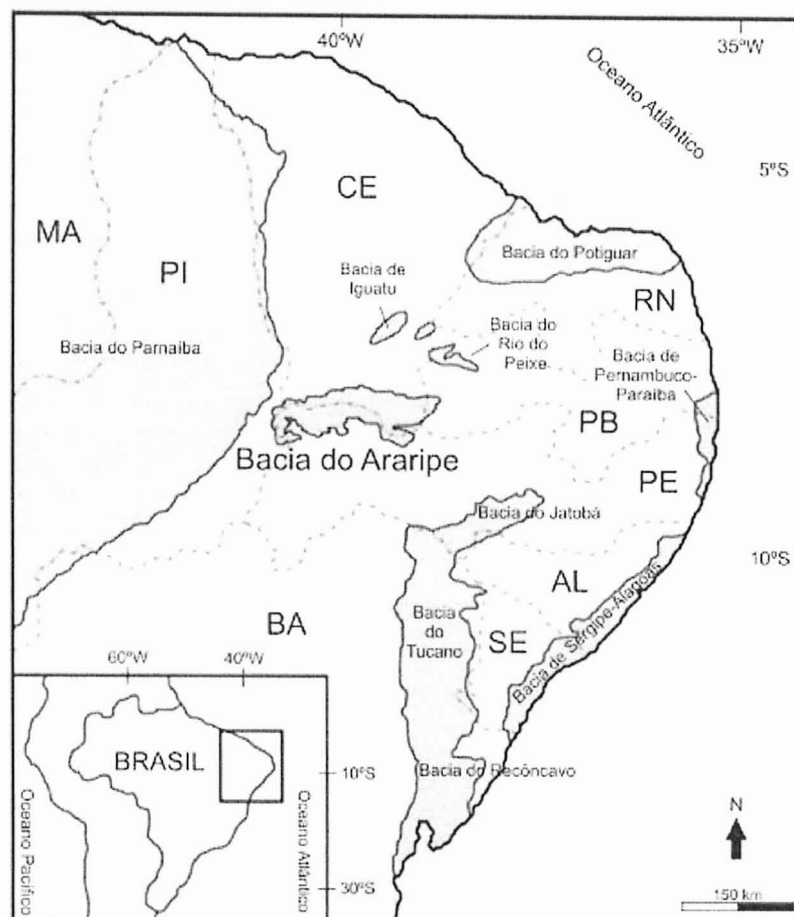


Figura 13. Mapa de localização da bacia do Araripe, NE, Brasil. Modificado de Martill *et al.* (2007).

A bacia do Araripe destaca-se na geomorfologia da região nordeste do Brasil pela existência da chapada com uma feição geomorfológica em forma de retângulo, relativamente alta e alongada no sentido leste-oeste, de topo plano mergulhante suavemente para oeste e limitada por escarpas erosivas e íngremes, denominada de Chapada do Araripe (Assine, 2007). Tem uma extensão longitudinal de aproximadamente 180 km no sentido E-W, e transversal um pouco variável, ao redor de 50km N-S. No lado oriental, a altitude aproximada é de 950m, enquanto no sentido das proximidades da fronteira com o Piauí, atinge cerca de 700m (Brito, 1990).

Essas estruturas são parte essencial na evolução dessa bacia, entre os principais sistemas de geofraturas, que cortam essa província (Borborema), na zona transversal, com orientação E-W. Destacam-se as geofraturas dos estados da Paraíba e Pernambuco, desde a região litorânea, até a parte oriental do estado do Piauí, recoberta pelos estratos sedimentares da sinéclise do Paraíba (Ponte, 1996). Ao norte esta bacia também faz limite pelo Lineamento de Patos, ou da Paraíba, ao sul pelo Lineamento de Floresta, ou de Pernambuco. Ainda dentro dos limites da zona transversal, os falhamentos pré-cambrianos são orientados principalmente no sentido NE-SW, onde para leste converge com o Lineamento de Pernambuco (Figura 15). Entre os principais falhamentos estão incluídos os pertencentes ao Sítio dos Moreiras, Sítio da Conceição, ou do Boqueirão dos Coxos, São José do Belmonte, Afogados da Ingazeira, dentre outros, e também são registradas, mas de forma secundária, como fraturas com orientação NW-SE e E-W (Rand & Manso, 1984; Ponte, 1996; Ponte & Ponte-Filho, 1996).

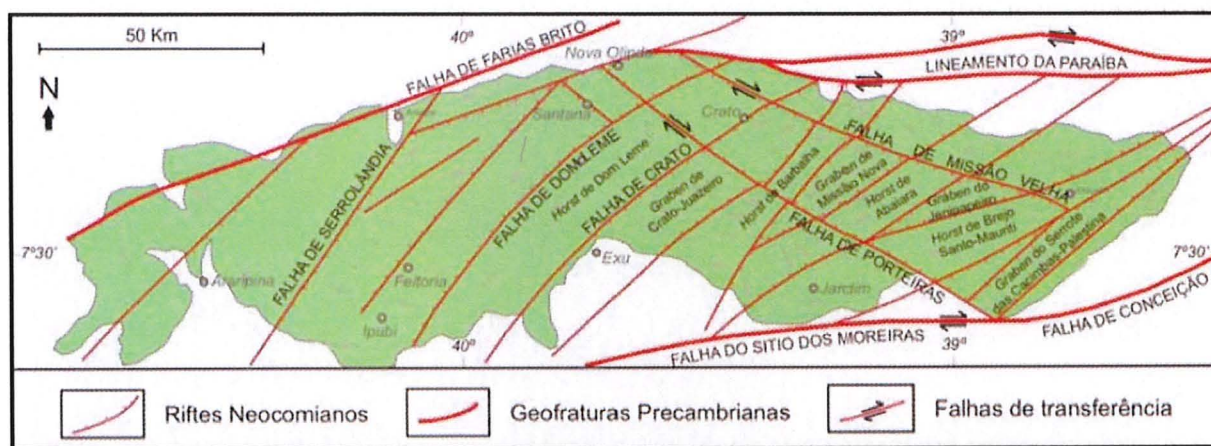


Figura 15. Mapa das feições estruturais da bacia do Araripe, NE, Brasil. Modificado de Ponte (1996).

Arquitetura Geral da Bacia do Araripe

A arquitetura da bacia do Araripe é constituída por dois compartimentos superpostos, de estilos estruturais diferentes, onde na parte inferior situa-se uma zona de riftes, localizadas no embasamento precambriano, na parte superior, ocorre uma cobertura de estrutura tabular, sub-horizontal, que encobre de forma discordante, as bacias do tipo rifte, (excluindo o vale do Cariri), e que se espriam sobre as áreas adjacentes do embasamento precambriano, e são evidenciadas através de linhas de reflexão sísmica (Brito Neves, 1990; Ponte, 1996; Ponte & Ponte-Filho, 1996).

A bacia do Araripe possui uma zona de riftes, que foram formados durante a reativação de geofraturas precambrianas, resultantes do tectonismo tafrogênico, eocretáceo (Neocomiano), denominada de “Reativação Vealdeniana” (Almeida, 1967) e conhecida na literatura de bacias sedimentares do nordeste brasileiro. Estas zonas de riftes atingem aproximadamente, 170 km de comprimento no sentido E-W, com uma variação de 30 a 50 km de largura (Ponte, 1996).

Ocorrem “grabens” assimétricos, colaterais, com orientação no sentido NE-SW, e mergulhos de polaridades similares para NW. Apresentam três grupos de falhamentos, a) conjunto dominante em direção N 40° e 55°E, que está de acordo com a orientação principal da trama estrutural do embasamento; b) o segundo conjunto em direção E-W, está de acordo com as orientações dos Lineamentos da Paraíba e Pernambuco; e c) o terceiro conjunto com menor frequência, com orientação N60° e 65°W, concordante com a trama estrutural do embasamento (Ponte, 1996).

O compartimento estrutural de estilo rifte, da bacia do Araripe, se encontra exposto, em superfície no Vale do Cariri, mas também evidenciado com maior precisão, através de levantamentos gravimétricos (Rand & Manso, 1984) e magnetométricos, sobre a chapada do Araripe, tornando possível a identificação de duas sub-bacias: Sub-bacia do Cariri (ou sub-bacia –Leste) e Sub-bacia de Feitoria (ou Sub-bacia-Oeste), que são separadas por um alto estrutural, denominado “Horst de Dom Leme”. A Sub-bacia do Cariri está limitada a oeste pelo “Horst de Dom Leme”, pela falha de Crato, e estende-se para leste até a localidade de Bonito de Santa Fé, na Paraíba, e faz contato, por falha, com o embasamento precambriano. Ao norte, a Sub-bacia do Cariri está limitada pela falha transferente de Missão Velha, contra uma plataforma rasa e falhada, e mergulha suavemente no sentido SE, balizada pelas cidades de Missão Velha, Milagres e Mauriti, atinge uma espessura em torno de 1400m.

A Sub-bacia de Feitoria encontra-se quase totalmente soterrada sobre a chapada do Araripe, sendo seus limites reconhecidos apenas através de levantamentos gravimétricos e magnetométricos. Está limitada a leste pelo, “Horst de Dom Leme” e a oeste pela falha de Serrolândia, atinge uma espessura de, aproximadamente, 1.900m (Ponte, 1996).

Evolução Tectônica da Bacia do Araripe

A primeira classificação de bacias sedimentares brasileiras com base na tectônica de placas teve como pioneiro o trabalho de Asmus & Porto (1972). Posteriormente, Figueiredo & Raja-Gabaglia (1986) deram continuidade a essa linha de pesquisa com o trabalho “Sistema Classificatório Aplicado às Bacias Sedimentares Brasileiras”, baseados no trabalho: “ O Sistema Global de Classificação de Bacias”, de Kingston et al., (1983, *In* Figueiredo, 1986), porém Figueiredo & Raja-Gabaglia (1986) não contemplaram a bacia do Araripe.

Esses estudos representaram um avanço na classificação das bacias sedimentares, por permitir a classificação de vários estágios evolutivos das bacias policíclicas, tendo início à descrição da evolução tecto-sedimentar das bacias sob três parâmetros: a) Tectônica formadora da bacia; b) Ciclos e estágios deposicionais e c) Tectônica transformadora da bacia. Essa classificação teve como escopo facilitar a ordenação e a racionalização dos conhecimentos, permitindo estudos comparativos nas previsões geológicas, sendo utilizados em fins científicos e econômicos (Ponte & Ponte-Filho, 1996).

A maioria das bacias sedimentares mesozóicas emersas da margem continental brasileira foram, ou são objetos de intensa atividade exploratória para petróleo. Estas atividades permitiram através da utilização de dados fornecidos por métodos indiretos de prospecção (sísmica, gravimetria, magnetometria, eletrorresistividade) e diretos através das análises de perfurações de poços, base para estudos mais completos e interpretações mais seguras sobre o arcabouço estrutural e inferências acerca da evolução geológica dessas bacias (Oyeda Y Oyeda, 1983).

As bacias marginais brasileiras estão intimamente relacionadas com a evolução tectônica das placas Africana e Sulamericana, principalmente as bacias mesozóicas emersas que estão diretamente associadas à fase tafrogênica, de fraturamento do continente Gondwana, no Eocretáceo, a abertura e implantação do Oceano Atlântico Sul, que se estabeleceu entre essas placas (Ojeda Y Ojeda, 1983).

A bacia do Araripe é uma das bacias sedimentares que se originou através dessa evolução de processos tectônicos responsáveis pela fragmentação do Gondwana (Ponte, 1996; Ponte & Ponte-Filho, 1996; Brito Neves, 1990; Petri, 1983; Assine, 1992).

A evolução tectono-sedimentar dessa bacia divide-se em cinco fases sequenciais: a) Tectono-seqüência Beta, de idade neo-ordoviciana a siluriana, representada na bacia do Araripe pela Formação Mauriti (antiga Formação Tacaratu), que ocorre em uma extensa sinéclise interior, e que não tem relação genética com a evolução tecto-sedimentar da bacia

mesozóica, de idade supostamente siluriana, está assentada sobre a discordância pré-fanerozóica; b) Tectono-sequência Pré-rifte, de idade neojurássica a eocretácea, representada pelas formações Brejo Santo e Missão Velha de idade Jurássica, e limitada na base pela discordância pré-mesozóica; c) Tectono-sequência Rifte ou Sin-rifte, de idade eocretácica (neocomiana), representada pela Formação Abaiara de idade Neocomiana; d) Tectono-sequência Pós-rifte, que representa o último ciclo sedimentar, transgressivo/regressivo, representada pelo Grupo Santana e Formação Exu, de idade Eocretácea, que se encontra assentada sobre a discordância pré-aptiana; e) Tectono-sequência Zeta, que inclui coberturas de depósitos eluvionares, coluvionares (tálus) e aluvionares, de idade cenozóica (Ponte, 1996; Ponte & Ponte-Filho, 1996; Ponte et al., 1997).

Designa-se aqui o termo “tectono-sequência” como uma unidade estratigráfica formada por associações tridimensionais de sistemas deposicionais geneticamente relacionados, limitada, no topo e na base, por discordâncias ou descontinuidades deposicionais. Também foram reconhecidas para a bacia do Araripe, três discordâncias regionais: a) discordância pré-fanerozóica; b) discordância pré-mesozóica e c) discordância pré-aptiana (Assine, 1992; Ponte, 1993; Ponte & Ponte-Filho, 1996).

Litoestratigrafia da Bacia do Araripe

A litoestratigrafia da bacia do Araripe ainda é objeto de muitos estudos e controvérsias, devido ao grau de complexidade da sua origem e evolução litoestratigráfica desde a identificação preliminar e pioneira de suas respectivas sequências sedimentares, através da análise dos processos tectônicos formadores e modificadores destas sequências, culminando na classificação de bacia policíclica (Brito-Neves, 1990; Ponte-Filho, 1992).

O trabalho pioneiro na descrição litoestratigráfica da bacia do Araripe foi de Small (1913), que a subdividiu em quatro unidades litoestratigráficas: a) conglomerado basal; b) arenito inferior; c) calcáreo S'antanna; d) arenito superior.

Posteriormente essa subdivisão foi redefinida e renomeada como Formações Santana, Missão Velha, Exu e Cariri, por Beurlen (1962; 1963) e com base da litoestratigrafia da bacia estimou uma espessura sedimentar de, aproximadamente, 850m (Assine, 2007).

Após os trabalhos de Beurlen, surgiram diversos trabalhos e propostas estratigráficas diferentes, a grande maioria com base unicamente em dados de superfície. Mas após a década de 80, quando a bacia foi objeto de intensas pesquisas voltadas para a avaliação do potencial petrolífero, teve início o levantamento gravimétrico (Rand & Manso, 1984), que demonstrou que a espessura sedimentar era muito maior que os 850 m estimados por Beurlen (1962, 1963).

Esses dados atrelados aos trabalhos de mapeamento geológico (Ghignone et al., 1986) deram impulso ao conhecimento da estratigrafia da bacia, que foi consolidado com os trabalhos de Ponte & Appi (1990), Assine (1992), Ponte-Filho (1992) Ponte & Ponte-Filho (1996).

Muitos outros trabalhos e propostas estratigráficas foram publicados desde então, por diversos autores sendo a maioria com base na litoestratigrafia da bacia sedimentar. A infinidade de trabalhos acerca dessa bacia continua a gerar muitas discussões e controvérsias em relação a idade e nomenclatura mais apropriadas. Sobressaem-se os trabalhos de: Beurlen (1962; 1963); Barros (1963); Braun, 1964; 1966; Silva Santos & Valença (1968); Beurlen (1971); Mabesoone & Tinoco (1973); Lima (1978b, 1979a); Petri & Fúlfaro (1983); Ghignone et al.,(1986); Silva (1986a,b); Viana & Cavalcante (1989); Ponte & Appi (1990); Assine (1992); Martill & Wilby (1993), Neumann & Cabrera (1999) entre outros.

Mas o arcabouço basilar para a bacia do Araripe ficou estabelecido até o momento, pelos trabalhos bastante expressivos de Ponte & Appi (1990) e Assine (1992), com base na moderna concepção da estratigrafia, que se equivalem em termos de sucessão das sequências, apenas divergindo em relação a terminologia litoestratigráfica (Arai, 2006).

O registro sedimentar da Bacia do Araripe é ainda considerado de natureza incompleta (Petri, 1983; Brito-Neves, 1990; Assine, 1992), bem como o número reduzido de informações de subsuperfície, sendo acrescentado aos dados já existentes dessa bacia e de bacias adjacentes, à análise através de paleocorrentes, uma ferramenta de grande potencial na reconstrução da evolução tecto-sedimentar (Assine, 1994).

Devido às constantes modificações ocorridas na nomenclatura litoestratigráfica desta bacia, e respeitando o quesito prioridade, como preceitua o Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica (Petri, et al., 1986a,b).

Apesar da nomenclatura litoestratigráfica mais conhecida e utilizada no exterior pertencer a Martill & Wilby (1993), baseados na proposta de Beurlen (1963), e concordante

com algumas alterações propostas por Neumann & Cabrera (1999), optou-se seguir nesta dissertação de mestrado as denominações propostas por Ponte & Appi (1990) e Assine, (1992, 2007). Ambos revisaram e discutiram as unidades litoestratigráficas e apresentaram algumas novas proposições, que tiveram como base critérios relacionados à prioridade, duplicidade de denominações e inconsistência de algumas proposições (Figura 16) (Assine, 2007).

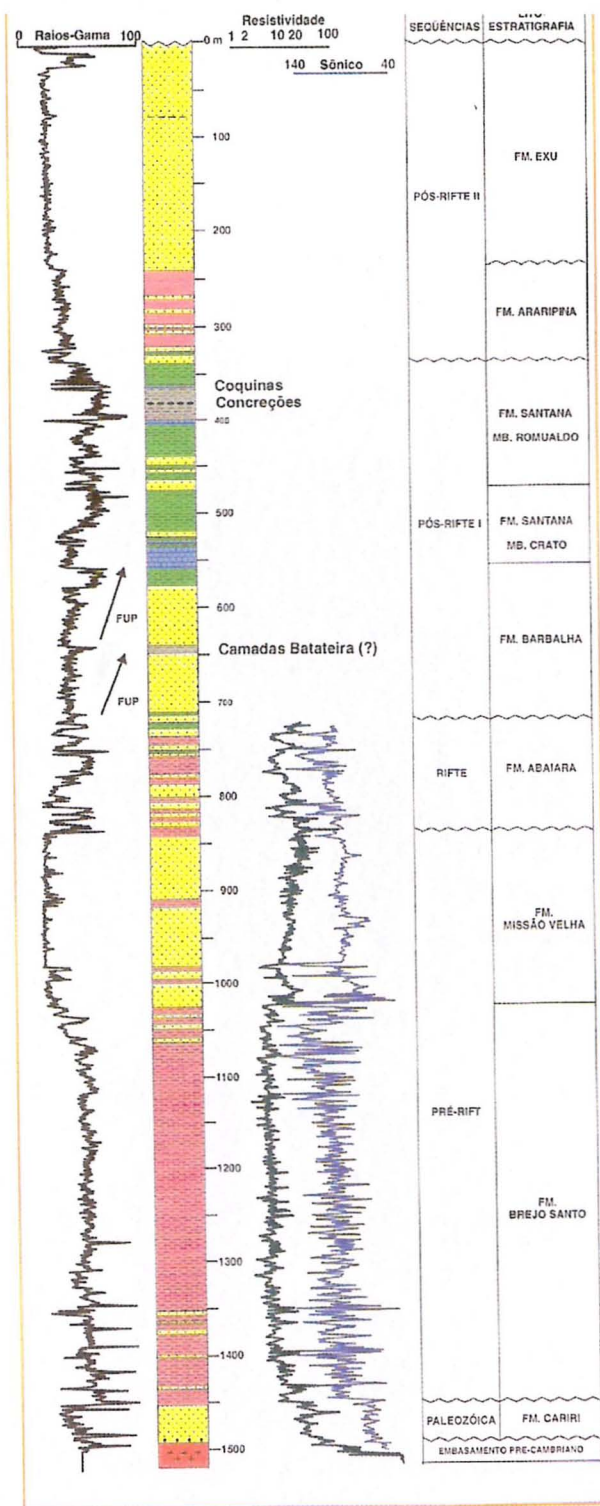


Figura 16. Perfil do Poço 2-AP-1-CE (FUP = Granodecrescência ascendente). Extraído de Assine (2007).

Ponte & Appi (1990) propuseram as denominações de Grupo Araripe, Formação Santana, e concordaram com as designações Formações Exu, Abaiara, Missão Velha e Brejo Santo conforme a proposta de Assine (1992), e ainda concordaram com a Formação Santana dividida em Membros Crato, Ipubi e Romualdo conforme Beurlen (1971) (Figura 17).

Small (1913)	Beurlen (1962)	Beurlen (1963)	Gasparly & Anjos (1964)	Beurlen (1971)	Lima (1978)	Silva (1983)	Assine (1990)	Ponte & Appi (1990)	Martill & Wilby (1993)	Neumann & Cabrera (1999)
ARENITO SUPERIOR	FORMAÇÃO EXU	FORMAÇÃO EXU	FORMAÇÃO FERREIRA NOVA	FORMAÇÃO EXU	FORMAÇÃO EXU	FORMAÇÃO EXU	FORMAÇÃO EXU MEMBRO SUPERIOR MEMBRO INFERIOR	FORMAÇÃO EXU FORMAÇÃO ARAJARA	FORMAÇÃO EXU	FORMAÇÃO EXU FORMAÇÃO ARAJARA
CALCÁRIOS DE SANTANA	FORMAÇÃO SANTANA	FORMAÇÃO SANTANA	FORMAÇÃO SANTANA	MEMBRO ROMUALDO	FORMAÇÃO SANTANA	FORMAÇÃO SANTANA	FORMAÇÃO SANTANA	MEMBRO ROMUALDO	FORMAÇÃO SANTANA	FORMAÇÃO ROMUALDO
		FORMAÇÃO CRATO		MEMBRO IPUBI						
ARENITO INFERIOR	FORMAÇÃO MISSÃO VELHA	FORMAÇÃO MISSÃO VELHA	FORMAÇÃO MISSÃO VELHA	FORMAÇÃO MISSÃO VELHA	FORMAÇÃO SERGI	FORMAÇÃO SERGI	FORMAÇÃO BARBALHA	FORMAÇÃO RIO DA BATAFEIRA	FORMAÇÃO MISSÃO VELHA	FORMAÇÃO MISSÃO VELHA
			FORMAÇÃO BREJO SANTO				FORMAÇÃO ALIANÇA			
CONGLOMERADO BASAL	FORMAÇÃO CARIRI	FORMAÇÃO CARIRI	FORMAÇÃO MAURITI	FORMAÇÃO CARIRI	FORMAÇÃO TACARATU	PALEOZOICO	FORMAÇÃO BREJO SANTO	FORMAÇÃO BREJO SANTO	FORMAÇÃO BREJO SANTO	FORMAÇÃO BREJO SANTO

Figura 17. Principais propostas litoestratigráficas para a bacia do Araripe.

Martill & Wilby (1993), baseados na proposta de Beurlen (1963), elevaram o Membro Crato a categoria de Formação, dividindo-o em três membros: Nova Olinda, Barbalha e Jamacaru e com base nas unidades carbonatadas distintas, esses autores também elevaram a categoria de Formação, os membros Ipubi e Romualdo, restringindo a designação Formação Santana Membro Romualdo, designado como Formação Santana, e dividida em três membros: Araonga, Pedra Branca e Romualdo, onde ocorrem as famosas concreções fossilíferas.

Neumann & Cabrera (1999) elevaram a categoria de Formação os membros Crato, Ipubi e Romualdo, e a Formação Santana que englobava esses membros, elevaram a categoria

de Grupo, com subdivisão em seis unidades carbonatadas para a Formação Crato. Segue-se aqui a litoestratigrafia proposta por Assine (2007).

Formação Santana

A Formação Santana, Andar Alagoas, da bacia do Araripe, é datada como Aptiana-Albiana com base em palinomorfos (Lima, 1978a, b, c, d; Pons et al., 1990) e ostracodes (Coimbra et al., 2002) localizada no Nordeste do Brasil, ocupa praticamente toda a bacia do Araripe. Inicialmente, nessa região se formou em um sistema lacustre, que originou as rochas do Membro Crato, e posteriormente, houve ingressões marinhas pontuais, evidenciadas pela presença da Ecozona *Subtilisphaera* spp., e pelo gênero *Spiniferites* (Arai et al., 1994). Porém, ainda ocorrem dúvidas quanto à região onde aconteceram essas ingressões. Utilizando como ferramenta as análises das paleocorrentes, é mais provável, inferir que a bacia do Araripe fazia parte de uma paleobacia hidrográfica cujos rios corriam para o sul, no sentido das bacias do Reconcavo-Tucano-Jatobá (Assine, 1994; 2007).

A sequência pós-rifte que representa o Aptiano-Albiano na bacia do Araripe, é constituída inicialmente por dois ciclos transgressivos-regressivos, representados por sistemas fluvio-lacustres, sendo o primeiro o intervalo entre a base da Formação Barbalha e a Formação Rio da Batateira (Figura 17), o segundo corresponde ao topo da Formação Barbalha, parte do Membro Crato da Formação Santana, acima ocorrem dois intervalos deposicionais distintos: a) transicional-evaporítico, representado pelo Membro Ipubi; b) transicional-litorâneo, correspondente ao Membro Romualdo (Assine, 2007).

A Formação Santana é reconhecida mundialmente pelo registro fóssil abundante e diversificado e compreende calcários laminados, gipsita, folhelhos escuros, arenitos calcíferos, pelitos e arenitos argilosos. Nos folhelhos mais superiores ocorrem as famosas concreções calcárias (Saraiva et al., 2007).

Na base da Formação Santana, encontra-se o Membro Crato, caracterizado por folhelhos calcíferos interestratificados com calcários laminados, com uma espessura variável. Nas margens da bacia a espessura do registro sedimentar varia de aproximadamente 20-30m, com folhelhos pirubetuminosos, frequentemente calcíferos, com registro abundante de ostracodes, enquanto na parte central, o registro varia em torno de 80 a 120m (Silva et al.,

2002). O topo do Membro Crato é marcado por um nível expressivo, porém descontínuo de evaporitos gipsíticos (Assine, 2007; Martill, 2007).

As sucessões carbonáticas foram geradas, principalmente, nas zonas centrais e marginais da bacia, e foram protegidas dos aportes terrígenos, formando corpos carbonáticos com distintas extensões laterais e espessura, sendo compostas cada sucessão por duas litofácies: ritmito argilo-carbonato (ocorre nas bases das unidades carbonáticas) e os calcários laminados, constituídos, principalmente, de calcita com baixo teor de magnésio (Silva et al., 2002).

Essa sequência lacustre representa um ambiente inicialmente flúvio-deltaico e lacustre marginal, que evoluiu para lacustre interno, possivelmente devido: a) a variações do nível do lago, em relação ao maior ou menor aporte de sedimentos; b) à própria evolução do sistema (Silva et al., 2002).

A Formação Santana representa um conjunto sedimentar com caracteres litológicos e ambientais distintos dentro da sequência que constituiu o Grupo Araripe, segundo Lima (1978d, e, f, 1979c) não possui qualquer discordância detectável durante a sua deposição, portanto não se justifica a separação de alguns estratos, com exceção dos sedimentos basais, denominados de Membro Crato (Lima, 1979b, f).

Membro Crato

O Membro Crato aflora principalmente na região de Nova Olinda e Santana do Cariri, e é definida como um conjunto de interdigitações entre corpos carbonáticos e terrígenos, sendo os depósitos carbonáticos os mais destacados (Silva et al., 2002).

É composto principalmente de calcários laminados, formados em um sistema lacustre carbonatado (Martill & Wilby, 1993; Beurlen, 1962, 1963, 1971), em geral de coloração cinza e creme, com pseudomorfos de halita, e com vários níveis fossilíferos ricos em vegetais, artrópodes (insetos e aracnídeos) e peixes, sendo mais freqüente o gênero *Dastilbe elongatus*.

Os calcários micríticos laminados neste membro formam bancos descontínuos com espessuras que ultrapassam 20 m, são interdigitados lateralmente com folhelhos de coloração verde. Esta estratificação nos calcários laminares é regular, muito fina e paralela, inferindo um ambiente de sedimentação calmo (Assine, 2007).

O topo do Membro Crato, redefinido com a inclusão da associação que contém as camadas de gipsita, é marcado por descontinuidade erosiva de curta duração, caracterizando um contato distêmico com o Membro Romualdo. A seqüência estratigráfica completa dessa Formação é possível visualizar em afloramentos da mina de extração de gipsita denominada de Pedra Branca, situada na divisa dos municípios de Nova Olinda e Santana do Cariri, no Estado do Ceará onde aflora a parte superior da Formação Santana. Onde o nível de gipsita está situado na porção intermediária, ocorrem arenitos e conglomerados aluviais, com geometrias canalizadas e padrão de afinamento textural para o topo, que estão presentes na base do Membro Romualdo, e truncam as camadas de gipsita e folhelhos pretos que são geneticamente associados aos evaporitos (Silva, 1986a,b; 1988; Assine, 2007).

Na Mina de Lagoa de Dentro em Araripina (PE) existem registros de retrabalhamento e a presença de um nível delgado de paraconglomerados, localizados acima dos evaporitos (Silva, 1986), sendo também identificada esta descontinuidade nas áreas onde os evaporitos não estão presentes, sendo reconhecidas nas superfícies de paleocaliche e em camadas finas de conglomerados sobrepostas aos folhelhos do Membro Crato (Assine, 2007).

O seu registro fossilífero é abundante e muito diversificado (Mabesoone & Tinoco, 1973), e registram nos calcários laminados e folhelhos fósseis vegetais, que geralmente são estruturas delicadas (frágeis), alguns exemplares quase completos, bem como, a associação fossilífera de insetos com partes pequenas e delicadas, como asas e antenas, conchostráceos, ostracodes e peixes (a maioria muito pequenos, pertencentes ao gênero *Dastilbe elongatus*) que muitas vezes são encontrados fossilizados associados aos moldes e contra moldes de vegetais (Figura 18).

Apesar da rica diversidade fossilífera é importante ressaltar que não foram identificadas formas exclusivamente marinhas nesse membro, sendo este ambiente de sedimentação considerado como lacustre (Neumann & Cabrera, 1999), devido à presença de diversos organismos com pouca tolerância a altos níveis de salinidade, como anuros (com fisiologia e anatomia exclusiva de ambientes de água doce) que reforçam a interpretação de ambientes de sedimentação lacustres.

Existe um interesse crescente nos estudos das rochas carbonáticas: a) devido seu alto potencial na preservação dos registros fósseis, b) pelo potencial petrolífero dessas rochas carbonáticas, que representam cerca de 40% dessas reservas e c) as reservas associadas a

ambientes lacustres 20%, estão em áreas de exploração de hidrocarbonetos (rochas geradoras, ou rochas de reservatório) que foram geradas nesses ambientes lacustres (Silva et al., 2002).

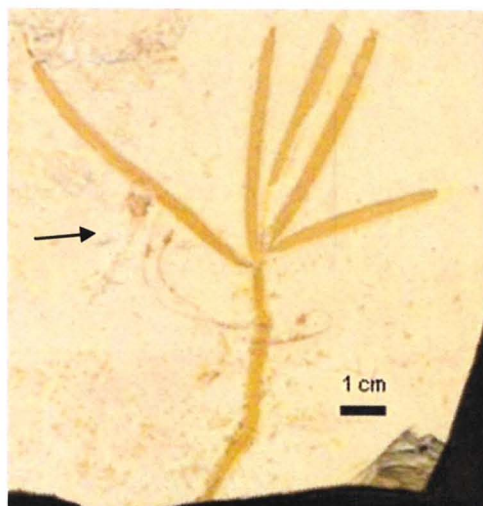


Figura 18. *Iara iguassu* (GP3T 2431) descrita por Fanton et al (2006d) associada ao peixe *Dastilbe elongatus*, indicado pela seta, do Membro Crato.

Análises sedimentológicas nos calcários laminados do Membro Crato, Formação Santana, foram executadas inicialmente, por Beurlen (1963) e Mabesoone & Tinoco (1973). Essas análises revelaram tratar-se de sedimentos de origem lacustre: as laminações claras (calcário micrítico), e escuras (calcário com alguma matéria orgânica de origem algal) sugerem uma deposição rítmica e embora a causa não seja ainda conhecida, parece tratar-se de deposições com ritmos anuais, onde as lâminas com coloração escuras (em geral com estruturas algálicas e ostracodes contidos no seu interior) teriam sido ocasionadas por uma dessecação parcial durante estações secas, quando os lagos rasos, tornaram-se pântanos (Rolim, 1982).

O mineral calcita é o mais abundante nas lâminas carbonatadas, enquanto a dolomita é escassa ou ausente, porém a calcita apresenta cristais com formas romboédricas, mais característicos de dolomita, possivelmente indicando uma desdolomitização (Neumann & Cabrera, 1999).

Na época existia um grande rio e a área onde está localizada a bacia do Araripe era possivelmente plana, e em posição topográfica mais baixa (Mabesoone & Tinoco, 1973). As águas procedentes das montanhas circundantes acumularam-se em lagos rasos, lagoas e

pântanos, onde foram desenvolvidos os calcários laminados, possivelmente sob condições climáticas quentes e bastante secas (Mabesoone, 1975). Este domínio persistiu durante toda a fase considerada de rift, até a fase evaporítica, quando houve a ingressão marinha na área (Beurlen, 1971).

O complexo inteiro foi provavelmente depositado sob condições redutoras como atesta a mineralização de sulfetos, presentes nos calcários. Na base da sequência ocorre um arenito calcário, também de água doce, posteriormente ocorre o Membro Ipubi gipsítico e o Membro Romualdo de calcário marinho (Rolim, 1982).

A extração da gipsita é economicamente muito importante para a renda percapita dos municípios nordestinos sendo a Formação Santana uma das reservas mais importantes do Brasil. As maiores minas de extração de gipsita estão situadas na região de Araripina, Trindade e Ipubi no Estado de Pernambuco, e nas regiões de Nova Olinda e Santana do Cariri, no estado do Ceará, e foi devido a extração mineral que os fósseis foram descobertos.

Biozoneamento da Formação Santana Membro Crato e sua Idade

No biozoneamento da Formação Santana, são reconhecidas, principalmente, três zonas de amplitude diferencial superior: a) uma relacionada aos ostracodes – denominada de *Harbinia* spp. 201-218 (Do Carmo et al., 2008), que, da base para o topo, está subdividida em duas subzonas com o critério de abundância: *Candona* spp. e *Harbinia* spp. (Gobbo, 2006) e b) duas zonas de palinomorfos, da base para o topo – *Sergipea variverrucata* e *Cicatricosisporites avnimelechi* (Assine, 2007; Coimbra et al., 2002).

O estudo da fauna de ostracodes no Membro Crato, da Formação Santana, contribuiu para um refinamento da bioestratigrafia e da datação relativa do Andar Alagoas na bacia do Araripe. Os primeiros trabalhos foram baseados principalmente na morfologia e taxonomia (Braun, 1964; Bate, 1971, 1972; Silva, 1978a, b, c), posteriormente as pesquisas passaram a abordar outros aspectos, distribuição populacional, bioestratigrafia e correlações com outras bacias sedimentares (Arai & Coimbra, 1990; Berthou et al., 1990; Depèche et al., 1990; Silva-Telles Jr. & Viana, 1990; Berthou et al., 1994; Colin & Depèche, 1997).

A partir dos anos 90, houve uma tendência para o estudo dos ostracodes em relação a morfologia dos apêndices e descrição dos ovos (Smith, 1999, 2000), seguidos de revisão da

bioestratigrafia de ostracodes (Coimbra et al., 2002), estudos paleoambientais dos Membros Crato e Romualdo (Gobbo, 2006), revisão de taxonomia de ostracodes (Do Carmo et al., 2004) e as conseqüências dessa revisão para o biozoneamento da bacia (Do Carmo et al., 2008).

O Andar Alagoas corresponde à unidade cronoestratigráfica do Cretáceo Inferior no Brasil, que se encontra sobreposta ao Andar Jiquiá e sotoposta ao Andar Albiano (Arai & Coimbra, 1990; Assine, 1992; Coimbra et al., 2002; Assine, 2007).

A ausência de fósseis marinhos nas rochas eocretáceas brasileiras é um fator que dificulta a correlação com andares internacionais, portanto no Brasil são utilizados andares locais, com o intuito de facilitar as interpretações de dados (Schaller, 1969).

Originalmente o Andar Alagoas foi definido com base em critérios litológicos e grafoelétricos para a bacia Sergipe/Alagoas por Schaller (1969), e subseqüentemente inferido para outras bacias (Viana et al., 1971; Regali et al., 1974). Foi considerado de idade Aptiana para as bacias marginais (Regali, 1989 a, b; Regali & Viana, 1989; Beltrami et al., 1994; Feijó, 1994; Viviers et al., 2000).

Atualmente, o Andar Alagoas encontra-se subdividido na margem continental do Brasil em dois pacotes distintos: 1) Andar Alagoas Inferior- caracterizado por sedimentação predominantemente continental, com incursões marinhas; 2) Andar Alagoas Superior – caracterizado por sedimentação transicional e marinha, ocorrida possivelmente no Neoaptiano (Valença et al., 2003).

Esse Andar foi estabelecido com base, principalmente, nas biozonas de ostracodes, inicialmente para a bacia de Sergipe-Alagoas, sendo utilizadas bioestratigraficamente, como espécies-guias *Cytheridea* spp. 201-218, sob a denominação O10/O11 e estabelecida como seção de referência o intervalo 840-2.200 m da perfuração (PIA-2-AL), na área de Piaçabuçu (Schaller, 1969). Posteriormente, o código O11 foi formalizado para biozona com base nos estudos de ostracodes, na bacia de Campos (Moura, 1997). Trabalhos recentes de revisão taxonômica dos ostracodes do Andar Alagoas também propõem alterações para essa biozona, por isso Do Carmo et al. (2008) sugerem alterar o nome da biozona para *Harbinia* spp. 201-218, enquanto Gobbo (2006) subdivide a biozona O11 em duas subzonas: *Candona* sp. (base) e *Harbinia* sp. (topo).

Infelizmente, a datação para esse Andar com base em biozonas de palinomorfos, ainda requer estudos mais detalhados, por existir pouco consenso entre os autores quanto aos seus

limites. Foram identificadas cinco zonas de palinomorfos para o Andar Alagoas (Regali & Viana, 1989), *Transitoripollis crisopolensis* (Regali et al., 1974; Dino, 1994), codificada como (P-230); *Inaperturopollenites curvimuratus* (P-240); *Inaperturopollenites turbatus* (P-260); *Sergipea variverrucata* (P-270) (Regali et al., 1974; Regali, 1987a); *Complicatissacus cearensis* (Regali, 1987b; Regali & Viana, 1989; Dino, 1994). A subzona *Complicatissacus cearensis* não é aceita por Arai et al. (1989), que justificam essa recusa por sua não ocorrência na seção-tipo do Andar Alagoas, e a não-exclusividade de sua ocorrência.

Portanto, para o Andar Alagoas são mais aceitas na literatura as zonas (P-230) *Transitoripollis crisopolensis* e (P-270) *Sergipea variverrucata*, por apresentarem maior precisão, sendo a extinção de (P-230) *Transitoripollis crisopolensis* considerada como um marco para o final do Eoaptiano, e a extinção de (P-270) *Sergipea variverrucata*, intimamente relacionada ao final do Aptiano (Arai et al., 1989; Arai & Coimbra, 1990; Dino, 1994).

O Membro Crato está compreendido na parte superior da palinozona *Sergipea variverrucata* (P-270) de idade neoaptiana (Arai et al., 2001) (Figura 19).

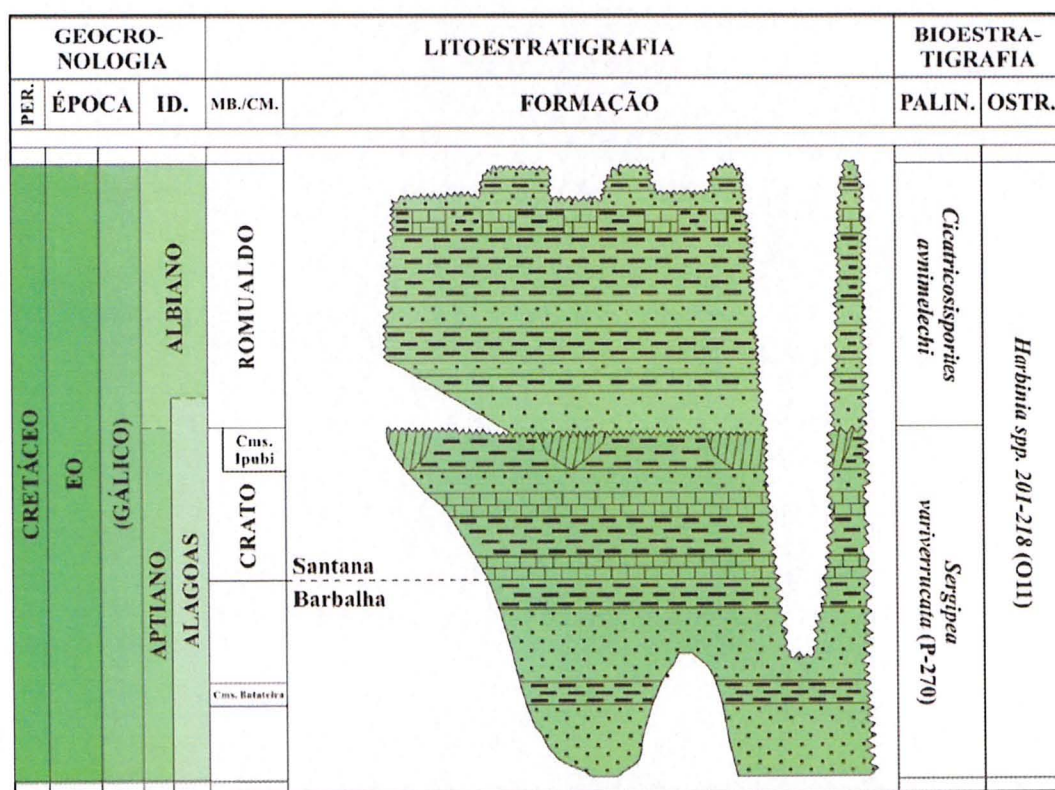


Figura 19. Biozoneamento da Formação Santana com base em dados palinomórficos e de ostracodes. Modificado por Antonietto (2010) de Coimbra et al. (2002) e Assine (2007).

Paleoambiente

A história da deposição sedimentar da Formação Santana, durante o Neoceno-Albiano, ocorreu em distintas fases de sedimentação, em função de modificações ambientais. O reconhecimento dessas fases de deposição continental (lacustre e salífera) e marinha foram descritas por Schobbenhaus & Campos (1984) concordando com a descrição das seqüências continentais citadas por Asmus (1984), com base em estudos bioestratigráficos (foraminíferos, nanofósseis, ostracodes e palinóforos). Por isso, foi proposto um modelo evolutivo baseado nas mudanças do ambiente deposicional, relacionadas ao tempo geológico no intuito de entender como ocorreram as seqüências deposicionais. No estágio Pré-Rifte proposto nesse modelo, ressalta-se que, durante o tempo Juro-Triássico, havia áreas possivelmente elevadas, que devido a topografia e gradiente serviram como área fonte.

As fases ou estágios de deposição sedimentar dessa bacia sedimentar e das bacias marginais e interiores brasileiras auxiliam no processo de entendimento regional e global da dinâmica dos eventos geológicos que ainda regem nosso planeta possibilitando inferir sobre as prováveis mudanças climáticas no futuro (Tassinari et al., 2009).

Os sedimentos do Membro Crato constituem fácies de um sistema deposicional lacustre, cuja interpretação, baseada na palinologia, é de um ambiente lacustre, de baixa energia, relativamente raso e com uma vasta vegetação arbórea, nas áreas adjacentes desse paleolago. Nesse ambiente teria ocorrido a deposição das camadas calcárias com estratificação plano-paralela (Lima, 1978d).

Interpretações baseadas na extensão preservada dos depósitos lacustres sugerem a ocorrência de várias etapas durante o seu desenvolvimento, atingindo extensões variadas de até 6.000 km² com uma profundidade máxima estimada em 20m aproximadamente. Características litológicas desses sedimentos associadas a valores de isótopos de carbono e oxigênio apontam para um sistema hidrológico fechado. Apesar de ocorrerem indícios de salinidade (halita) nesse sistema, em contrapartida são encontrados registros da presença de *Botryococcus*, (que possuem baixa tolerância a salinidade) comparando o inferindo aporte fluvial (Neumann & Cabrera, 1999; Neumann et al., 2002, 2003; Arai, 2006).

Essa interpretação de ambiente de deposição calmo é reforçada pelos inúmeros registros paleontológicos encontrados em sua maioria completos e de forma tridimensional.

Nos calcários laminados do Membro Crato foi encontrada uma rica e diversificada biota, composta de fósseis de vários grupos vegetais, insetos, crustáceos (decápodos, conchostráceos, ostracodes), moluscos (lamelibrânquios e gasterópodos), anfíbios (anuros), crocodilomorfos, répteis (larcetíleos), pterossauros, aves, e peixes com gêneros de água doce, salgada e eurihalinos (Beurlen, 1966; Silva Santos & Valença, 1968; Viana, 1992; Moura et al., 2006; Kellner, 2006; Carvalho, 2010).

A deposição do Membro Crato finalizou-se com, a invasão dessa área pelo mar, que permaneceu por algum tempo, total ou parcialmente, sem ligação com o oceano, resultando em um ambiente de hipersalinidade, evidenciado pela gipsita, devido à intensa evaporação decorrente da alta temperatura em clima árido (Silva Santos & Valença, 1968).

Entre os fósseis mais raros encontrados no Membro Crato, há ocorrência de répteis voadores (pterodáctilos e pterossauros) também a escasso registro de aves (Kellner, 2006). Como aventou Kellner (2006) o hábito aéreo desses organismos e sua estrutura esquelética frágil, impossibilitaram a maior preservação desse registro.

Os fósseis da Formação Santana (Membro Crato), em termos gerais, são encontrados completos, inclusive os considerados de carapaça mais delicada, como os ostracodes e equinóides do grupo Cassiduloidea (Beurlen, 1966) Este feito comprova a interpretação de um ambiente de águas pouco movimentadas. Segundo Beurlen (1963) foram encontrados moluscos relacionados a formas de água doce (ex. *Unionidae*, *Turritellidae*) e (ex. *Mytilidae*) forma eurihalinas e marinhas (ex. *Naticidae*, *Scalidae*, *Cerithiidae*, *Veneridae*). Também ocorrem registros de Crocodilídeo (Price, 1959) e quelônio (Price, 1973), nessas camadas sedimentares, que comprovam o fluxo de águas fluviais e pluviais para este ambiente e que, possivelmente, podem ter também transportado os fragmentos vegetais ali depositados em associação com *Dastilbes* (pequenos peixes).

Paleoclima

No Cretáceo Inferior, mais especificamente no Aptiano, as rochas sedimentares evidenciam que houve um evento paleoclimático de aridez (Petri, 1983, 1985). Estas condições paleoclimáticas perduraram até o Cenomaniano, com pequenas flutuações de climas úmidos.

Dados palinológicos apóiam a hipótese que depois do Cenomaniano o clima tornou-se mais ameno, no nordeste do Brasil. (Lima, 1983; Petri, 1983).

As evidências palinológicas dão um suporte à interpretação paleoclimática, de que havia um clima tropical a subtropical durante o período Cretáceo no Brasil, porém, com relativo resfriamento no final desse período e não tão drástico para que fosse capaz de alterar o clima tropical (Lima, 1978a, 1980; Petri, 1983; Bernardes-de-Oliveira et al., 2007).

Embora haja um crescente interesse em pesquisas desse intervalo de tempo, a interpretação paleoclimática ainda não é definitiva, porém, reconhece-se na similaridade das bacias sedimentares dessa idade, um padrão de drenagem e de modelos de sedimentação que sugerem predomínio de um clima árido a semi-árido para essa região.

No Membro Crato as análises palinológicas mostram, com base na abundância de grãos de pólen, que essa região no passado possuía uma vasta e diversificada flora (Lima, 1978 b, c, d, e; Lima et al., 1996) constituída principalmente de espécies arbóreas, arbustivas e semi arbustivas, e plantas aquáticas que viviam nas proximidades desse paleolago. Esse ambiente era úmido, possivelmente, pela densa quantidade de vegetação no entorno desse corpo aquoso, evidenciado pela presença de briófitas, fungos e anuros (Moura et al., 2006; Saraiva et al., 2010).

Essas análises enfatizam uma grande diversidade com habitats distintos, onde as gimnospermas grupo dominante neste registro ocupavam as áreas mais elevadas (relevo de colinas) e, paulatinamente, esse registro diminuiria em direção a borda do paleolago, enquanto o oposto ocorreria com as angiospermas que têm seu registro significativo nas proximidades e dentro deste paleolago (Neumann & Cabrera, 1999). (Figura 20).

Os sedimentos lacustres que constituem o Membro Crato foram desenvolvidos em um ambiente intracontinental, com influência de massas de ar oceânico próximo as latitudes 10°-15°S (Neumann & Cabrera, 1999), com precipitações máximas de, aproximadamente, 900-1.000mm (verão) e mínimas de 90 mm (inverno), seguindo um regime monçônico, (Barron & Moore, 1994) onde a relação do balanço hídrico relativo às taxas de precipitação e evaporação reforça a interpretação de clima tropical árido a semi-árido para essa região (Neumann & Cabrera, 1999).

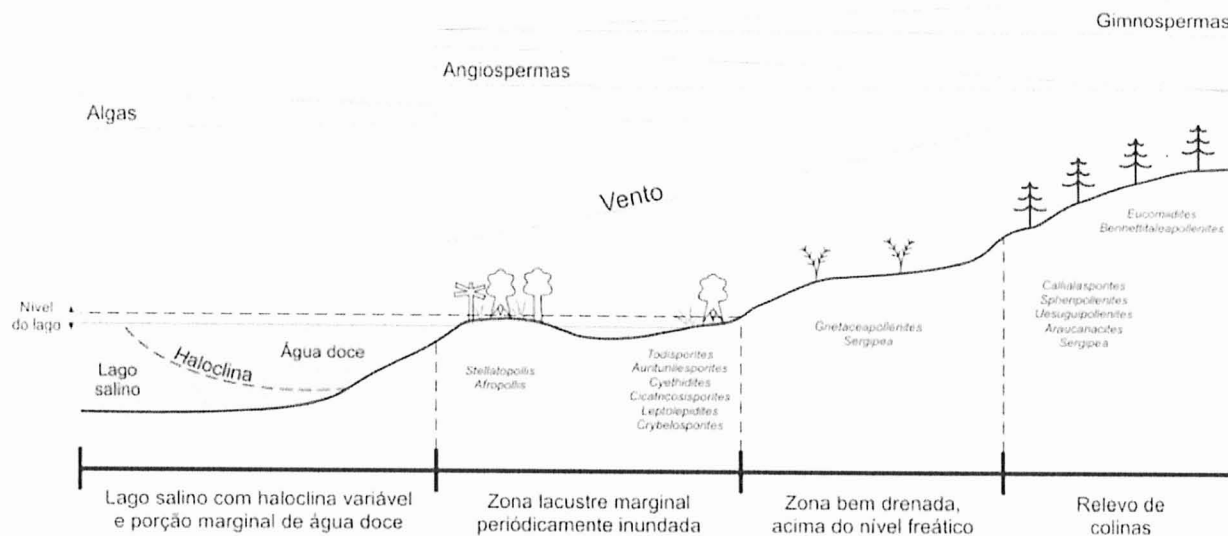


Figura 20. Reconstituição paleoambiental do Membro Crato com ênfase na distribuição da microflore. Extraído de Sucerquia (2007), modificado de Neumann & Cabrera (1999).

Também são utilizados como estimativa de temperatura e precipitação, caracteres morfoadaptativos das dicotiledôneas principalmente os órgãos foliares, abundantes no registro fóssil. O processo de perda de folhas, por exemplo, é um mecanismo de redução de gasto de energia e de perda excessiva de água pela transpiração. Características foliares podem ser interpretadas e aplicadas em modelos de paleotemperatura e paleoprecipitação (Wiemann et al., 1998). Nesses modelos as características foliares (tamanho da lâmina foliar, forma do ápice, base e número e posição de estômatos, textura foliar, espessura da cutícula, presença de glândulas de sal, etc) atestam sobre adaptações morfológicas das plantas a zonas paleoclimáticas distintas (LAWG et al., 1999). O índice e densidade estomatal é muito utilizado em interpretações paleoclimáticas, como uma ferramenta auxiliar (Beerling, 1999).

Paleoambiente Depositional e Paleocologia do Membro Crato

Em síntese, litologicamente, o Membro Crato é constituído de calcarenitos, calcilitos, silitos, margas e folhelhos apresentando, níveis ricos em fósseis (Viana, 1992). Ocorrem neste membro sedimentos clásticos de granulometria média e fina, sedimentos químicos em forma de calcários laminados intercalados com folhelhos pirubetuminosos. Essa deposição sedimentar ocorreu em ambiente de água doce. Várias evidências indicam que esse corpo de água era relativamente raso, entre elas esta a litologia composta, principalmente, de

arenitos e siltitos, estruturas sedimentares (marcas de ondas e estratificação cruzada), e segundo as evidências palinológicas existia ali uma vegetação essencialmente arbórea que cercava toda a área (Lima, 1978d).

Beurlen (1963) mencionou a ocorrência de pequenas conchas de *Unionidae* para o Crato nos folhelhos escuros e crustáceos decápodes com tamanho reduzido (3cm de comprimento) possivelmente pertencentes a família Palaemonidae. Também são registrados conchostráceos (*Bairdestheria*) nesses calcários laminados. A associação de ostracodes do Membro Crato possui todas as espécies que estão presentes também no Membro Romualdo e encontram-se associadas aos peixes, *Paraschuleridea* spp. dominantes.

Os ostracodes fossilizaram-se agrupados em torno dos peixes, possivelmente, em atitude de alimentação. Esse registro indica um ambiente de águas calmas e de baixa energia, onde ocorre a mineralização por sulfetos característicos de ambiente anaeróbico e as carapaças desses ostracodes foram substituídas por esses sulfetos. As concreções de peixes são semelhantes às também encontradas no Membro Romualdo, bem preservadas, porém, de tamanho pequeno e com apenas poucas espécies (*Leptolepis Dastilbe*, *Tharrhias*). *Leptolepis* é uma forma de superfície, *Dastilbe*, *Tharrhias* são formas de ambientes rasos, e nos folhelhos betuminosos *Cladocyclus*, gênero considerado como carnívoro, que não ocorre em concreções (Mabesoone & Tinoco, 1973).

Os componentes paleobotânicos desse membro são compostos principalmente por pólen de gnetales (*Equisetosporites*), e densa flora de coníferas, também de clima seco, incluindo gnetales e pequenas angiospermas (Mabesoone & Tinoco, 1973). Os moluscos são considerados de tamanho pequeno e escassos no Membro Crato (Mabesoone & Tinoco, 1973).

Esse ambiente deposicional, considerado inicialmente raso, foi gradualmente tornando-se mais profundo e redutor, com uma ampliação da bacia na direção oeste. Surgem os argilitos e folhelhos, porém, na maioria das vezes, associados a arenitos. Apesar desse aprofundamento, o ambiente continuava calmo, enfatizado pelo registro paleontológico de restos de hifas de ascomicetes, algas, conchostráceos e ostracodes (organismos considerados extremamente frágeis e/ou com carapaças finas) (Lima, 1978d).

Precedendo ao final desta fase, esse ambiente torna-se cada vez mais redutor, com condições de clima úmido e quente evidenciado pela presença de folhelhos betuminosos associados com anidrita, cristais de pirita ou marcassita. Estão também intercalados a esses

folhelhos (Mabesoone & Tinoco, 1973) calcários laminados, em níveis milimétricos no início, seguidos de bancos espessos. Em ambos, ocorrem fósseis. O ambiente deposicional permanece de água doce, ou salobra, devido à presença de conchostráceo e fragmento de vegetais. Em termos palinológicos, há uma diferença marcante: a associação polínica nos folhelhos é abundante e diversificada e nos calcários acontece o inverso, grãos de pólen e esporos são raros ou inexistentes.

A alternância da deposição sedimentar de folhelhos e calcários está relacionada com a oscilação de Eh redutor do meio, onde a presença de calcário implica em um ambiente oxidante e, portanto, não favorável a preservação palinológica (Lima, 1978c). Por outro lado, constitui o ambiente propício para fixação de íons metálicos (Pb, Zn e Cu) sob a forma de sulfetos, cuja precipitação torna-se favorecida devido a alta porosidade das brechas carbonáticas (Assine, 1992).

Paleogeografia

As tentativas de reconstrução paleogeográfica são constantemente, realizadas para diferentes intervalos de tempo, porém a maioria de cunho regional (Petri, 1986a, b), poucas enfocando direta e detalhadamente a bacia do Araripe (Mabesoone & Tinoco, 1973; Lima, 1978 a, b,c,d,e,f,1983; Assine, 1992). Em função dos registros sedimentares da bacia do Araripe serem considerados como incompletos e com poucas informações para subsuperfície, a análise de paleocorrentes torna-se uma ferramenta auxiliar de grande importância para a reconstituição da história deposicional desta bacia sedimentar nordestina (Assine, 1994).

A utilização da análise de paleocorrentes integradas a outros dados disponíveis na literatura para a bacia do Araripe e bacias adjacentes, adiciona informações importantes para essa bacia sedimentar, com exceção apenas dos sedimentos litorâneos e marinhos da Formação Santana. A sedimentação que preencheu esta bacia é composta, principalmente, de sistemas deposicionais continentais, aluviais e lacustres. Nestes sistemas, o declive topográfico controla o sentido de fluxo das águas de superfície, e as paleocorrentes medidas indicam o mergulho deposicional, variação de aporte sedimentar, permitindo reconhecer mudanças de área fonte ao longo do tempo geológico, interpretar movimentações tectônicas, contribuindo na reconstituição da paleodrenagem continental na época em que esses sedimentos foram depositados nas diferentes sequências.

A bacia do Araripe integrava uma paleodrenagem continental que fluía para o sul em direção à bacia do Recôncavo-Tucano, porém constituía uma bacia distinta (Assine, 1992).

A utilização dos fósseis vegetais em estudos paleogeográficos (bioestratigráficos e paleoecológicos), está intimamente ligada à observação e interpretação de alguns critérios: a) os fósseis vegetais devem representar organismos comuns, ou órgãos produzidos por esses vegetais em quantidade considerável; b) possuir características morfológicas suficientes para uma identificação clara, variando conforme o órgão e o grupo analisado. É mais freqüente em biostratigrafia, a utilização de grãos de pólen e esporos principalmente por possuírem exinas, estruturas com alto grau de resistência e alto potencial de preservação, e pela quantidade considerada abundante e que é produzida pelos vegetais em vários ciclos reprodutivos periódicos ao longo da vida do vegetal, e as diminutas dimensões favorecem uma maior dispersão e em diversos ambientes deposicionais (Clayton & Coxon, 1999).

As folhas são os órgãos vegetais mais utilizados depois dos grãos de pólen e esporos, devido a abundância em que são encontradas nos depósitos sedimentares, em geral as de fetos, progymnospermas, pteridospermas e angiospermas. Fragmentos de caules e raízes também são utilizados, mas com menor freqüência, exceto os relacionados às gimnospermas e angiospermas lenhosas, lycopsida arborescentes e Sphenopsida, a utilização de frutificações é rara, devido à escassez no registro geológico e a difícil identificação (Cleal & Thomas, 1999).

Aspectos Tafonômicos

O Membro Crato é marcado pela presença de concreções calcárias de coloração amarelada contendo riquíssima fauna e flora. Ocorrem fósseis principalmente de insetos e peixes que estão dispostos de forma aleatória dentro das camadas de margas com laminações paralelas, ondulações e lentes de gipsita. Apresentam intercalados, aproximadamente nove bancos carbonáticos com a presença de grande quantidade de ostracodes.

Os processos tafonômicos, isto é, de formação dos jazigos, foram interpretados para essa área por Martill (1988) e Maisey (1991) que fizeram uso do termo "*Konservat Lagerstätten*", que, inicialmente, foi utilizado para ressaltar a quantidade e qualidade das excepcionais concreções fossilíferas do Membro Romualdo e, posteriormente, estendido também para o Membro Crato.

Os principais processos de fossilização envolvidos no Membro Crato são: substituição, e incrustação, sendo mais comum a substituição por limonita/goetita ou calcita, carbonização e incrustação. Dos três processos, a substituição é a mais freqüente no Membro Crato (Maisey, 1991; Martill, 1993; Saraiva et al., 2010). É caracterizada pela alteração na composição original, seguida quase sempre de carbonização que ocorre em menor escala em geral em caules, e incrustação, identificada apenas nos conchostráceos, onde a concha original foi envolvida por uma crosta piritizada (Viana, 1992).

Os fitofósseis do Membro Crato em sua maioria encontram-se pouco fragmentados, indicando pouco ou nenhum transporte, com órgãos em conexão orgânica e alguns espécimes completos (raiz, caule, folhas e órgãos reprodutivos conectados). Esses vegetais, possivelmente, foram depositados após fluxos torrenciais que os arrancavam e os carregavam rapidamente para o local de sedimentação, onde sofriam uma rápida substituição, com preservação de formas tridimensionais e de estruturas microscópicas (Mohr et al., 2006 a, b, c).

Essas concreções fossilíferas são tão bem preservadas, que Martill (1988) sugeriu um modelo químico explicando como teria ocorrido a mortandade considerada em massa desses organismos bem como a sua deposição e fossilização na Formação Santana (Membro Crato e Romualdo). Supôs que teria havido uma mudança drástica na composição química da água (hipersalinidade), e para as respectivas concreções calcárias que servem como invólucro para peixes e alguns vegetais inferiu um processo onde ocorre troca gasosa dos indivíduos mortos com o meio, em meio aquoso, e numa provável zona suboxidante.

A fosfatização nas concreções calcárias da bacia do Araripe ocorreu porque o fosfato está, normalmente, disponível em ambientes ricos em matéria orgânica, e pode ser precipitado na forma de apatita (fosfato de cálcio) ou fosfato férrico (Martill, 1988, 1989 a, b; 1990, 1993). Os fosfatos estão diretamente envolvidos no processo de permineralização e substituição de carapaças de origem orgânica, bem como, em outras estruturas orgânicas.

Importância da bacia do Araripe em termos paleontológicos e a diversidade fossilífera do Membro Crato

O Araripe é uma referência por seu vasto, diversificado e, muitas vezes tridimensionalmente preservado conteúdo paleontológico, onde se encontram dois dos

principais níveis fossilíferos do Brasil e do mundo, localizados nesta região, nos Membros Crato e Romualdo (Saraiva et al., 2010). Sua importância também se deve ao fato de possuir grandes depósitos de gipsita, explorada comercialmente e fonte principal de extração mineral da região, que possibilitou o afloramento de seus níveis fossilíferos.

O material paleontológico rico, contido nesses sedimentos, justifica a denominação de “Konservat Lagerstätten”, o que implica em um grande número de pesquisas desenvolvidas nesta área.

O Membro Romualdo é o que apresenta a maior riqueza fossilífera, em quantidade e diversidade. Seu conhecimento teve início na primeira metade do século XX e sua paleofauna é alvo de inúmeros estudos por pesquisadores nacionais e estrangeiros, principalmente atraídos pela paleoictiofauna albiana, da sequência superior estuarina.

Atualmente a sequência inferior lacustre denominada de Membro Crato, é considerada como o segundo maior e mais produtivo nível fossilífero do Brasil (Saraiva et al., 2010).

No Membro Crato, foram encontrados e descritos vários grupos fósseis: plantas avasculares (algas), plantas vasculares (pteridófitas, gimnospermas e angiospermas), palinómorfos (pólenes), copépodos (Cressey & Patterson, 1973), artrópodes (ostracodes, conchostráceos), insetos das famílias dos blastóideos (Pinto & Purper, 1986), efemerópteros (Brito et al., 1984; Brito, 1987; Martins-Neto, 1990) Ninfa de Efemerídeo (Costa Lima, 1950), ortópteros (Martins-Neto, 1987 a, c), decápodes (Martins-Neto, 1987b), homópteros (Martins-Neto, 1988 a, b) lepidópteros (Martins-Neto, 1999), trichoptera (Martins-Neto, 2001), neurópteros (Martins-Neto & Vulcano, 1988, 1989b), Amphiesmenoptera (Martins-Neto & Vulcano, 1989a), escorpiões (Campos, 1986), anfíbios (Almeida et al., 1999; Baez et al., 2009), pena de ave (Martins-Neto & Kellner, 1988), uma ave indeterminada (Maisey, 1991), também foram feitas coletâneas de trabalhos de insetos (Grimaldi, 1990, 1991 e 2005), e sobre a diversidade paleontológica (Martill, 1988, 1989a, b; Martill, 1990, 1993; Martill & Wilby, 1993; Martill et al., 2005; Martill, 2007; Martill et al., 2007) e confeccionado um atlas ilustrado com descrições da fauna e flora dessa região (Maisey, 1991; Nuvens et al., 2008), e alguns peixes, porém pequenos, de Semionotiformes, Ichthyodectiformes (Agassiz, 1841), Gonorynchiformes (Jordan & Branner, 1908), Lonoscopiformes (Brito, 2000), Characiformes (Silva Santos & Valença, 1968; Santos, 1985), Crocodilomorfo (Salisbury et al., 2003), Lacertíleo (Bonfim Jr. & Marques, 1997, 2001), Pterossauros (Campos & Kellner, 1985, 1997, 2006).

Foi estudada a cadeia alimentar de alguns peixes e identificado o conteúdo estomacal desses indivíduos, dividindo-os em três grupos tróficos: predadores com dentes e sem dentes e filtradores, onde os carnívoros dominantes nesses sistema eram tolerantes a variação de salinidade (Maisey, 1994). No Membro Crato são encontrados dispersos, entre as lâminas calcárias que contém os fitofósseis, pequenos peixes denominados de *Dastilbe elongatus* (Maisey, 1991; Saraiva et al., 2010).

A riqueza palinológica desta região foi atestada, principalmente por Lima (1978 a, b, d, e, f, 1980 e 1989b), sendo identificada, bioestratigraficamente pelas palinozonas *Sergipea variverrucata* (P-270) e *Cicatricosisporites avnimelechi* (Arai et al., 2001).

Apenas a partir da década de 70, trabalhos abrangendo a biodiversidade desse “Konservat Lagerstätten” foram intensificados com o registro paleontológico de vários grupos de vegetais (Duarte & Japiassu, 1971), de copépodes (Cressey & Patterson, 1973), entre outros.

Até o momento, foram encontrados e descritos nessa unidade litoestratigráfica fósseis pertencentes a diversos grupos vegetais tais como algas, gimnospermas, angiospermas, a maioria restos vegetais, salientando-se folhas, resinas, troncos, ramos folhosos, e alguns espécimes completos com raiz, caule, folhas e órgão reprodutivos, ver Tabela 1 (pg 40).

A palinologia foi detalhada principalmente por M.R.Lima ao longo de sua carreira, e estudos sobre fossilização de estruturas delicadas, como brânquias, fibras musculares, tecidos intestinais, ovos de peixes entre outros foram descritos principalmente por Martill (1988, 1990, 1993, 2007), enquanto Martins Neto (1988 a,b, 1989 a, b, 1990, 1996, 2001, 2006, entre outros), Grimaldi (1990, 1991, 2005, entre outros) descreveram um grande número de insetos.

As minas de extração

Os calcários laminados da Formação Santana, Membro Crato, são explorados diretamente por empresas particulares com o objetivo comercial de extração de gipsita para fabricação de cimento e derivados e de calcários laminados para pedras ornamentais da construção civil. Ocorrem atividades periódicas de extração, que normalmente são executadas em um período distinto, pois naquela região predominam basicamente duas estações do ano inverno e verão.

Na mina Pedra Branca (Figura 21) após o arenito conglomerático, ocorre uma camada de folhelho de coloração cinza com, aproximadamente, 1 m de espessura, gipsita, folhelho calcífero betuminoso com laminação paralela com uma espessura aproximada de 1,5m, contendo ostracodes, peixes, vegetais (pedaços de troncos carbonizados de diversos tamanhos) e coprólitos (provavelmente pertencente a peixes devido o seu formato e coloração), minúsculas concreções calcárias basicamente formadas de carapaças de ostracodes e camadas com arenito esbranquiçado, calcita e algumas intercalações de folhelho com laminação paralela e também estratificação cruzada planar, e muitas vezes alternadas com estratificação acanaladas de pequeno porte, o pacote mede aproximadamente 10,5m de espessura.



Figura 21. Calcários laminados lacustres, neoptianos do Membro Crato. Área de extração de calcários laminados na Mina Pedra Branca, no município de Crato, Ceará, NE, Brasil.

Segundo os próprios trabalhadores, as lavras não funcionam nos períodos de inverno (chuvosos) devido o perigo proeminente em acidentes de trabalho, com os calcários escorregadios, e ainda tornam-se encharcados e mais pesados e muito suscetíveis a quebras, o

que dificulta também o trabalho das máquinas, que cortam estes calcários em forma de lages e que são empurradas por trabalhadores de forma braçal, e todo o calcário extraído depois dos cortes também são armazenados manualmente, sem auxílio de máquinas, elas são utilizadas apenas para o corte e acerto do tamanho das placas, que pesam aproximadamente 30kg cada (Figura 21).

Os fósseis são considerados pelos trabalhadores como interessantes e bonitos, mas um estorvo, que de certa forma atrapalha a rotina da extração, muitos não entendem a importância do estudo científico desses registros geológicos e paleontológicos.

A maioria dos homens que trabalham nas pedreiras é de origem humilde e não alfabetizados e, portanto acham difícil entender como tudo isso surgiu, mas falam com entusiasmo que seus filhos estudam e gostariam que eles entendessem melhor e valorizassem esses achados paleontológicos.

Na região falta a integração desses trabalhadores das lavras ou de suas famílias no contexto científico em que eles diretamente estão inseridos, sendo necessária a integralização dos órgãos competentes (Governo do estado do Ceará, Universidades Rural e Federal, DNPM e Universidades e pesquisadores colaboradores do Brasil e do Exterior) integrando a comunidade com a área científica, com a preocupação efetiva em orientar e capacitar à população onde ocorrem esses jazigos, e treinamento adequado dos alunos das Universidades do Cariri (URCA) e Federal de Pernambuco, constituindo equipes que atuassem de forma efetiva nos afloramentos e fizessem coletas, registrando os níveis onde são encontrados certos grupos e compondo uma coleção científica nacional que seria estudada por pesquisadores nacionais e internacionais.

Essa integração de órgãos do governo, universidades, comunidade local e acadêmica, resultariam na inibição da comercialização de forma ilegal desses fósseis, lesando o patrimônio cultural nacional.

Enquanto essa população das áreas adjacentes às lavras de extração de calcários, onde afloram os jazigos fossilíferos não forem inseridas no contexto cultural e sócio-econômico torna-se impossível manter o acervo desse “langerttäten”.

Não há uma orientação técnica no sentido da extração de fósseis quando localizados, ou um acompanhamento paleontológico, resultando em quebras na hora da lavra, quando os trabalhadores reconhecem algumas concreções que em geral em seu interior contêm fósseis, as abrem no local, sem os devidos cuidados e ferramentas adequadas para o manuseio,

movidos pela curiosidade de ver algo novo, a entrega desses fósseis é uma cortesia, do dono da pedreira, o que resulta durante a extração em um desperdício de muitos fósseis, que são quebrados e descartados em pilhas no próprio local, e aproveitados de forma ilícita pelos falsificadores com alterações e modificações. O que justifica o acesso dos paleontólogos ou técnicos nas lavras no momento da coleta para o auxílio e treinamento desses trabalhadores.

São mais comuns os exemplares contendo insetos e peixes, que quando fragmentados são excluídos na própria pedreira ou negociados pelos trabalhadores por valores irrisórios muitas vezes. As condições de trabalho são precárias, o que dificulta um julgamento de conduta moral, quando se leva em consideração a sobrevivência.

Ocorrem muitas falsificações oriundas desses fragmentos de fósseis que são descartados nas pedreiras, que variam de fósseis de vertebrados, invertebrados e fitofósseis, e comercializados em geral para fora do Brasil, mais com uma análise mais detalhada verificasse a falsificação, algumas com contornos perfeitos. Em geral o processo de falsificação está relacionado à complementação do fóssil, utilizando como base os fragmentos do espécime original, em outros casos os falsificadores chegam a fabricar os fósseis completamente, utilizando os sedimentos da mesma coloração na fossilização, para valorizar o valor do espécime a ser comercializado.

Museu

Em 1985, foi criado o Museu de Fósseis de Santana do Cariri pelo então prefeito Plácido Cidade Nuvens situado na cidade de Santana do Cariri, com o objetivo de proteger e conservar o acervo paleontológico dessa região tão rica em jazigos fossilíferos, e salvaguardar exemplares fósseis de coleções particulares, e despertar o interesse paleontológico na população local, conscientizando sobre a preservação e valorização do patrimônio nacional, e após o final de seu mandato doou o Museu para a Universidade Reginal do Cariri, que ampliou e reformou as instalações e concedeu um caráter didático e científico atualmente considerado como um pólo irradiador de conhecimento, e fiel depositário de um acervo paleontológico de importância mundial, com um acervo especialmente composto de fósseis da Formação Santana, com alguns exemplares inéditos e outros em estudos por pesquisadores nacionais e internacionais, como mostra as diversificadas e vastas bibliografias especializadas sobre a paleontologia desta bacia.

A cidade do Crato também possui um acervo paleontológico importante no DNPM embora desempenhando um papel importantíssimo no desenvolvimento cultural de um povo, por conter nessa região dois dos maiores jazigos fossilíferos do mundo, o Brasil ainda carece de maiores investimentos nesta área, para expor seu riquíssimo acervo paleontológico.

CAPÍTULO V

Material e Métodos

O material fóssil estudado procede do Membro Crato da Formação Santana, Aptiano Superior da Bacia do Araripe, Brasil. Os fósseis angiospérmicos ocorrem, geralmente, de maneira esparsa em calcários laminados, distribuídos aleatoriamente em vários níveis, a maioria dos espécimes estudados corresponde a folhas isoladas e alguns espécimes completos com raiz, caule, folhas e órgãos reprodutivos em conexão orgânica.

Estão designados sob os códigos: GP/3E 6048; DNPM Crato 13; DNPM Crato 14; GP/3T 2437; GP3E 7553a; GP3E 7553b; GP3E 7481; MPSC PL 637; GP/3E 6049; DNPM MC 28; 3277 Pb; GP/3E 6050; CPCA 3522a; CPCA 3522b; GP/3E 7533; GP/3E 7482; GP/3T 2321.

Os espécimes estudados fazem parte das Coleções Científicas “Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (IGc-USP) (GP/3E...), do Museu Paleontológico de Santana do Cariri, da Universidade Regional do Cariri em Santana do Cariri (CE) (MPSC-PL), do Museu dos Fósseis do DNPM (Departamento Nacional de Produção Mineral – Ministério de Minas e Energia) do Crato (CE) (DNPM MC 28, Pb CPCA), do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) (3277 Pb).

Métodos de Estudo

Métodos de Campo

Foi realizada uma primeira viagem de campo em outubro de 2009, com o intuito de conhecer a geologia, a litoestratigrafia e obter novos espécimes fósseis de angiospermas provenientes do Membro Crato, porém não foi possível fazer nenhuma coleta de espécimes angiospérmicos nessa ocasião.

Uma segunda viagem de campo foi realizada, nos dias 29 e 31 de maio de 2010, nas pedreiras existentes nos arredores da cidade do Crato, CE, com a finalidade de aprimorar o conhecimento da geologia e litoestratigrafia, foram feitas análises de estruturas geológicas e camadas estratigráficas, apesar dos esforços não foi encontrado nenhum espécime angiospérmico.

Foram observadas nessa ocasião a geologia da área, desde o município de Missão Velha até o município de Santana do Cariri (CE), verificando-se a seqüência de formações *pré-rifte* (Brejo Santo e Missão Velha), *sin-rifte* (Abaiara) e *pós-rifte* (Barbalha e Santana, com seus membros Crato, Ipubi e Romualdo) ressaltando a litoestratigrafia da região.

Várias pedreiras de calcário laminado, entre os municípios de Nova Olinda e Santana do Cariri (CE), foram visitadas, porém nenhum material angiospérmico foi coletado, foram encontrados apenas alguns fragmentos de galhos e raízes de difícil correlação com as angiospermas e/ou gimnospermas que foram trazidos para o laboratório de paleobotânica do IGc-USP. Apesar dos trabalhos de campo, os níveis fitofossilíferos correspondentes, aos vegetais fósseis não estavam sendo explorados nas pedreiras naquele momento e sendo a ocorrência desses vegetais angiospérmicos considerados raros ou escassos não houve êxito na coleta de novos exemplares (Figura 21, p 81).

Perseguindo o objetivo de obter fósseis melhor preservados de angiospermas, também foram realizadas visitas técnicas as coleções da Universidade Regional do Cariri (URCA), do Museu de Paleontologia do DNPM / Distrito Regional Crato (CE), onde foram observados, organizados e preparados alguns dos exemplares da coleção de angiospermas com técnicas de preparação mecânica de limpeza de superfície de macrofósseis. Nos espécimes, encobertos por sedimentos em exposição no Museu do DNPM.

Durante a visita técnica ao Museu Paleontológico de Santana do Cariri (URCA) foram examinados os espécimes paleobotânicos existentes e fotografados os de maior interesse, cujos similares fazem parte da coleção científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do IGc – USP, como intuito de encontrar exemplares mais completos para o estudo das angiospermas, ou exemplares semelhantes, porém melhores preservados, que os pertencentes a coleção científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do IGc/USP, a maioria correspondendo a folhas isoladas.

Nessa ocasião foram cedidos por empréstimo do DNPM do Distrito do Crato (CE) exemplares previamente fotografados, e que apresentam características angiospérmicas e são

de interesse para o desenvolvimento do Projeto FAPESP 2008/02242-3. Tais exemplares encontram-se no Laboratório de Paleobotânica do IGc-USP.

Foi realizada uma visita técnica, na cidade do Rio de Janeiro, à Coleção de Paleobotânica do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, nos dias 28 e 29 de setembro de 2010. Nessa ocasião, o Museu apresentava uma Exposição Paleontológica, onde angiospermas e gimnospermas fósseis também eram exibidas, sendo assim observados os espécimes em exposição.

Ainda na cidade do Rio de Janeiro, entre os dias 27/09 a 02/10/2010, foi visitado o acervo paleobotânico do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, onde foi possível fotografar os exemplares angiospérmicos dessa coleção para posterior comparação com os pertencentes à coleção científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do IGc – USP.

Na cidade de Salvador (BA), também foi realizada uma visita técnica no dia 17/11/2010 ao acervo paleobotânico do Museu Geológico da Bahia, onde havia raros fragmentos de fitofósseis do Membro Crato, mais nenhum espécime de interesse para esse trabalho.

Foi realizada uma última visita técnica na cidade de Recife (PE) no dia 06/12/2010 a Coleção de paleobotânica do Departamento de Geologia e Paleontologia da Universidade Federal de Pernambuco, também fiel depositária de espécimes provenientes da Formação Santana, onde foram fotografados alguns exemplares paleobotânicos do Membro Crato. Estas visitas técnicas foram muito importantes para ampliar o conhecimento acerca do acervo angiospérmico da paleoflora do Membro Crato, tendo como fiel depositária várias Universidades brasileiras e a possibilidade de posterior comparação desses exemplares com os fitofósseis pertencentes à coleção científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do IGc – USP, para a presente e futuras pesquisas.

Métodos de Laboratório

a) Preparação mecânica do Material

Essa etapa consistiu na aplicação da técnica de limpeza mecânica de “degagement” (Fairon-Dumaret et al., 1999) para o descobrimento das partes fósseis ainda encobertas pela matriz a fim de obter melhor visualização das características dos espécimes utilizando ferramentas como martetele, mini-talhadeira, agulhas de diversas espessuras, instrumentos odontológicos, de joalheria e vibro-graver, para amostras mais resistentes. Estes instrumentos permitem uma limpeza mais minuciosa por se tratar de exemplares de porte pequeno e delicados. Por tratar-se de exemplares raros e únicos foram necessárias técnicas manuais pouco agressivas.

b) Métodos Ópticos

Os espécimes fósseis foram analisados sob fotoestereomicroscópio ZEISS Stemi SV6, com câmara clara acoplada, pertencente ao Laboratório de Paleobotânica e Palinologia do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental (GSA) do IGc/USP. Foram realizadas observações de aspectos morfológicos, mensuração das feições e obtenção de fotografias e desenhos. A mensuração das feições morfológicas dos espécimes foi feita diretamente sobre o fóssil, ou sobre seus respectivos desenhos ou fotos em escala, utilizando paquímetro digital para medidas lineares e transferidor para medidas angulares.

As fotomicrografias foram obtidas com câmara digital Sony Cyber Shot/ lente Zeiss, modelo DSC-W5, de 5.1 megapixels de resolução sobre estativa e luz artificial. As fotomicrografias foram obtidas com a câmara digital Sony Cyber Shot/lente Zeiss, modelo DSC-S75, de 3,3 megapixels de resolução adaptada ao estereomicroscópio. Ambas pertencem ao Laboratório de Paleobotânica do IGc/USP e foram adquiridas pelo Projeto Temático FAPESP 97/03639-8. Algumas fotomicrografias foram feitas no Laboratório de Fotografia da Universidade de Guarulhos.

A observação dos exemplares ao estereomicroscópio possibilitou, em alguns casos, a contagem de estômatos, feita em um quadrante de 1cm^2 , porém devido à quantidade de área

foliar disponível e o tamanho reduzido dos estômatos, foi utilizado um quadrante de $0,5\text{cm}^2$, que facilitou a observação e contagem, para ser posteriormente inferido a quantidade de estômatos em 1cm^2 .

c) Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Foi realizada também análise em MEV de pequenos fragmentos foliares e de ramos de angiospermas (preservados tridimensionalmente) do exemplar fóssil GP3E 7482, alguns fragmentos, com caracteres epidérmicos preservados e/ou estruturas anatômicas foram retirados e montados sobre “stubs” com fita dupla face de carbono e posteriormente recobertos por ouro. As amostras foram analisadas no MEV, modelo Leo 440i D.S. Espectrômetro de Energia Dispersiva de Raio X com detector de estado sólido Si (li), da marca Oxford, em sessão de microscopia eletrônica de varredura no Lab-MEV do IGc/USP, sendo observados através de detector de elétrons secundários (Relevo) e detector de retro-espalhados (n° atômico médio que ressalta a topografia).

d) Análises de Difração de Raio X

Foi realizada uma análise de Difração de Raio X em algumas supostas galhas sobre uma folha angiospérmica, no espécime GP/3E 6050 no Laboratório de Difração de Raio-X, do GMG (IGc-USP). A amostra foi macerada para produzir uma fina camada sobre a lâmina que é inserida no equipamento para realização da identificação dos argilominerais em difratômetro de pó Siemens modelo D5000, geradores de Raios X e câmeras de difração de vários tipos para pó ou monocristais (Debye-Scherer e Guinier, Gandolfi, câmera de precessão).

Métodos de gabinete

Comparações e descrições

Os espécimes foliares foram comparados com os existentes nas bibliografias especializadas, como LAWG (1999), e com as características morfoanatômica e morfológicas dos espécimes atuais de herbário e os descritos na literatura botânica. As interações Inseto-Planta foram descritas e comparadas àquelas do *Guide to Insect (and other) Damage types on Compressed Plant Fossil* de Labandeira et al. (2007), também foi utilizada literatura específica de entomologia para interpretação dos resultados (Pranchas XXIX, p 215, e XXX, pg 217).

Levantamento do conhecimento prévio da Paleoflora e Paleoentomofauna do Membro Crato.

Para conhecimento prévio da paleoflora e da paleoentomofauna da Formação Santana (Membro Crato) foi feito levantamento bibliográfico em periódicos específicos, trabalhos acadêmicos, entre outros, conforme descrito anteriormente.

Para avaliar melhor os aspectos da paleoentomofauna e sua relação com a paleoflora na relação inseto-planta uma extensa bibliografia sobre o assunto foi examinada, por exemplo: Labandeira *et al.* (1994, 2002 a, b), Adami-Rodrigues et al. (2004), Labandeira et al. (2007), Pires & Guerra-Sommer (2009), Taylor et al., (2009), Horn et al. (2011), entre outros. A seguir, tentou-se associar os tipos de danos causados por insetos e/ou outros organismos, com os morfotipos foliares reconhecidos na flora, para se verificar se havia uma relação entre eles.

CAPÍTULO VI

RESULTADOS OBTIDOS

Morfotipos Foliares Angiospérmicos da Paleoflora do Crato (Tabela 2).

Tabela 2. Área foliar dos respectivos morfotipos.

Área foliar dos respectivos morfotipos			
Morfotipos	Espécime	Área calculada mm ²	Classe
I	GP/3E 6048	892	Micrófila
	Espécime DNPM Crato 13	693	Micrófila
	Espécime DNPM Crato 14	913	Micrófila
II	GP/3T 2437	270	Micrófila
	GP/3E 7553	1.017	Micrófila
	GP/3E 7481	4.800	Mesófila
	MPSC PL 637	810	Micrófila
III	GP/3E 6049	426	Micrófila
	3277 Pb	531	Micrófila
IV	DNPM MC 28	151	Nanófila
IV???	GP/3E 6044	133	Micrófila
V	GP/3E 6050	496	Micrófila
VI	CPCA 3522	701	Micrófila
VII	GP/3E 7533	413	Micrófila
VIII	GP/3E 7482	300-870	Micrófila
IX	GP/3T 2321	400	Micrófila
X	GP/3E 7486	533	Micrófila
XI	GP/3T 6046	233	Micrófila
XII	GP/3E 7479	10	Leptófila

MORFOTIPO FOLIAR I

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): folha isolada obovada, com pecíolo bem desenvolvido, ápice arredondado a retuso, margem inteira, venação pinada broquidódroma festonada. Dentro desse Morfotipo situam-se os seguintes espécimes: GP/3E 6048; DNMP Crato 13; DNPM Crato 14.

Espécime GP/3E 6048

Prancha I, p 159

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Folha isolada simples, microfila, medindo 53,69 mm de comprimento por 24,93 mm de largura; obovada, base assimétrica, ângulo do ápice 93° (obtusos), ápice levemente emarginado, margem inteira, ângulo da base 57° (agudo); pecíolo marginal medindo 9,41 mm de comprimento com 2,76 mm de largura. Apresenta como feições arquiteturais foliares: venação pinada, festonada broquidódroma, terciária reticulada ao acaso, com “loops” em vênulas marginais.

Densidade Estomatal: Não foi possível a observação dos estômatos neste exemplar, pois não há preservação de maiores detalhes da epiderme.

Interação inseto-planta: Não foram observadas estruturas relativas à interação inseto-planta, apesar do espécime apresentar danos na superfície foliar. Estas estruturas foram causadas, provavelmente, durante a coleta do fóssil por ação mecânica, pois é observada remoção da matriz calcária nas áreas do pecíolo e da base.

Discussão: Pelas características do espécime, este se enquadra na Subclasse Magnoliidae, Ordem Magnoliales. Também apresenta feições típicas de Laurales, apesar de divergir dessas por não possuir margem denteada e venação terciária semelhante (Souza & Lorenzi, 2005; Judd et al., 1999; Hickey & Wolfe, 1975). Apesar de possuir algumas estruturas de danos, não se assemelha àquelas causadas por insetos, sugerindo que foi avariado durante a abertura da rocha. A preservação trata-se da parte abaxial da folha.

No momento, tem-se à designação Morfotipo Foliar I.

Espécime DNPM Crato 13

Prancha II, p 161

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Museu dos Fósseis do DNPM (Departamento Nacional de Produção Mineral – Ministério de Minas e Energia) do Crato (CE).

Descrição: Folha isolada simples, microfila, medindo cerca de 47,09 mm de comprimento por 22,09 mm de largura, , obovada, simétrica, ângulo do ápice 90° (agudo),

ângulo da base 85° (agudo), ápice convexo, margem inteira; pecíolo marginal, longo, de calibre grosso, medindo cerca de 11,27 mm de comprimento por 3,67mm de largura. Apresenta como características arquiteturas foliares: venação pinada, veia secundária broquidódroma festonada, venação reticulada ao acaso.

Densidade Estomatal: No exemplar, ocorrem três pequenos fragmentos de tecido epidérmico foliar, distribuídos na proximidade da venação principal, onde foi possível observar a dispersão dos estômatos. O primeiro, próximo ao ápice foliar mede aproximadamente 13,56 mm de comprimento por 7,67mm de largura; o segundo fragmento mede cerca de 8,48 mm de comprimento por 2,53mm de largura e está localizado na parte mediana foliar; o terceiro fragmento está localizado logo abaixo do segundo e mede cerca de 5,05mm de comprimento por 1,82mm de largura. Os estômatos estão bem preservados e distribuídos aleatoriamente, sendo possível ver as estruturas das células guarda e companheira. Em 1 cm² são observados 64 estômatos. Não foram encontrados estômatos sobre as venações, assim como cicatrizes de sua retirada.

Interação Inseto – Planta: Foram observadas 4 galhas: uma galha de borda foliar, três sobre o tecido foliar com estômatos, de forma arredondada medindo cerca de 0,61mm de diâmetro. As galhas são arredondadas com partições radiais, compatíveis com as do tipo DT52 descritas no guia de Labandeira. Ocorrem também marcas de herbivoria na superfície foliar sobre as veias primária e secundárias e nas bordas do tipo DT03, DT12, DT16 e DT 63 (orifício de alimentação).

Discussão: Enquadra-se na Subclasse Magnoliidae, Ordem Magnoliales/Laurales. Prefere-se referida como Morfotipo Foliar I.

Espécime DNPM Crato 14

Prancha III, p 163

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Museu dos Fósseis do DNPM (Departamento Nacional de Produção Mineral – Ministério de Minas e Energia) do Crato (CE).

Descrição: Folha isolada simples, microfila, com ápice e base fragmentados, mede aproximadamente, 57,32 mm de comprimento com cerca de 23,90mm de largura, elíptica a

obovada, margem lisa. Apresenta como características arquiteturais foliares: venação pinada, secundária fracamente broquidódroma, com “loops” nas vênulas marginais.

Densidade Estomatal: Não foi possível a observação dos estômatos neste exemplar.

Interação Inseto - Planta: São observadas estruturas de alimentação no exemplar, uma marginal do tipo DT 13 (Labandeira et al., 2007), onde há remoção do ápice e da veia primária; e marginal do tipo DT 12 (Labandeira et al., 2007), circular, rasa, formando um arco de menos de 180°. Estrutura semelhante ocorre no interior da folha. Há também possível oviposição do tipo DT 72.

Discussão: As marcas venulares profundas sugerem face abaxial. Devido ao tipo de organização da arquitetura foliar o espécime pode ser da Subclasse Magnoliidae. Mantém-se para o espécime a designação informal Morfotipo Foliar I.

MORFOTIPO FOLIAR II

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): folhas ninfealeanas isoladas ou conectadas, na forma de *Pluricarpellatia* ou Taxon A, com margem denteada ou inteira. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: GP/3T 2437; GP/3E 7553a, b; GP/3E 7481; MPSC PL 637.

Espécime GP/3T 2437

Prancha IV, V, p 165, 167

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. Parátipo da espécie, repatriado a partir do Museu de Berlim por doação de Bárbara Mohr.

Descrição: Espécime composto de cinco folhas micrófilas, de margem lisa, que variam de 10 a 30 mm por 15 a 20 mm de largura. Uma flor de 20 mm de altura e 20 mm de largura, caule rizomatoso de 220 mm de comprimento e raízes com cerca de 50 mm de comprimento. Na superfície abaxial, observam-se impressões de mesófilo foliar com lacunas

de ar (Pranchas IV, V b1). Algumas folhas, em posição abaxial ou dobradas, exibem a inserção suprabasal do pecíolo similar ao das ninfealeanas atuais.

Densidade estomatal: Não foram observadas estruturas de estômatos.

Interação Inseto - Planta: Na folha **a** (Prancha IV e V, a) do espécime GP/3T 2437, ao longo da margem observa-se uma faixa de coloração mais escura (tecido necrosado), classificado como *Incertae sedis* (DT114 de Labandeira et al., 2007). São vistas também marcas de alimentação marginal (DT12, Prancha V, a, a1, a2). A folha **b** (Prancha IV e V, b, b1) do espécime apresenta mesófilo lacunoso, três estruturas de perfuração e sucção (Prancha XI, XII, b, b2), semelhantes às DT118; duas galhas DT52 (Prancha IV e V, b e b3) e duas DT80 (Prancha IV, V, b e b4). Próximo às suas raízes há estruturas similares a larvas de crisomelídeos (Prancha IV e V, c1, c2) que, atualmente, se associam às raízes ninfealeanas (Merritt & Cummins, 1984; Askevold, 1990a, b). Estas formas alongadas possuem contorno bem marcado, apresentam segmentos transversais de número variável de acordo com o tamanho, por vezes, com sugestivos apêndices pareados. Medem de 2,25 a 4,36 mm de comprimento por 0,61 a 0,79 mm de largura. Nas raízes, estruturas tipo nódulos esféricos ou elipsóides, medindo de 0,73 a 1,21 mm de comprimento e de 0,46 a 0,97 mm de largura, sugerem a presença de reações a parasitas como insetos ou nematódeos (Prancha IV e V, d).

Discussão: Este espécime foi descrito e identificado por Mohr *et al.* (2008) como *Pluricarpelatia peltata*, aqui é estudado apenas o parátipo, contra-impressão do holótipo, exemplar de maior complexidade. Consiste em plantas relativamente pequenas, herbáceas, rizomatosas, interpretadas como de hábito aquático. Segundo aqueles autores, trata-se da ramificação extinta mais basal da linhagem das Nymphaeales, que compartilha várias características com as Cabombaceae, embora diferindo em outras.

Espécime GP3E 7553

Prancha VI, p 169

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Folha microfila isolada orbicular medindo cerca de 38,74 mm de comprimento por 39,39 mm de largura, ângulo da base 270° (amplamente obtuso), ângulo do ápice 110° (obtusos), veias primárias actinodromas, e secundárias broquidodromas, de base lobada, ápice convexo, margem lisa e base cordada, com ápice parcialmente fragmentado durante coleta, pecíolo medindo 42,02 mm de comprimento e cerca de 4,64 mm de largura. Ocorre preservação de tecido foliar (Prancha VI, h).

Densidade estomatal: Não foram observados estruturas de estômatos.

GP/3E 7553a

Prancha VI, a,b, p 169

Interação inseto planta: Ocorrem galhas circulares DT80, de ~1,5 mm de diâmetro, com paredes externas delgadas, distribuem-se ao acaso sobre a superfície foliar (Prancha VI c, c1). Marcas de oviposição lenticulares (DT72), medindo ~1 mm de comprimento e menos de 0,5 mm de largura, são observadas (Prancha VI c, c2). Ainda nesse espécime foi observada mina (DT41) com 90 mm de extensão e <1 mm de largura (Prancha VI a1). Próximo a essa estrutura observa-se uma forma semelhante a fragmento larval (Prancha VI a1). Nas margens do espécime ocorre um clareamento do tecido preservado, aparentemente por deteriorização, não sendo um tipo de esqueletização, provavelmente causado por fungos, semelhante às observações feitas em vegetação atual.

GP/3E 7553b

Prancha VI, d-f, pg 199

Interação inseto planta: Ocorre necrose marginal no ápice (Prancha VI d, e), evidenciada pela coloração escurecida (DT114) e de perfurações tróficas circulares (DT01), medindo menos 1 mm de diâmetro (Prancha VI). Neste exemplar também ocorre o tipo de estrutura possivelmente causada por fungos, como descrito para GP/3E 7553a.

Discussão: As amostras GP/3E 7553a e GP/3E 7553b são impressão e contra-impressão do mesmo espécime. Este espécime foliar pode ser atribuído ao Taxon A, segundo designação de Mohr *et al.* (2008). Este *taxon* é composto por folhas isoladas ou plantas herbáceas com rizoma horizontal espesso de mais de 150 mm de diâmetro, portando raízes de 1,5 mm de diâmetro.

Espécime GP3E 7481**Prancha VII, p 171**

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Folha mesófila isolada, orbicular, de margem lisa e base lobada, com ápice obliterado artificialmente, medindo 90 mm de largura e 80 mm de altura, ângulo da base mede 238 mm (amplamente obtuso), ângulo do ápice provavelmente amplamente obtuso, não sendo possível inferir números, pois está incompleto, com pecíolo fragmentado medindo 14,82mm de comprimento por 8,76mm de largura. Sete a oito veias principais actinodromas irradiam-se da base. Essas veias dicotomizam-se e anastomosam-se várias vezes a partir da área mediana da lâmina foliar, formando secundárias e terciárias que se estendem até a margem, formando arcos semelhantes às broquidodromas. Observa-se, na superfície abaxial, o mesófilo foliar com lacunas de ar (Prancha VII, c).

Densidade estomatal: Não foram observados estruturas de estômatos.

Interação Inseto – Planta: Entre suas estruturas de danos verificam-se minas (Prancha VII, 1-3) ou pequenos túneis serpentiformes escavados por larvas que se alimentaram do mesênquima da folha, deixando a trilha impressa na superfície foliar, conforme descrevem Herrera & Pellmyr (2002). Uma dessas estruturas (Prancha VII 3) possui 145 mm de comprimento total e está bem preservada: sua trajetória é retilínea, na maior parte do percurso, ou serpenteante, atravessando veias e conectando-se em alguns pontos. Tem um início delgado, de ~0,2 mm de diâmetro e alarga-se em direção ao outro extremo, até cerca de 1 mm, evidenciando o crescimento do animal que a produziu. Os pequenos túneis foram preenchidos por nódulos coproliformes. Assemelham-se à estrutura DT41, apenas diferindo desta devido à trilha desviar-se das veias principais. Outras estruturas observadas na margem foliar assemelham-se aos fragmentos de mina, devido à sua pequena extensão, ~ 2 mm de comprimento e largura constante de ~0,3 mm (Prancha VII 1-2) e à superfície de alimentação (DT130), com ~35 mm de comprimento e 1 mm de largura (Prancha VII 4-5). Também apresenta galha DT80, ou seja, pequenas estruturas arredondadas, parcialmente carbonizadas de até 1 mm de diâmetro (Prancha VII 6-7), e semelhante ao do tipo DT116.

Discussão: Este espécime foliar, assim como o GP/3E 7553, pode ser atribuído ao Taxon A, segundo designação de Mohr *et al.* (2008).

Espécime MPSC PL 637

Prancha VIII, p 173

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Museu Paleontológico de Santana do Cariri da Universidade Regional do Cariri - URCA

Descrição: Corresponde a uma impressão foliar orbicular microfila de base lobada, de margem crenada, de 38 mm de comprimento por cerca de 32 mm de largura, ângulo da base medindo 100° (obtusos), ângulo da ápice apesar de incompleto aparenta ser obtuso por inferir o termino da venação foliar. Possui inserção peciolar suprabaasal, pecíolo de 34 mm de comprimento por 1,5 mm de largura no ponto de inserção e 3 mm na extremidade basal, com estrias longitudinais e base expandida; sete ou oito veias actinódromas do tipo ninfealeano, com uma central de calibre um pouco maior, atravessam a lâmina, dicotomizando-se várias vezes a partir da área mediana, com secundárias e terciárias que se estendem até a margem, formando “loops” broquidódromos festonados. Na superfície abaxial, observam-se impressões de mesófilo foliar com lacunas de ar (Prancha VIII, d).

Interação Inseto - Planta: Apresenta, ao acaso, perfurações tróficas polilobadas do tipo DT05 (Labandeira *et al.*, 2007) com mais de 5 mm de diâmetro (Prancha VIII, e). Neste exemplar também ocorre estrutura de deterioração marginal, possivelmente causada por fungos (Prancha VIII, a-b), como descrito para GP/3E 7553a.

Discussão: Este espécime foliar, assim como o GP/3E 7553, pode ser atribuído ao Taxon A, segundo designação de Mohr *et al.* (2008).

MORFOTIPO FOLIAR III

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): folha isolada, oblonga, peciolada, de margem inteira, ápice retuso e venação pinada, secundárias broquidódromas. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: GP/3E 6049; 3277Pb.

Espécime GP/3E 6049

Prancha IX, p 175

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Folha isolada simples, nanófila, medindo 22,52mm de comprimento por 6,31 mm de largura, oblonga, simétrica, ângulo do ápice 70° (agudo), ângulo da base 65° (agudo), ápice convexo, margem inteira, posição do pecíolo marginal, medindo 3,70mm de comprimento com cerca de 0,64 mm de largura. Apresenta como características arquiteturais foliares venação pinada, veias secundárias broquidódromas festonadas e terciárias percorrentes alternas.

Densidade Estomatal: Não foi possível a observação dos estômatos neste exemplar, pois não há preservação de tecidos limotizado, que preservem maiores detalhes.

Interação inseto-planta: Esse exemplar também forneceu dados sobre interação inseto-planta, sob a venação principal. Próximo à base foliar, duas estruturas foram identificadas como galhas do tipo DT 52 (Labandeira et al., 2007) e duas estruturas de alimentação na margem foliar esquerda, exibindo reação química de escurecimento de bordas, semelhante a estrutura do tipo DT143 descrita por Labandeira et al. (2007). Parte da impressão foliar observada refere-se à parte abaxial.

Discussão: Pode ser inserida na Subclasse Magnoliidae, Ordem Magnoliales. Foi designada informalmente como Morfotipo Foliar III.

Espécimes 3277Pb**Prancha X, p 177**

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro

Descrição: Folha isolada simples, micrófila, medindo cerca de 41,60 mm de comprimento por 19,17 mm de largura, ápice convexo, margem inteira, oblonga, simétrica, ângulo do ápice de 67° (agudo), base incompleta, pecíolo não preservado. Apresenta como características arquiteturais foliares: venação pinada, veias secundárias basicamente broquidódroma festonada, veias terciárias percorrentes opostas e/ou alternas, com “loops” marginais.

Densidade Estomatal: Foram observados vários estômatos do tipo actinocítico, comum em angiospermas, segundo Dickison (1975) e também, diversos orifícios de inserção de pelos, neste espécime. A maioria na região apical. A densidade estomática está em torno de 35 estômatos por 1cm². Este espécime em especial foi de difícil observação por ter sido tratado com óleo de parafina, que facilita a visualização sob lupa, mas dificulta na obtenção de fotos de detalhe.

Interação Inseto – Planta: Não foi observada a interação inseto-planta no espécime, o dano encontrado na base foliar foi, provavelmente, causado por processos bioestratinômicos, pois não foram reconhecidas estruturas de alimentação, porque estas marcas são, geralmente, associadas aos ápices e margens foliares, não propriamente à base, como ocorre neste exemplar.

Discussão: De acordo com a descrição, enquadra-se na Subclasse Magnoliidae, Ordem Magnoliales, não sendo possível identificar a Família. Aparenta uma consistência coriácea, com base foliar incompleta. Esta parece ter sido rasgada e apresenta enrugamento em toda a área ferida, na qual ocorreu uma cicatrização marginal de tonalidade escura, apesar de estar destacada da planta-mãe. A consistência coriácea é característica de espécimes ocorrentes em clima subtropical ou árido (Shilin, 1983; Wiemann et al, 1998). As características desse exemplar corroboram com os dos espécimes já descritos no Cretáceo.

MORFOTIPO FOLIAR IV

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): folha isolada lanceolada, de margem inteira, apiciolada, de venação broquidódroma festonada. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: DNPM MC 28.

Espécime DNPM MC 28

Prancha XI, p 179

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Museu dos Fósseis do DNPM (Departamento Nacional de Produção Mineral – Ministério de Minas e Energia) do Crato (CE).

Descrição: Folha isolada simples, nanófila, medindo cerca de 29,27 mm de comprimento com cerca de 7,75 mm de largura, elíptica, simétrica, porém o espécime foi fossilizado levemente curvado para a direita, ângulo do ápice 60° (agudo) e ângulo da base 70° (agudo), de base decorrente, ápice arredondado, margem inteira, pecíolo medindo cerca de 5,36 mm de comprimento por 1,98 mm de largura. Apresenta como características arquiteturais foliares venação pinada, com secundária fracamente broquidódroma, vênulas finais são vistas na margem, constituindo pequenos “loops”.

Densidade Estomatal: Não foi possível a observação dos estômatos neste exemplar, pois não há preservação de tecidos limonitizados, que preservam maiores detalhes.

Interação Inseto - Planta: Não foram observadas estruturas relativas à interação inseto-planta.

Discussão: O espécime não apresenta boa preservação, permitindo apenas a inferência à Subclasse Magnoliidae. Foi designada informalmente como Morfotipo Foliar IV.

MORFOTIPO FOLIAR V

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): folha isolada, oblonga, de margem inteira, ápice retuso, de venação broquidódroma. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: GP/3E 6050.

Espécime GP/3E 6050

Prancha XII, p 181

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Folha isolada simples, micrófila, medindo cerca de 49,56 mm de comprimento por 15,04 mm de largura, oblonga, simétrica, ângulo do ápice 70° (agudo), ângulo da base 45° (agudo) com desvio de base levemente inclinada para a direita, ápice convexo, margem inteira, pecíolo ausente. Apresenta como características arquiteturais foliares venação pinada, veiação secundária broquidodroma festonada, com vênulas marginais em “loops”.

Densidade Estomatal: Não foi possível a observação dos estômatos neste exemplar, pois não há preservação de tecidos limonitizados, que preservem maiores detalhes.

Interação inseto-planta: Este exemplar apresentou sob a superfície foliar diversos nódulos semelhantes a galhas incarbonizadas, do tipo DT80 (Labandeira et al., 2007), distribuídas, principalmente, sobre a venação principal como acontece nos espécimes atuais (Gillot, 2005). As margens direita e esquerda apresentam alguns cortes possivelmente causados durante o processo de diagênese.

Discussão: Enquadra-se na Subclasse Magnoliidae, Ordem Magnoliales. Os nódulos incarbonizados foram submetidos à análise de difração de raio X, que apresentou apenas os elementos de composição da rocha matriz ou seja, calcita e goethita. Fica assim uma dúvida sobre a possibilidade de não ser galhas ou galhas substituídas (Figura 22).

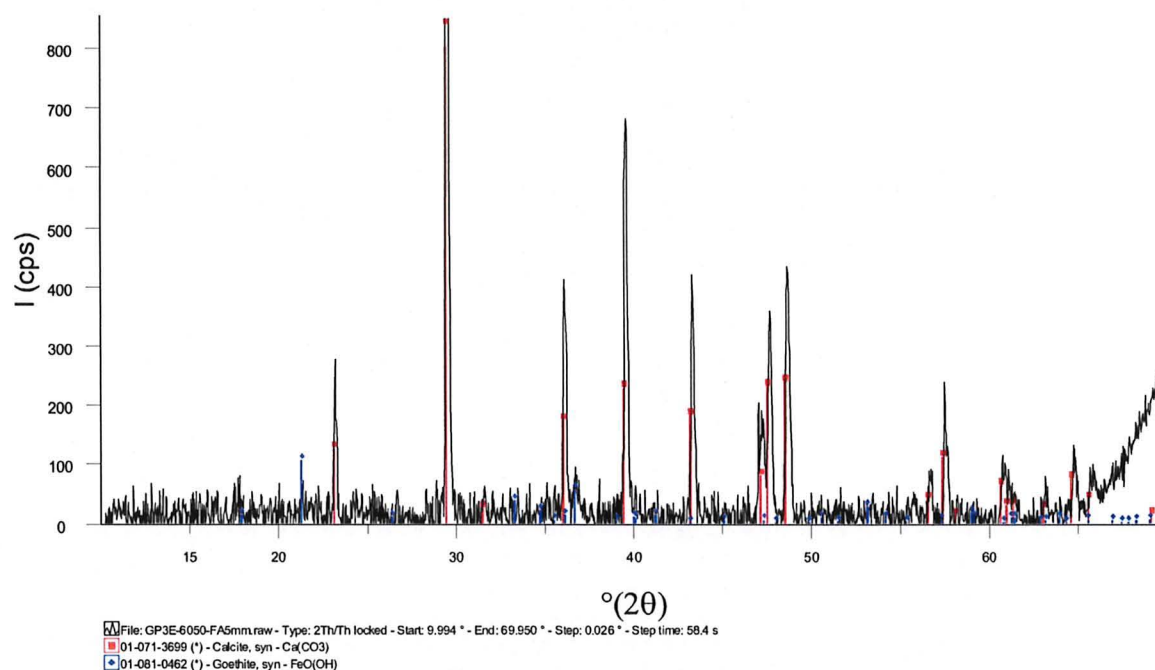


Figura 22. Gráfico de difração de raio-X de nódulos incarbonizados do espécime GP/3E-6050, demonstrando ausência de compostos orgânicos.

MORFOTIPO FOLIAR IV ???

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquitetúrias, segundo o LAWG (1999): folhas nanófilas, venação pinada irregular, secundárias pouco visíveis, bainha dispostas helicoidalmente. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: GP/3E 6044.

GP/3E 6044

Prancha XIII, p 183

Procedência: Membro Crato, área de pedra entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Ramo folioso composto possui cerca de 13 cm, com 7 folhas nanófilas de 30-40 mm de comprimento e 5 mm de largura, de venação pinada irregular e secundárias

pouco visíveis. Possuem bainha dispostas helicoidalmente, conforme as cicatrizes no ramo. Apresenta na superfície abaxial de duas folhas pequenas e diversas estruturas circulares de cerca de 0,5 mm de diâmetro, alinhadas nas laterais da venação principal.

Interação inseto-planta: Não foram observadas estruturas de interação inseto-planta.

Discussão: A princípio este exemplar foi incluído nas análises como um ramo angiospérmico, devido à estrutura da arquitetura foliar, no entanto, as observações revelaram a presença de estruturas circulares na face abaxial de duas folhas, semelhantes aos soros encontrados em espécies de Pteridófitas (Prancha XXVII, pg 211, e XXVIII, pg 213), que também apresentam arquitetura foliar complexa, o que sugere que este espécime seja classificado como Divisão Pteridophyta. Apesar de o espécime estar bem preservado, não são observadas estruturas de danos de interação inseto-planta.

MORFOTIPO FOLIAR VI

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquitetúricas, segundo o LAWG (1999): folha isolada, obovada, margem inteira, pecíolo ausente, ápice retuso, venação pinada reticulódroma desorganizada. Dentro desse Morfotipo situam-se os seguintes espécimes: CPCA 3522 (impressão e contra-impressão).

Espécime CPCA 3522

Prancha XIV, XV, p 185, 187

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica do Museu Paleontológico de Santana do Cariri da Universidade Regional do Cariri (Santana do Cariri-CE).

Descrição: Folha isolada simples, microfila, medindo aproximadamente 50,68 mm de comprimento por 20,75 mm de largura, obovada, simétrica, ângulo do ápice de 70° (agudo), ângulo da base 45° (agudo). Formato da base aparentemente cuneiforme, porém parcialmente fragmentado, ápice retuso, margem inteira, pecíolo não preservado. Apresenta como características arquitetúricas foliares: venação pinada, com veias secundárias reticulódromas, com espaçamento e ângulo decrescente em direção à base. Veias intersecundárias fracas.

Veias terciárias reticuladas ao acaso, sinuosas. Ângulo da terceira veia para a primeira obtuso. Categoria da quarta e quinta veia reticulada poligonal regular. Areolação: bem desenvolvida. Última venação marginal com “loops” e sem dentes. Nos espécimes acima descritos ocorrem pequenos orifícios possivelmente de inserção de pelos, devido à profundidade dos mesmos e o diâmetro diminuto, bem como a dispersão uniforme sobre toda a lâmina foliar e algumas cicatrizes de estômatos dispersos de forma aleatória. Trata-se de impressão e contra-impressão foliar.

Densidade Estomatal: Não foi possível a observação dos estômatos neste exemplar, pois a preservação de tecidos é pequena sem preservação de maiores detalhes.

CPCA 3522a (Impressão)

Prancha XIV, p 185

Interação Inseto –planta: Ocorrem quatro estruturas de formato circular, de possíveis galhas, duas próximas a base foliar do lado direito, e duas próximas a margem direita foliar. Medem de 0,17 a 0,61mm de diâmetro. Estas estruturas se assemelham a galhas tipo DT116 (Labandeira et al, 2007), porém de menor tamanho. Há ainda pequenos fragmentos de tecido foliar alinhados sobre a venação principal onde estão preservadas estruturas de galhas em número de cinco, do tipo DT87 descrita por Labandeira et al. (2007). Ocorre alimentação marginal do tipo DT12 e tecido necrosado tipo DT114 (Labandeira et al., 2007).

CPCA 3522 b (Contra-impressão)

Prancha XV, p 187

Interação Inseto –planta: Na margem esquerda do ápice foliar ocorrem duas estruturas esféricas de pigmentação escura ambas com 0,17mm de diâmetro, com pequenos orifícios semelhantes a poros, inferindo uma possível galha do tipo DT116 (Labandeira et al., 2007), diferindo apenas em tamanho. Cinco estruturas interpretadas como galhas ocorrem sobre a venação principal alinhadas, como descrito para o exemplar CPCA 3522a.

Discussão: A descrição sugere afinidades botânicas com a Subclasse Magnoliidae, Ordem Magnoliales. A base foliar não foi preservada, impedindo a descrição da inserção peciolar. No geral o espécime está bem preservado sendo possível descrever as venações,

porém os aspectos de interação inseto planta são mais visíveis no exemplar CPCA 3522b (contra-impressão). Tem sido referido como Morfotipo VI.

MORFOTIPO FOLIAR VII

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): folha isolada, obovada, margem inteira, pecíolo marginal longo, ápice arredondado, venação suprabasal reticulódroma desorganizada. Dentro desse Morfotipo situam-se os seguintes espécimes: GP/3E 7533.

Espécime GP/3E 7533

Prancha XVI, p 189

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Folha isolada simples, microfila, medindo cerca de 32,16 mm de comprimento por 19,27 mm de largura, obovada, base levemente assimétrica, ângulo do ápice 90° (agudo), ângulo da base 70° (agudo), ápice arredondado, margem inteira, pecíolo marginal medindo cerca de 22,05 mm de comprimento com cerca de 2,55mm de largura. Apresenta como características arquiteturais foliares venação suprabasal, reticulódroma, a venação terciária não pode ser observada.

Densidade Estomatal: Não foi possível a observação dos estômatos neste exemplar, pois não há preservação de tecidos limotizados, que preservam maiores detalhes.

Interação Inseto - Planta: Estrutura semelhante a possível galha sobre venação tipo DT117 (Labandeira et al., 2007). Não há outros indícios de interação inseto-planta, pois o exemplar não apresenta quaisquer danos.

Discussão: Apresenta arquitetura foliar muito semelhante à da espécie atual *Schisandra glaucescens* da Ordem Austrobayales descritas para o Cretáceo (Friis et al., 2006), devido a arquitetura foliar menos organizada e também assemelhan-se aquelas da Ordem

Magnoliales. (LAWG et al., 1999). Mas como a Ordem Austrobayales não ocorre no Brasil, e a comparação não é tão precisa por falta de maiores detalhes é preferível mantê-la como Morfotipo foliar VII.

MORFOTIPO FOLIAR VIII

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): folhas micrófilas conectadas, elípticas a ovadas, simétricas, pinadas, semicaspedódroma festonada a broquidódroma, de margem inteira, apiciolada, ápice arredondado e base decorrente, filotaxia alternada. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: GP/3E 7482.

GP/3E 7482

Prancha XVII, p 191

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Ramo folioso com 32 cm de comprimento, caule de 30 a 50 mm de espessura, com 12 folhas micrófilas fragmentadas, com apenas 4 com feições da arquitetura foliar melhor preservadas, que variam de 30-65 mm de comprimento e 15-20 mm de largura, elípticas a ovadas, simétricas, pinadas, semicaspedódroma festonada a broquidódroma, de margem inteira, ângulos do ápice e da base agudos, apiciolada, ápice arredondado e base decorrente, filotaxia alternada. Ao MEV (Prancha XVIII, (d-h) p 193) fragmentos foliares mostram a presença de células da epiderme e estômatos (com duas células guarda e pouco preservados), distribuídos aleatoriamente, que podem ser classificados como anomocíticos, por não possuírem células subsidiárias distintas daquelas da epiderme, segundo classificação de Dickison (1975). Os fragmentos de folhas observados foram retirados de tecido preservado próximo ao pecíolo, que naturalmente apresenta menor quantidade de estômatos, com base no atualismo. As imagens também revelam estruturas orgânicas substituídas por minerais de forma estriadas, com diversos estômatos distribuídos aleatoriamente (Prancha XIX, p 195) e

com diversas pontuações nos traqueídes dos fragmentos de caule analisados (Prancha XX, p 197). Há um botão de flor solitário, apical, associado ao ramo, mas não conectado, de 15 mm de comprimento por 10 mm de largura. Seu eixo é pouco preservado de acordo com imagens de MEV, apresentando algumas células da epiderme com estriações (Prancha XIX, p 195).

Interação inseto-plantas: São observadas marcas de alimentação marginal, do tipo DT12 (Labandeira et al., 2007) e do ápice, do tipo DT13 (Labandeira et al., 2007) (Prancha XXX, p 217). Diversas estruturas circulares escurecidas poderiam ser confundidas com possíveis danos causados por insetos, porém trata-se de precipitação de óxidos sobre o fóssil. Não foram observadas outras estruturas de interação inseto-plantas devido ao baixo grau de preservação das demais folhas.

Discussão: As folhas deste exemplar são semelhantes às descritas por Mohr & Friis (2000) como folhas do tipo 5, e também apresentam semelhanças com a espécie *Endressinia brasiliensis* (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004) quanto a sua arquitetura foliar, porém não foram observadas células eiterais.

MORFOTIPO FOLIAR IX

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): Folhas conectadas, irregularmente trilobada, algumas bilobadas, os lobos elípticos podem dividir-se em sublobos. Dentro desse Morfotipo situam-se os seguintes espécimes: GP/3T 2321.

GP/3T 2321

Prancha XXII, p 201

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. Parátipo da espécie, repatriado a partir do Museu de Berlim por doação de Bárbara Mohr.

Descrição: Como descrito por Mohr & Eklund (2003), *Araripea florifera*, é um ramo folioso composto de folhas microfilas largas de, aproximadamente, 20 a 30 mm de

comprimento, irregularmente trilobada, algumas bilobadas. Os lobos podem dividir-se em sublobos, de venação pinada, de venação secundária craspedódroma, com veias de ordem superior em disposição irregular, classificados como elípticos, de ápice agudo de acordo com LAWG et al. (1999), quando considerada a forma de cada lobo. Botões de flores multipartidas podem ter até 10 mm de comprimento, com longas e estreitas tépalas, que se alongam até a extremidade do botão. As tépalas se arranjam helicoidalmente sobre a superfície externa do hipanto em forma de taça.

Interação inseto-planta: Não foram observadas estruturas de interação inseto-planta.

Discussão: Segundo Morh & Eklund (2003) este espécime é identificado como *Araripea florifera* do Clado Magnoliídeo. Apesar de o espécime estar bem preservado, não são observadas estruturas de danos de interação inseto-planta. No momento, apesar de se tratar de forma já identificada, é tratada informalmente como Morfotipo Foliar IX.

MORFOTIPO FOLIAR X

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquitetúricas, segundo o LAWG (1999): Folha simples, elíptica, ápice retuso, base convexa, margem lisa, bainha invaginante sésil, longitudinalmente estriada, filotaxia helicoidal, venação secundária corresponde a seis pares de veias opostas com padrão broquidódromo festonado. A venação terciária grada de reticulada ao acaso a percorrente alterna. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: GP/3E 7486.

GP/3E 7486

Prancha XXIII, p 203

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Fragmento de ramo folioso na forma de impressão e contra-impressão, que apresenta um eixo medindo cerca de 60 mm de comprimento por 3 a 4 mm de diâmetro, com estriações longitudinais e nós ligeiramente inflados. Este eixo porta 4 a 5 folhas simples,

sésseis com bainha invaginante longa, medindo 40 mm de comprimento por 20 mm de largura e longitudinalmente estriada. Estas folhas possuem filotaxia helicoidal, e são dobradas ao longo da veia mediana. Considerando o rebatimento, dessas folhas, elas teriam forma elíptica, com ápice retuso e base convexa, terminando na bainha invaginante. As veias medianas são de calibre grosso e retas e as margens foliares lisas. A venação secundária corresponde a seis pares de veias opostas com padrão broquidódromo festonado. A venação terciária grada de reticulada ao acaso a percorrente alterna.

Interação inseto-planta: Não foram observadas estruturas de interação inseto-planta.

Discussão: Apresenta bainha invaginante assim como as monocotiledôneas, entretanto sua venação é típica das magnoliídeas, para as quais aquele tipo de bainha ainda não foi encontrado. Entre as eudicotiledoneas foram comparadas com as folhas de várias famílias de Ranunculales, das quais se diferenciaram principalmente por se tratarem de folhas simples e não pinadamente compostas, de venação broquidódroma e não craspedódroma e pela ausência de pecíolo. Também o espécime foi comparado com várias famílias de Asterales, que são de folhas sésseis, contudo sua venação foliar mais primitiva (tipo magnoliídeo) e desprovida de veia intramarginal, o diferencia. Logo o espécime, por sua venação é tentativamente colocado entre as Magnoliídeas, conforme descrito por Braz & Bernardes-de-Oliveira (2010b). Apesar de o espécime estar bem preservado, não são observadas estruturas de danos de interação inseto-planta.

MORFOTIPO FOLIAR XI

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquitetúricas, segundo o LAWG (1999): Folha micrófila, elíptica a obovada, denteada, venação pinada e festonada semicaspedódroma, pecíolo alado (decorrente), caule estriado. Dentro desse Morfotipo situam-se os seguintes espécimes: GP/3T 6046.

aff. Chloranthaceae

GP/3T 6046

Prancha XXIX, p 205

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Ramo folioso com 4 folhas micrófilas fragmentadas de 35 mm de comprimento por 10 mm de largura. São folhas elípticas a obovada, com dentes do tipo clorantóideo, de venação pinada e secundária semicraspedódroma festonada, base decorrente. O caule é estriado de 10,5 cm de comprimento de 0,5 cm de largura. Fragmentos ao longo do caule sugerem que havia outras inserções foliares.

Interação inseto-planta: Não foram observadas estruturas de interação inseto-planta.

Discussão: Ocorrem pontos escuros nas folhas, mas não representam danos por interação inseto-planta. São pequenas concreções de óxidos sobre as folhas. O fato de se apresentar como folha simples, com dentes marginais clorantóides, com duas veias laterais a envolverem a primária pinada e com veias secundárias semicraspedódromas festonadas, veias terciárias fracamente transversais (percorrentes opostas/alternas) levam a sugerir afinidades com as Chloranthaceae. Todavia por cautela esse ramo folioso é referido como Morfotipo Foliar XI.

MORFOTIPO FOLIAR XII

Este morfotipo foliar foi definido pelas seguintes feições arquiteturais, segundo o LAWG (1999): Folha leptófila carnosas de veia mediana, em disposição oposta cruzada, decussadas, peciolo marginal. Dentro desse Morfotipo sitam-se os seguintes espécimes: GP/3E 7479.

GP/3E 7479

Prancha XXV, p 207

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Coleção Científica “Dr. Murilo Rodolfo de Lima” do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Descrição: Caule com ramos foliosos composto de 10,5 cm de comprimento, 7 ramos foliosos portanto folhas leptófilas carnosas de veia mediana, em disposição oposta cruzada,

decussadas, de 5 mm de comprimento e 30 mm de largura, devido a sobreposição foliar não é possível descrever o número exato de folhas por ramo, mas podem ser visualizadas cerca de 15 a 20 por ramo. As venações não estão bem preservadas. Estruturas finas, longitudinais em direção ao ápice e paralelas assemelham-se a escamas das folhas descabradas atuais de pteridófitas, e de algumas folhas de eudicotiledôneas. Nas mesmas folhas são encontradas estruturas circulares que podem ser interpretadas como soros ou orifícios de inserção e escamas, segundo observações em Zuquim et al. (2008) (Prancha XXVII, XXVIII, p 211, 213). A inserção peciolar é marginal. Apresenta na superfície abaxial de algumas folhas pequenas e diversas estruturas circulares de cerca de 0,15 mm de diâmetro distribuídos aleatoriamente.

Interação inseto-planta: Não foram observadas estruturas de interação inseto-planta.

Discussão: A princípio este exemplar foi incluído nas análises como um ramo angiospérmico, com base em suas características gerais, no entanto, as observações revelaram a presença de estruturas circulares na face abaxial das folhas, semelhantes aos soros encontrados em espécies de Pteridófitas ou ainda orifícios da inserção de escamas (Prancha Prancha XXVII, XXVIII, p 211, 213). Apesar de o espécime estar bem preservado, não são observadas estruturas de danos de interação inseto-planta.

FILICÓFITAS ???

DNMP Crato 15

Prancha XXVI, p 209

Procedência: Membro Crato, área de pedreira entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE).

Coleção depositária: Museu dos Fósseis do DNPM (Departamento Nacional de Produção Mineral – Ministério de Minas e Energia) do Crato (CE).

Descrição: Ramo folioso com 7 folhas compostas, cada uma com 2 a 3 folíolos elípticos de margem lisa, medindo 2,5-3 cm de comprimento e 1-1,5 cm de largura, venação pinada, com secundárias seguindo em direção a margem bifurcando nas extremidades, juntando-se novamente para formar losangos, ápice e base agudos. Haste prostrada estriada

com 11,5 cm de comprimento e 0,3 cm de largura, podendo representar um rizoma, de onde se projeta estrutura semelhante a raízes adventícias.

Interação inseto-planta: Não foram observadas estruturas de interação inseto-planta.

Discussão: Apesar do exemplar aparentar boa preservação, a visualização da organização da arquitetura foliar não é observada em todos os folíolos, devido a deposições de óxido (Prancha XXVI, c). Os caracteres arquiteturais de venação foliar, possíveis rizoma e raízes adventícias observados indicam semelhança às pteridófitas, conforme comparação com espécimes atuais (Prancha XXVII, XXVIII, p 211, 213).

CAPÍTULO VII

DISCUSSÕES

Dados macroflorísticos, com base em bibliografias especializadas, estimam uma composição de, aproximadamente, 70 taxons para a paleoflora do Membro Crato, com 65% representando as gimnospermas, 25% as angiospermas e 10% as pteridófitas (Figura 23) (Mohr & Friis, 2000).

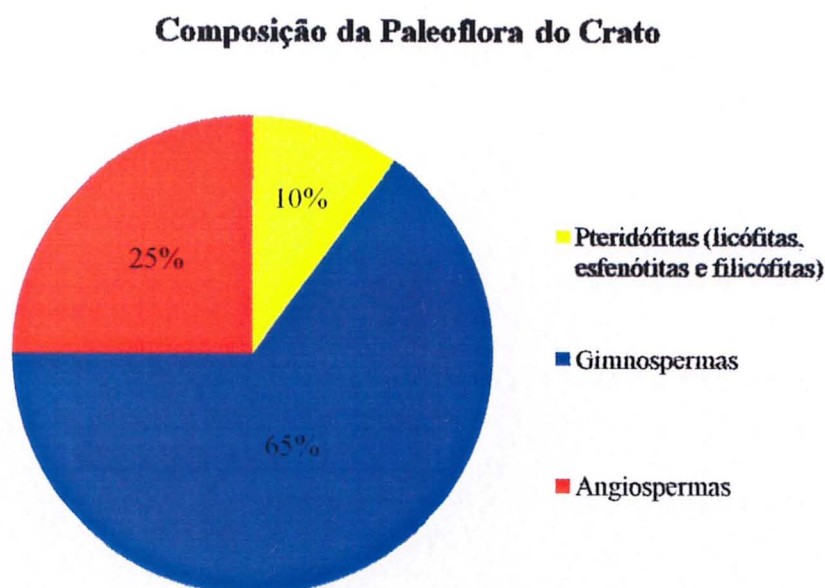


Figura 23. Composição da Paleoflora do Crato segundo dados de Mohr & Friis, (2000).

Dados palinológicos confirmam o predomínio das gimnospermas sobre as angiospermas e os demais vegetais (Lima, 1978 a,b). Embora, dentre as espermatófitas, o grupo angiospérmico fosse o menos abundante na paleoflora, como acontecia globalmente em todas as paleofloras da época eocretácea, era um grupo, relativamente, bem diversificado quando comparado com o de outras coetâneas (Mohr et al., 2006).

Os aspectos paleoclimáticos e paleoecológicos dessa vegetação sugerem que as angiospermas eram adaptadas a diferentes ambientes, com componentes aquáticos, que cresciam dentro e nas margens dos corpos aquosos mais rasos, provavelmente em margens pantanosas que eram inundadas periodicamente. Em sua maioria eram plantas herbáceas.

Nesses corpos aquosos rasos e nos pântanos, co-habitaria também uma diversidade de grupos de insetos e anuros (Moura et al., 2006). Os locais mais distantes dos corpos aquosos e pântanos eram ocupados pelas dominantes gimnospermas (Neumann & Cabrera, 1999) e mais distantes do lençol freático ocorriam, possivelmente, as gnetales (Welwitschiaceae).

Composição paleoflorística angiospérmica

A assembléia angiospérmica eocretácea do Membro Crato (Formação Santana) evidencia que a paleoflora era predominantemente microfila (áreas foliares ao redor 270-1020 mm²), ocorrendo ainda algumas leptófilas, nanófilas e mesófilas, de características bem distintas de forma, venação, tipo de pecíolo, ápice e margem, que possibilitam a descrição de doze morfotipos foliares (Quadro 2).

São descritos espécimes provavelmente pertencentes à Divisão Magnoliophyta, principalmente da Classe Magnoliopsida, e da Subclasse Magnoliales (3277Pb, GP/3E 6048, GP/3E 6049, GP/3E 6050, DNPM Crato 13, CPCA 3522, DNMP MC 28, DNMP Crato 14, GP/3E 7486, GP/3T 6046, GP/3T 2437, GP/3E 7553, GP/3E 7481, MPSC PL637), de acordo com as características arquiteturas foliares basais. A classificação dos espécimes e comparações em nível de Ordem e Família tornam-se muito difíceis de serem inferidas a partir das folhas, já que a atual sistemática tem como base principal as estruturas reprodutivas, sendo possível essa correlação em alguns casos.

Mohr et al. (2000) descreveram o espécime GP/3E 2437 como *Pluricarpelatia peltata*, Divisão Magnoliophysida, Classe Magnoliopsida, Subclasse Magnoliales, Ordem Nymphaeales, devido a flores isoladas, pequenas e trímeras, forma da lâmina foliar semelhante as flutuantes atuais, indicando o hábito aquático. Apresentam semelhanças com este espécime os exemplares GP/3E 7553, GP/3E 7481 e MPSC PL 637, de folhas isoladas orbiculares, flutuantes, similares também aquelas descritas por Mohr et al (2000) como Taxon A. Na descrição por morfotipos foliares (Quadro 2- morfotipo II) é possível reconhecer características que distinguem a Ordem Nymphaeales dos demais exemplares, pela sua alta similaridade com as espécies viventes, corroborando sua posição basal entre as angiospermas.

O espécime GP/3T 2321 foi identificado por Mohr & Eklund (2003) como *Araripea florifera*, Divisão Magnoliophyta, com possíveis afinidades com a Ordem Laurales, de acordo com o conjunto de características foliares e florais. Demais espécimes aqui estudados

não apresentaram características similares que poderiam incluí-los na Ordem Laurales, principalmente devido à ausência de flores, e por serem, na maioria, folhas isoladas. Este exemplar foi descrito como morfotipo XI (Quadro 2) por apresentar principalmente folhas lobadas, distinguindo-o dos demais.

Similaridades morfoanatômicas, principalmente de venação, do espécime GP/3E 7482 com folhas do tipo 5, segundo Mohr & Friis (2000), e *Endressinia brasiliana*, da Ordem Magnoliales, Família desconhecida, segundo Mohr & Bernardes-de-Oliveira (2004), foram encontradas, sugerindo sua classificação na Ordem citada, divergindo de *Endressinia brasiliana* quanto a ausência de células eterais, que podem não ter sido preservadas. Aqui são descritas como morfotipo VIII (Quadro 2), divergindo dos demais exemplares.

O espécime GP/3E 7533 possui maiores afinidades com a Ordem Austrobayales, do que com a Ordem Magnoliales, devido a arquitetura foliar menos organizada, com venação suprabasal, reticulodroma, muito semelhante à espécie atual *Schisandra glaucescens* (LAWG et al., 1999). Apesar de ser representado apenas por um indivíduo distinguiu-se dos demais exemplares na classificação por morfotipo foliar (Quadro 2 – morfotipo VII).

Alguns espécimes foram preliminarmente incluídos nesta pesquisa, GP/3E 6044, GP/3E 7479, DNPM Crato 15, mas com o decorrer dos estudos suas características morfoanatômicas evidenciaram afinidades com a Divisão Pteridophyta, quando são considerados em conjunto a arquitetura foliar, estrutura morfoanatômica e estruturas esféricas, interpretadas como soros. Não foram incluídos no quadro de morfotipos foliares por não terem sido classificados como fitofósseis angiospérmicos.

A morfologia do ápice foliar (arredondado a retuso), forma laminar (obovada a ovada) e o tamanho da lâmina foliar (micrófila a nanófila) da maior parte dos espécimes indicam características xeromórficas.

Quadro 2. Morfotipos foliares angiospérmicos descritos para os exemplares estudados do Membro Crato, Bacia do Araripe, NE, Brasil. Tipos de danos segundo Labandeira et al. (2007) (Prancha XXIX e XXX).

Morfotipo Foliar	Feições arquiteturas do morfotipo segundo LAWG et al. (1999)	Tipos de Danos Associados segundo Labandeira et al. (2007)	Espécimes estudados
I	Folha isolada obovada, com pecíolo bem desenvolvido, ápice arredondado a retuso, margem inteira, venação pinada craspedódroma.	1. Galhas tipo DT52. 2. Alimentação marginal – DT12, DT13 3. Esqueletização – DT16 4. Orifício de alimentação – DT03, DT63 4. Oviposição – DT72	GP/3E 6048 DNPM Crato 13 DNPM Crato 14
II	Folhas ninfealeanas isoladas ou conectadas, na forma de <i>Pluricarpellatia</i> ou Taxon A, com margem denteada ou inteira.	1. Oviposição - DT72 2. Tecido necrosado – DT 114 3. Alimentação marginal – DT12 4. Perfuração e sucção – DT118, DT01, DT05 5. Galhas – DT52, DT80, DT116 6. Mina – DT41 7. Superfície de alimentação – DT130 8. Ataque por fungos	GP/3T 2437 GP/3E 7553a GP/3E 7553b GP/3E 7481 MPSC PL 637
III	Folha isolada oblonga, peciolada, de margem inteira, ápice retuso e venação pinada, secundárias broquidódromas;	1. Galhas - DT52 2. Alimentação marginal – DT143	GP/3E 6049 3277 Pb
IV	Folha isolada lanceolada, de margem inteira, apiciolada, de venação broquidódroma festonada.	Não ocorrem estruturas de interação inseto-planta	DNPM MC 28
V	Folha isolada, oblonga, de margem inteira, ápice retuso, de venação broquidódroma.	1. Galhas – DT80	GP/3E 6050
VI	Folha isolada, obovada, margem inteira, pecíolo ausente, ápice retuso, venação pinada reticulódroma desorganizada.	1. Galhas – DT116, DT87	CPCA 3522a CPCA 3522b
VII	Folha isolada, obovada, margem inteira, pecíolo marginal longo, ápice arredondado, venação suprabasal reticulódroma desorganizada.	1. Galhas – DT 117	GP/3E 7533
VIII	Folhas conectadas, elípticas a ovadas, pinadas, caspedódroma irregular, parcialmente broquidódroma, margem inteira, apiciolada, ápice e base arredondados, dispostas alternadamente	1. Alimentação marginal – DT12, DT13	GP/3E 7482
IX	Folhas conectadas, irregularmente trilobada, algumas bilobadas, os lobos elípticos podem dividir-se em sublobos, pinada, caspedódroma, ápice agudo	Não ocorrem estruturas de interação inseto-planta	GP/3T 2321
X	Ramo folioso, folha simples, elíptica, ápice retuso, base convexa, margem lisa, bainha invaginante sésil, longitudinalmente estriada, filotaxia helicoidal, venação secundária corresponde a seis pares de veias opostas com padrão broquidódromo festonado. A venação terciária grada de reticulada ao acaso a percorrente alterna	Não ocorrem estruturas de interação inseto-planta	GP/3E 7486
XI	Ramo folioso, folha micrófila, elíptica a obovada, denteada, venação pinada e festonada semicaspedódroma, pecíolo alado (decorrente), caule estriado.	Não ocorrem estruturas de interação inseto-planta	GP/3T 6046
XII	Ramos foliosos, folhas leptófilas carnosas de veia mediana, em disposição oposta cruzada, decussada. Estruturas finas, longitudinais em relação ao ápice e paralelas. Ocorrem estruturas circulares na superfície abaxial distribuídas aleatoriamente. Inserção peciolar marginal.	Não ocorrem estruturas de interação inseto-planta	GP/3E 7479

A arquitetura foliar das pteridófitas pode ser tão diversificada, quanto as das angiospermas, como observado nas atuais (Zuquim et al., 2008) (Prancha XXVII e XXVIII, p 211, 213). No exemplar DNMP Crato 15 os caracteres arquiteturais de venação foliar; possíveis rizomas e raízes adventícias indicam semelhança às pteridófitas, conforme comparação com espécimes viventes (Prancha XXVI, 209), apesar de não serem observadas estruturas semelhantes a soros. Além das venações deste exemplar não estarem bem preservadas, ocorre nas folhas substituição por óxidos que podem ter preenchido venações e fissuras, que dificultam as interpretações. Assim, as descrições foram baseadas nas folhas em que isto não ocorria.

Os estômatos foram observados apenas em alguns fragmentos de tecidos encontrados nos espécimes, não sendo possíveis maiores interpretações a cerca de sua presença.

Interação inseto-planta

A primeira impressão das folhas fósseis é que foram mal preservadas, ou que sofreram algum tipo de transporte, devido à maioria estar fragmentada, apresentando orifícios, manchas, bordas irregulares entre outros danos. No entanto, segundo Holz & Simões (2002) estas informações são importantes para as interpretações ambientais e paleoecológicas.

Apesar de ser ainda difícil a comprovação da interação entre angiospermas e insetos durante o Cretáceo, parece ter sido um passo importante e decisivo na co-evolução desses organismos, que passaram a ser mais abundantes e diversificados (Labandeira *et al.*, 1994).

Numa tentativa de relacionar os danos identificados com as formas angiospérmicas ocorrentes na paleoflora do Crato e as associações dos táxons angiospérmicos identificados com os insetos atuais (agentes dos tipos de danos verificados), bem como a presença de insetos similares na paleoentomofauna do Membro Crato, foram feitas considerações tomando o já conhecido grupo ninfealeano (Mohr et al, 2008) e seus sinais de atividades de insetos como primeiro a ser avaliado.

Pesquisas com espécies atuais entre este grupo vegetal e seus herbivorizadores estão avançadas, segundo Center et al. (2002), de onde foram obtidos dados sobre os hábitos dos insetos e os danos que podem causar nas ninfealeanas atuais (Quadro 3). As correlações entre insetos e plantas fósseis realizadas resultaram na publicação de um capítulo no livro

Paleontologia Cenários da Vida, lançado no XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, realizado em Natal (RN), em outubro de 2011 (Anexo1).

Na paleoentomofauna do Membro Crato, entre os insetos que poderiam afetar a vegetação aquática com sinais de herbivoria estão coleópteros, dípteros, himenópteros e apenas cinco espécies de microlepidópteros (Maisey, 1991; Menon & Martill, 2007). Dentre estes, como consumidores de ninfeáceas atuais estão lepidópteros: Pyralidae e Noctuidae, coleópteros: Chrysomelidae (Donaciinae e Galerucinae), Curculioninae, e hemípteros: Aphididae, conforme Center *et al.*, 2002.

Todavia, os lepidópteros encontrados nesse Membro não pertencem a essas famílias mencionadas, mais evoluídas e tardiamente documentadas no registro fóssil, mas apenas a cinco espécies de microlepidópteros (Grimaldi & Engel, 2005; Menon & Martill, 2007). Os microlepidópteros são fortes candidatos a possuírem pequenas larvas, capazes de se alojar dentro dos tecidos foliares das espécies ninfealeanas, pois os adultos possuem entre 2,3 a 5 mm de comprimento. Como se alojam dentro do tecido foliar, sob a cutícula, as larvas devem ser extremamente delgadas (Herrera & Pellmyr, 2002; Gillot, 2005). Tipos de danos como DT41 (Prancha VII e XVI, 171, 189) podem ter sido realizados pela fase larval desse tipo de inseto.

Dentre os coleópteros, somente membros dos crisomelídeos e dos curculionídeos estão presentes, mas nenhum deles corresponde a subfamílias atuais. Todavia, danos DT05, similares aos causados atualmente por Chrysomelidae-Galerucinae, em folhas de ninfeáceas (Center *et al.*, 2002) podem ser vistos em MPSC-PL 637 (Prancha VIII, 173) e danos semelhantes aos causados por curculionídeos (Center *et al.*, 2002) são observáveis em GP/3E 7481 (Prancha VII, 171).

Os hemípteros da família dos afídeos não foram detectados anteriormente no Crato, mas representantes da Família Canadaphidae são registrados para o início do Cretáceo na Mongólia, em âmbar no Canadá e no Taymir (Wegierek, 1991). Assim, sua presença é sugestiva sobre a folha GP/3E 7553 a-b (Prancha VI, 169), principalmente nas proximidades de veias, também semelhante à oviposição do tipo DT72.

Embora os danos observados sejam mais sugestivos de origem entomogênica por sua morfologia e magnitude, não é possível descartar completamente a probabilidade de terem sido causados por outros organismos aquáticos, tais como peixes e gastrópodes, mesmo que estes agentes não tenham se preservado na assembléia.

Os espécimes 3277 Pb, GP/3E 6048, GP/3E7533, DNMPM MC 28, GP/3T 2321, GP/3E 7486, GP/3E 6046, DNMP Crato 15, GP/3E 6044 e GP/3E7479 não apresentam danos que possibilitem a interpretação da interação com insetos.

Quadro 3. Lista de insetos que causam danos às Nymphaeaceae. Baseado em Center *et al.* (2002).

Lista de insetos causadores de danos em Nymphaeaceae				
Planta	Inseto	Oviposição	Danos causados nas ninfeáceas e hábitos dos insetos	Parte atacada
Nymphaeaceae <i>Nelumbo lutea</i> Outras macrófitas aquáticas	Lepidoptera Pyrilidae Pyraustinae <i>Ostrinia penitalis</i>	Na face adaxial foliar	De extensão e forma irregular por toda superfície foliar, causando manchas de cor marrom e deterioração. Larvas se alimentam da periferia foliar. Com ~14 mm de comprimento, a larva migra para o pecíolo, onde perfura e se aloja, alimentando-se da área adjacente, deixando cicatrizes radiais. Podem nadar de uma folha para outra.	Folha e pecíolo
Nymphaeaceae Mais 23 famílias de plantas aquáticas	Lepidoptera Nymphulinae Nymphulini <i>Synclita oblateralis</i>	Próxima às margens das folhas imersas. Ovos isolados ou ligeiramente sobrepostos, ovais e achatados, similares a domos.	Em casulos de proteção, feitos das próprias folhas atacadas ou não, as larvas se fixam na lâmina foliar ou no pecíolo, imersos ou emersos.	Toda planta
Nymphaeaceae <i>Nuphar advena</i>	Lepidoptera Noctuidae Acontiinae <i>Homophoberia cristata</i>	Sobre a superfície foliar isoladamente ou em grupos irregulares. Ovos em formato de domo.	A pupa se fixa na superfície foliar em casulos amorfos. A lagarta se alimenta em folhas emersas na superfície inferior ou na porção superior dentro de uma porção da folha dobrada.	Folhas
Nymphaeaceae <i>Nuphar advena</i>	Lepidoptera Noctuidae Amphipyridae <i>Bellura gortynoides</i>	Em ambos os lados da folha e em pecíolos emersos. Formato dos ovos: ovais a arredondados.	A larva se protege dentro do parênquima foliar, minando a folha durante os 3 primeiros estágios larvais, a folha se torna marrom e a área adjacente se desintegra. A larva migra para o pecíolo quando seu \emptyset se torna maior que a espessura da folha, diretamente ou via nervura mediana, produzindo sulcos ou entalhes nas margens. Podem migrar para outras folhas. A última pupa se fixa ao pecíolo em uma fenda.	Superfície foliar, pecíolo
Nymphaeaceae <i>Nuphar Nymphaea</i> Outras macrófitas aquáticas	Coleoptera Chrysomelidae Donaciinae <i>Donacia</i> spp.	Na face abaxial foliar em linhas concêntricas sobre áreas mastigadas, ou ovos isolados sobre o tecido foliar. Ovos oblongos.	Larvas se alimentam da raiz, rizomas, folhas e caules submersos, e fazem fendas nas raízes e caules para se alojar na fase de pupa.	Raízes, rizomas, folhas e caules
Nymphaeaceae <i>Nuphar luteum Nuphar advena Nymphaea</i> spp. Outras macrófitas aquáticas	Coleoptera Chrysomelidae Galerucinae <i>Pyrrhalta (Galerucella)</i>	Sobre a superfície foliar em fileiras próximas. Ovos oblongos com extremidades alongadas. As pupas se fixam à superfície foliar	Adultos e larvas se alimentam da superfície foliar formando sulcos na epiderme, que fica exposta ao ataque de microorganismos, estimulando a produção de folhas, mas podem causar desfolhamento severo nas populações.	Folhas
Nymphaeaceae <i>Nuphar advena</i>	Coleoptera Curculionidae Curculioninae Erihiniini <i>Onychylis nigrirostris</i>	Provavelmente, ocorrem no solo próximo as raízes	Adultos rasgam a cutícula para se alimentar do tecido na superfície foliar, formando linhas finas, de comprimento até dez vezes maior que a largura.	Folhas
Nymphaeaceae <i>Nuphar luteum</i> Outras macrófitas aquáticas	Homoptera Aphididae <i>Rhopalosiphum nymphaeae</i>	Não ovipositam em plantas aquáticas, migram na fase adulta durante verão	Perfuram a superfície abaxial foliar submersa, para obtenção de seiva. São vetores de vírus de plantas.	Partes submersas das folhas

Entre os insetos fitófagos e aquáticos, pelo menos numa fase de sua vida, que se diversificaram no Mesozóico, estão presentes na paleoentomofauna do Crato membros das ordens: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Thysanoptera, Orthoptera, Ephemeroptera e Lepidoptera (Brito, 1984; Grimaldi, 1991; Kenrick & Davis, 2004; Martins-Neto, 2006). Entre os exclusivamente aquáticos citam-se os: Ephemeroptera e Hemiptera (belostomatídeos) e, entre os parcialmente aquáticos, fitófagos ou omnívoros, os Odonata, Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Trichoptera.

Os espécimes foliares isolados não apresentam correlações tão precisas quanto às ninfealeanas, devido à menor afinidade com plantas atuais, porém é possível relacionar os tipos de aparelhos bucais dos insetos com o tipo de dano encontrado (Quadro 4).

Dentre os danos observados ocorre em maior número de exemplares a alimentação marginal, de ápice e margem, que pode ser causada por um número maior de Ordens de insetos (Quadro 4), provavelmente justificando a frequência da interação.

Quadro 4. Correlação entre danos dos fitófagos e insetos e seus aparelhos bucais. Tipos de danos descritos nos espécimes estudados, segundo Labandeira et al. (2007)¹ (Pranchas XXIX e XXX, p 215, 217) e sua correlação com os tipos de aparelhos bucais das ordens de insetos atuais, segundo Gallo et al. (2002)², que são encontrados no Membro Crato.

Correlação entre danos dos fitófagos e insetos e seus aparelhos bucais			
Tipo de dano ¹	Tipo de aparelho bucal (adulto ou larva) ²	Ordem de insetos	Espécimes foliares afetados
Alimentação marginal <i>DT12, DT13, DT143</i>	Mastigador	Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Trichoptera, Orthoptera, Ephemeroptera e Lepidoptera	DNMP Crato 14 GP/3T 2437 GP/3E 7481 GP/3E 7482
Perfuração e sucção <i>DT118, DT01, DT05</i>	Perfurador/Sugador	Hemiptera, Thysanoptera	GP/3T 2437 MPSC PL 637
Orifício de alimentação <i>DT03, DT63</i>	Perfurador/Sugador	Hemiptera, Thysanoptera	DNMP Crato 13
Mina <i>DT41</i>	Mastigador	Lepidoptera, Trichoptera Ephemeroptera, Diptera	GP/3E 7553 GP/3E 7481

As oviposições e galhas podem ser ocasionadas por insetos de diversas Ordens, inclusive aqueles não fitófagos, por exemplo, os crisopídeos, da Ordem Neuroptera, põem seus ovos no limbo, pecíolo ou pedúnculos fixos dos vegetais, e suas larvas alimentam-se de afídeos, e estão representados no Membro Crato por indivíduos da Família Chrysopidae (Grimaldi, 1991; Ruppert & Barnes, 1996; Storer et al, 2000; Gallo et al., 2002).

Muitos coleópteros também podem ovipositar sobre a vegetação (Ruppert & Barnes, 1996; Storer et al, 2000) e a oviposição de indivíduos das Ordens Diptera, Hymenoptera e Hemiptera podem provocar a produção de galhas em plantas (Grimaldi, 1991; Ruppert & Barnes, 1996; Storer et al, 2000), assim como ocorre nos espécimes de fitofósseis descritos no Crato (Quadro 2).

As estruturas interpretadas como tecido necrosado a princípio, não guardam relação com a atividade dos insetos, podendo ser uma resposta fisiológica do vegetal ao ataque por fungos, bactérias, vírus ou outros agentes estressantes, conforme observações de folhas atuais. Enquanto a esqueletização pode guardar relação entre estes agentes e os próprios insetos com aparelhos adequados para retirar apenas a epiderme e o mesófilo foliar, preservando as venações foliares.

Inferências Paleoambientais e Paleoclimáticas

A maioria dos exemplares são folhas isoladas e possivelmente não pertencem à mesma Família ou Gênero, e são caracterizados por margem lisa e ápice arredondado a levemente retuso. Estes caracteres estão incluídos nas descrições utilizadas para determinação de paleoclima através do CLAMP (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program – Programa de Análise Multivariada Climática em Folhas) (Wiemann et al., 1998), no entanto, para estas análises são necessários diversos dados em um número mínimo de indivíduos, já que possuem base estatística, que torna sua aplicação inviável, dado o número reduzido de fitofósseis disponíveis no momento.

Por se tratar de folhas isoladas, sugere uma interpretação de transporte curto, provavelmente carreadas pelo vento ou que viviam em locais íngremes, como sopé de montanhas, localizadas acima da borda do paleolago. Esta hipótese se faz devido à preservação dos exemplares, considerada boa, com as estruturas de interação inseto-plantas muito bem preservadas, o que também infere uma deposição rápida, caso contrário dificilmente se preservariam estruturas tão delicadas, como as encontradas em algumas folhas de ninfealeanas que preservaram de forma tridimensional no interior das minas fragmentos de larvas e coprólitos (Prancha IV, V, p 165, 167).

A presença de paleoflora aquática e terrestre é indubitavelmente um cenário do estágio evolutivo das angiospermas primitivas, em relação às atuais, com um importante registro

paleobotânico a cerca das estratégias para sobreviverem em meios diversos, como a competição desses vegetais por nichos anteriormente ocupados por outros.

Os espécimes ninfealenos indicam a presença de águas calmas, rasas e doce, corroborados pela associação com outros organismos, como larvas em suas raízes e anuros, espécies sensíveis à salinidade (Baez et al., 2009). A presença de celacantídeos e outros animais da fauna marinha em estado juvenil apontam para uma ligação desse corpo aquoso com o mar, mesmo que por um período curto (Silva Santos & Valença, 1968; Viana, 1992; Saraiva et al., 2003), possivelmente tornando o paleolago uma área de função reprodutiva e de alimentação, semelhante ao atuais estuários, também por uma fauna e flora altamente diversificada de origens terrestre, lacustres e marinhas com grupos fósseis descritos para o Membro Crato: plantas avasculares (algas), plantas vasculares (gimnospermas e angiospermas), palinórfos (pólen), copépodos (Cressey & Patterson, 1973), artrópodes (ostracodes, conchostráceos), insetos das famílias dos blastóideos (Pinto & Purper, 1986), efemerópteros (Brito et al., 1984; Brito, 1987; Martins-Neto, 1990) Ninfa de Efemerideo (Costa Lima, 1950), ortópteros (Martins-Neto, 1987 a, c), decápodes (Martins-Neto, 1987b), homópteros (Martins-Neto, 1988 a, b) lepidópteros (Martins-Neto, 1999), trichoptera (Martins-Neto, 2001), neurópteros (Martins-Neto & Vulcano, 1988, 1989b), Amphiesmenoptera (Martins-Neto & Vulcano, 1989a), escorpiões (Campos, 1986), anfíbios (Almeida et al., 1999; Baez et al., 2009), pena de ave (Martins-Neto & Kellner, 1988), uma ave indeterminada (Maisey, 1991), também foram feitas coletâneas de trabalhos de insetos (Grimaldi, 1990, 1991 e 2005), e sobre a diversidade paleontológica (Martill, 1988, 1989a, b; Martill, 1990, 1993; Martill & Wilby, 1993; Martill et al., 2005; Martill, 2007; Martill et al., 2007) e confeccionado um atlas ilustrado com descrições da fauna e flora dessa região (Maisey, 1991; Nuvens et al., 2008), e alguns peixes, porém pequenos, de Semionotiformes, Ichthyodectiformes (Agassiz, 1841), Gonorynchiformes (Jordan & Branner, 1908), Lonoscopiformes (Brito, 2000), Characiformes (Silva Santos & Valença, 1968; Santos, 1985), Crocodilomorfo (Salisbury et al., 2003), Lacertíleo (Bonfim Jr. & Marques, 1997, 2001), Pterossauros (Campos & Kellner, 1985, 1997, 2006).

As angiospermas estariam mais próximas dos corpos aquosos, a diferença na salinidade como comprovada com os espécimes de *Klitzschophyllites flabellatus* (Mohr et al., 2006), que apresentam características adaptativas a ambiente salobro e/ou mangue (glândulas de secreção de sal), corroboram com a existência de um ambiente lagunar aquidulcícola, com pequenas e eventuais influências marinhas, onde a lâmina de água estaria provavelmente

coberta por esses vegetais de pequeno porte e flutuante, frequentemente encontradas nos calcários laminados do Membro Crato (Duarte, 1985; Saraiva et al., 2003).

No Aptiano as gimnopermas apresentavam características que possibilitaram a sobrevivência em ambientes mais afastados dos corpos aquosos, e atingiam maior porte em comparação ao registro encontrado da maioria dos exemplares angiospérmicos (Bernardes-de-Oliveira et al., 2007; Sucerquia, 2007; Bernardes-de-Oliveira et al., 2009), que já possuíam porte arbóreo, visto a presença de grandes sementes atribuídas as Leguminosae e Caesalpinoidea (Cristalli et al., 1999). Apesar disso, de acordo com dados dos espécimes estudados, visitas técnicas e trabalhos de campo, visto a quantidade de exemplares encontrados de forma dispersa nos calcários do Membro Crato, pode-se sugerir que estes ocupavam o entorno do paleolago e possuíam hábito herbáceo ou arbustivo, que geralmente apodrece *in situ*, disponibilizando poucos indivíduos para a preservação na assembléia (Herendeen & Crane, 1995). Vegetais de hábito arbóreo perdem maiores quantidades de folhas no decorrer de sua vida, mesmo que não sejam caducifólias, se estivessem próximos ao lago poderiam contribuir para um depósito com empacotamento mais denso de folhas (Holz & Simões, 2002), já que o paleolago é descrito como ambiente raso e calmo, de pouco ou nenhum transporte.

A presença de estruturas interpretadas como de interação inseto-planta, sugere a presença destes organismos interagindo com os vegetais, para alimentar-se, ovipositar, proteger-se, etc., consequentemente agindo como polinizadores, contribuindo para o processo de co-evolução, como o desenvolvimento de flores mais atrativas e peças bucais adaptadas a elas. Isto demonstra que a relação ecológica entre eles já estava parcialmente estabelecida, possivelmente tendo surgido em período anterior ao Cretáceo.

A grande quantidade de insetos preservados e o número expressivo de fitfósseis que apresentam estruturas que sugerem a interação entre esses organismos evidenciam uma ocupação abundante e altamente diversificada do paleolago. Estudos atuais sobre insetos mostram que a temperatura é um fator regulador das atividades dos insetos, com limiar entre 15 e 38°C, perdendo atividade acima e abaixo dessas temperaturas, e morrendo em ambientes acima de 52°C e abaixo de -20°C, com algumas exceções (Gallo et al., 2002), possivelmente demonstrando uma faixa de temperatura na região durante o Cretáceo que possibilitava a atividade dos insetos, que deixaram suas marcas nos vegetais.

Além da faixa de temperatura sugerida pela presença de atividade dos insetos, na relação interação inseto-planta, o fator umidade também seria evidenciado pela presença das pteridófitas, que dependem da água para completar seu ciclo reprodutivo, assim como os insetos. Segundo Gallo et al. (2002), os insetos dependem dessa umidade, que se manifesta por meio da chuva (ação direta), umidade do solo e do ar, que estaria assegurada nas margens do paleolago.

O provável paleoclima onde os sedimentos desse Membro foram depositados é de um possível clima quente e de baixa umidade, com algumas estações mais secas devido à presença de evaporitos (Assine, 1992), evidenciado pela morfologia das folhas descritas.

A diversa e rica assembléia fóssil do Crato gera muitas hipóteses sobre os diversos eventos que poderiam ter causado a ocorrência dessa mortandade e como esses fósseis adquiriram tão boa preservação, a) um possível florescimento de microorganismos produtores de toxinas que aumentaram em quantidade a dizimar inclusive os organismos necrófagos nesses corpos aquáticos (Arai, 2001); b) desequilíbrio e mortandade dos organismos nectônicos associada a uma mudança catrastófica química relacionada a flutuação de salinidade ou mudança brusca na temperatura das águas superficiais (Martill, 1988), entre outras.

Sendo assim, a paleoflora do Membro Crato na bacia do Araripe, à primeira vista, não é uniforme, pois inclui formas de hábitos diversos que viviam provavelmente em diferentes gradientes ecológicos ou zonas de altitudes e litorâneas.

CAPÍTULO VIII

CONCLUSÕES

A análise dos exemplares demonstrou, principalmente, a presença de indivíduos pertencentes à Angiospermae, representadas por clados filogeneticamente basais. Embora, tenham sido tratados como Morfotipos Foliares, algumas afinidades botânicas foram assumidas ou sugeridas para os espécimes descritos. Alguns elementos foliares tiveram sua afinidade sugerida com a Ordem Austrobaileyales, com ressalvas por se tratar de clado basal ausente na flora brasileira atual. Formas com afinidade botânica assumida com a Ordem Nymphaeales, foram também tratadas aqui, além de Magnoliídeas (possivelmente das ordens Laurales e/ou Magnoliales). Outro grupo basal cuja presença foi, provavelmente, assinalada é o da Ordem Chloranthales. Indivíduos da Divisão Pteridophyta, inicialmente incluídos no estudo por apresentarem feições arquiteturais foliares semelhantes às das angiospermas, foram abordados também.

Entre os espécimes observados, a maioria é de folhas isoladas, alguns conectados e poucos completos. A ausência de estruturas reprodutivas dificulta a classificação dos espécimes em nível taxonômico abaixo de Ordem, pois a taxonomia atual é baseada em estruturas reprodutivas, e por se tratar de formas muito antigas de angiospermas podem pertencer a ordens e famílias extintas. O fator biológico do polimorfismo foliar (heterofilia) deve ser considerado na análise de folhas isoladas, pois podem estar relacionadas ao mesmo grupo taxonômico. Por essa razão, julgou-se mais prudente designar as formas estudadas como Morfotipos Foliares.

Todas as transformações que a Terra sofreu durante a separação dos continentes, em relação às mudanças paleoambientais e paleoclimáticas, permitiram a diversificação dos vegetais.

A atribuição da primeira radiação das angiospermas, durante a época eocretácea, é reforçada quando comparada em termos de porcentagem ao registro dos demais grupos vegetais da paleoflora do Crato.

Apesar desse registro ser composto sobretudo por membros basais ou formas primitivas de monocotiledôneas e eudicotiledôneas e de ainda não estar decifrado qual grupo

deu origem às angiospermas, ao considerar-se o estágio evolutivo avançado delas nessa flora, provavelmente o surgimento das plantas com flores seja bem mais antigo do que se supõe, principalmente, tendo em vista todas as adaptações exibidas que podem ter levado alguns milhões de anos para se desenvolverem, assim como a co-evolução com uma fauna já bem diversificada de insetos, demonstrada pelas análises das estruturas de danos foliares e pela paleoentomofauna já descrita para o Membro Crato.

Nesse Membro, os vegetais estão bem preservados, com algumas estruturas tridimensionais. Considerando seu caráter continental e dulciaquícola, com possível deposição em ambiente pouco profundo e com pequeno ou nenhum transporte, todos esses aspectos corroboram as hipóteses do paleolago.

Nas camadas calcárias, ocorrem fragmentos de fitofósseis e pequenos peixes (a maioria do gênero *Dastilbes*), anuros e insetos, porém não são registradas associações entre eles.

As angiospermas dessa paleoflora guardam registros da co-evolução delas com os insetos. As estruturas interpretadas como originadas da interação inseto-planta são, tentativamente, atribuídas aos principais grupos de insetos descritos para o Membro Crato, de acordo com as relações atuais, no caso das ninfealeanas, e com os tipos de aparelhos bucais e hábitos alimentares e reprodutivos, nos demais casos. Entre os possíveis agentes envolvidos nessa interação estão Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Diptera, Trichoptera, Orthoptera, Ephemeroptera, Thysanoptera e Neuroptera. Também há indícios da atividade de fungos, bactérias, vírus ou outros agentes estressantes.

Embora, muitos dos exemplares aqui estudados não contenham suas contra-impressões, que complementarizam as informações fornecidas pelas impressões e apesar da maioria dos exemplares angiospérmicos estarem na forma de folhas isoladas, o material analisado surpreendeu ressaltando a preservação dos espécimes que continham, em sua maioria, vestígios importantes da interação inseto-planta.

A maioria dos trabalhos paleontológicos não indica com precisão os níveis em que tais fósseis foram coletados nos afloramentos, em parte, porque as coletas são feitas pelos trabalhadores das minas de exploração do calcário. Para que esses níveis sejam catalogados corretamente, quanto à presença de macrofósseis, coletas sistemáticas e periódicas deveriam ser realizadas, com um bom controle estratigráfico que permitiria melhor correlação entre os fitofósseis (Mabesoone & Tinoco, 1973).

Espera-se que, com este e futuros estudos paleobotânicos do Crato, haja um maior conhecimento da macroflora equatorial árida eocretácea, ampliando suas relações paleogeográficas, paleoclimáticas e paleoecológicas elucidando problemas relacionados à origem, migração e evolução das angiospermas, bem como sua co-evolução com os insetos e outros organismos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adami-Rodrigues, K. Souza, P.A.; Iannuzzi, R. & Pinto, I.D.. Herbivoria em floras gonduânicas do Neopaleozóico do Rio Grande do Sul: Análise quantitativa. **Revista Brasileira de Paleontologia**. 7(2):93-102. 2004.
- Agarez, F. V.; Rizzini, C. M. & Pereira, C. **Botânica: Angiospermae- Taxonomia, Morfologia, Reprodução – Chave para Identificação das Famílias**. 2ª Edição. Âmbito Cultural Edições. 243p. 1994.
- Agassiz, L. On the fóssil fishes found by Mr. Gardner in the province of Ceará, in North of Brazil. **Edinburgh New Philosophical Journal**. Edinburgh. 30:82-84p. 1841.
- Algeo, T. J.; Scheckler, S. E. & Maynard, B. **Plants Invade the Land – Evolutionary and Environmental Perspectives**. Columbia University Press. New York. Capítulo 12. Effects of the Middle to Late Devonian Spread of Vascular Land Plants on Weathering Regimes. Marine Biotas, and Global Climate. 213-236p. 2001.
- Allen, K. & Briggs, D. **Evolution and the fóssil record**. WLAWGington: Smithsonian Institution Press. 256p. 1989.
- Almeida, F.F.M. Diferenciação tectônica da plataforma brasileira. Sociedade Brasileira de Geologia. **Anais**. XXIII Congresso de Salvador (BA): 29-46p. 1969.
- Almeida, F.F.M. **Origem e Evolução da Plataforma Brasileira**. Boletim do DNPM/DGM. Rio de Janeiro. (24) 36p. 1967.
- Almeida, F.F.M., Hasui, Y., Neves, B.B.B., Fuck, R. A. Províncias Estruturais Brasileiras. **In: Simposio de Geociências do Nordeste**, 8, Campina Grande, 1977. Atas Campina Grande. SBG. 363-391 p. 1977.
- Almeida, L.L.; Cabral, F.R.F. & Nunes, P.C. As rãs do Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri: breves considerações. **In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Crato. Boletim de Resumos. 14-14p. 1999.
- Andrews, Jr. H. N. **Studies in Paleobotany**. John Wiley & Sons, Inc., New York and London. 487p. 1961.
- Antonietto, L.S. **Ostracodes da Formação Santana (Cretáceo Inferior, Aptiano Superior), Bacia do Araripe, NE-Brasil**: Taxonomia, Distribuição Estratigráfica e Paleoecologia. Instituto de Geociências da Universidade de Brasília. 59 p. 2010.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: The Angiosperm Phylogeny Group II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, V.141. 399-436p. 2003.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: The Angiosperm Phylogeny Group III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, V.161. 105-121p. 2009.

- APG (Angiosperm Phylogeny Group). An ordinal classification for the families of flowering plants. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V.85. 531-553. 1998.
- Arai, M. Análise Paleocológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe). *In: Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*. Crato (CE), 225-240p. 1990.
- Arai, M. & Coimbra, J.C. Análise paleocológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe). *In: Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*. DNPM/PICG/CPCA/SBP. Crato. 225-239p. 1990.
- Arai, M. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do Nordeste do Brasil. **Revista Geociências**. São Paulo. V.25. nº1. 7-15p. 2006.
- Arai, M.; Coimbra, J.C. & Silva-Telles, A.C. Síntese bioestratigráfica da Bacia do Araripe (Nordeste do Brasil). *In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*, I, Crato. Comunicações do I e II Simpósio sobre a Bacia do Araripe e das Bacias Interiores do Nordeste, Crato (CE). 109-118p. 2001.
- Arai, M.; HLAWGimoto, A.T. & Uesugui, N. Significado cronoestratigráfico da associação microflorística do Cretáceo Inferior do Brasil. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**. (3) 87-103p. 1989.
- Arai, M.; Lana, C.C. & Pedrão, E. Ecozona *Subtilisphaera*: registro Eocretáceo de um importante episódio do oceano Atlântico primitivo. **Acta Geológica Leopoldinensia**. 39(2): 521-538. 1994.
- Araujo, W. S; Gomes-Klein, V. L. & Santos, B. B. Galhas Entomógenas Associadas à Vegetação do Parque Estadual da Serra dos Pirineus, Pirinópolis (GO), Brasil. Nota Científica. **Revista Brasileira de Biociências**. Porto Alegre. V.5. Suplemento 1. Julho 45-47p. 2007.
- Archangelsky, S. Fundamentos de Paleobotanica. Universidade Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales Y Museo. **Serie Técnica Y Didáctica**. N. 11. La Plata. Republica Argentina. 347p. 1970.
- Askevold I.S. Classification, reconstructed phylogeny, and geographic history of the New World members of *Plateumaris* Thomson, 1859 (Coleoptera: Crysomelidae: Donaciinae). **Mem. Entomol. Soc. Canada**, V. 157. P. 5-175. 1991.
- Askevold I.S. Reconstructed phylogeny and reclassification of the genera of Donaciinae (Coleoptera: Crysomelidae). **Quaestiones Entomol.** V. 26: 601-664. 1990b.
- Askevold I.S.. Classification of Tertiary fossil Donaciinae of North America and their implications about evolutions of Donaciinae (Coleoptera: Crysomelidae). **Canad. J. Zool.** 68. 10. 2135-2145. 1990a.
- Asmus, H. E. Geologia da Margem Continental Brasileira. *In: Schobbenhaus et al. Geologia do Brasil*. DNPM. Brasília. 9-53 p. 1984.

- Asmus, H.E. & Porto, R. Classificação das bacias sedimentares brasileiras segundo a tectônica de placas. *In: Congresso Brasileiro de Geologia*, 26, Belém. **Anais...** Belém. SBG. V.2. 67-90p. 1972.
- Assine, M.L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira Geociências**. 22(3): 289-300p. 1992.
- Assine, M.L. Paleocorrentes e paleogeografia na bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 24(4):223-232p. 1994.
- Assine, M.L. Bacia do Araripe. *In: Boletim de Geociências da PETROBRÁS*, 15(2):371-389p. 2007.
- Axelrod, D. I. & Raven, P.H. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. *In: Werger, M.J.A. Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Junk: The Hague, The Netherlands, (XV), 77-130p. 1978.
- Axerold, D.I. Poleward migration of early angiosperm floras: **Science**. V.130.n.3369.203-207p. 1959.
- Baez, A.M.; Moura, G.J.B. & Gomèz, R.O. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. **Cretaceous Research**. v.30.n.4.829-846p. 2009.
- Barkmann, T.J.; Chenery, G.; Mcneal, J.R.; Lyons-Weiler, J.; Ellisens, W. J. & Moore, G. Independent and combined analyses from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. **Proceedings of the National Academy**. 2000.
- Barreto, A.M.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Dilcher, D. ; Mandarin-Lacerda, A.F. & Viana, M.S.S. Fruto monocarpelar eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Geociências Universidade Guarulhos**, 5, 121-124p. 2000.
- Barreto, A.M.F.; Mandarin-Lacerda, A.F.; Dilcher, D. ; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Viana, M.S.S. Fruto Alado Eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Boletim de Resumos. Rio Branco-Acre. 78-78p. 2001.
- Barrett, P. M. & Willis, K.J. Did dinosaurs invent flowers? Dinosaur – angiosperm coevolution revisited. **Biol. Rev. Cambridge Philosophical Society**. (76) 411-447p. 2001.
- Barron, E.J. & Moore, G.T. Climate model application in Paleoenvironmental Analysis. **Society for Sedimentary Geology**, Short Course, 33.339p.1994.
- Barros, F. C. Sobre a Sistemática da Série Araripe. **Ver. Eng. Min.Metal**. V. 37. Nº 218. 52p. 1963.
- Bate, R.H. Phosphatized ostracods from the Cretaceous of Brazil. **Nature**, 230: 397-398p. 1971.

- Bate, R.H. Phosphatized ostracods with appendages from the Lower Cretaceous of Brazil. **Palaentology**, 15(3): 379-393p. 1972.
- Beerling, D. J. Stomatal density and index: theory and application. *In*: Jones, T. P. & Rowe, N. P. (ed). **Fossil plants and spores: modern techniques**. The Geological Society. London. cap. 47:251-256p.1999.
- Beltrami, C.V.; Alves, L.E.M. & Feijó, F.J. Bacia do Ceará. *In*: **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**, 8(1):117-127p. 1994.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C ; Castro-Fernandes, M. C. ; Braz, F. F. Os Registros fossilíferos da flora do Araripe. *In*: Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia. **Resumos**. Crato. 2009.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Mune, S. E. A Origem e Evolução das Angiospermas. *In*: Carvalho, I.S. **Paleontologia - Paleovertebrados Paleobotânica**. Volume 3. 3ª Edição. Editora Interciência. Capítulo 16. 347-383p. 2011.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. A Origem e a Evolução das Angiospermas. *In*: Carvalho, I.S. **Paleontologia**. 2ª Edição. Rio de Janeiro: editora Interciência. 509-542p. 2004.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Barreto, A.M.F.; Dilcher, D.; Branco, F.R. & Fernandes, M.C.C. Estudo Paleoflorístico do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Paleontologia em Destaque**. (44). 20p. 2003a.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Mohr, B.; Dino, R.; Guerra-Sommer, M.; Garcia, M.J. & Sucerquia, P.R. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. *In*: Carvalho, I.S.; Cassab, R.C.; Schwanke, C.; Carvalho, M.A.; Fernandes, A.C.S.; Rodrigues, M.A.C.; de Carvalho, M.S.S.; Arai, M. & Oliveira, M.E.Q. (Org.) **Paleontologia: Cenários da Vida.v.1** Editora Interciência, Rio de Janeiro. 203-242p. 2007.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Mohr, B.; Sucerquia, P.A & Fernandes, M.C.C. The Angiosperm Components of the Crato Formation, Lower Cretaceous, Northeastern Brazil. *In*: **7 Simpósio do Cretáceo do Brasil / 1 Simpósio do Terciário do Brasil**. Boletim de Resumos. Serra Negra. UNESP. Rio Claro. 21-21p. 2006a.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Mohr, B.; Sucerquia, P.A ; Fernandes, M.C.C. & Barreto, A.M.F. Avanços no Estudo da Flora Eocretácea do Membro Crato. *In*: **7 Simpósio do Cretáceo do Brasil / 1 Simpósio do Terciário do Brasil**. **Boletim de Resumos**. Serra Negra. UNESP. Rio Claro. 23-23p. 2006b.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Sucerquia, P.A.; Castro-Fernandes, M.C.; Braz, F.F.; Celeghin, P. Os registros fossilíferos da flora que medrou na região do Araripe, NE do Brasil, a cerca de 115 Milhões de Anos. *In*: Reunião Anual Regional do Núcleo Nordeste, da Sociedade Brasileira de Paleontologia, PALEO 2009 NORDESTE, URCA, Crato (CE), **Resumos**, 2-2p. 2009.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Barreto, A.M.F.; Dilcher, D.; Branco, F.R. & Fernandes, M.C.C. Estudo Paleoflorístico do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da

- Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: Paleo 2003. Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia*. Ribeirão Preto. (18). 20p. 2003b.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Dilcher, D.; Barreto, A.M.F.; Ricardi-Branco, F.; Mohr, B. & Fernandes, M.C.C. O Estado D'arte da Tafoflora do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: Anais do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur. Boletim de Resumos*. Rio Claro. UNESP. 61-65p. 2002.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Dilcher, D.; Mandarim-de-Lacerda, A.F. & Pons, D. Registro Aptiano-Albiano de Welwitschiaceae na Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Boletim de Resumos*. Crato (CE). 26p. 1999a.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Leite, F.P.R.; Ricardi-Branco, F. & Mandarim-de-Lacerda, A.F. Esquizeácea da Formação Santana. Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Boletim de Resumos*. Crato (CE). 26-26p. 1999b.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Rabelo-Leite, F.P.; Ricardi-Branco, F. & Mandarim-de-Lacerda, A.F. Esquizeácea da Formação Santana, Eocretáceo da bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Boletim de Resumos*, Crato. 26-27p. 1999c.
- Berthou, P.Y.; Depeches, F.E ; Campos, D. A.; Herbin, J. P. & Pierres, C. New Data on sedimentation, paleoenvironment and stratigraphy of Chapada do Araripe. *Rev. Bras. Geoc.* São Paulo. (Abstrat)V.18. Nº 3. 315p. 1988.
- Berthou, P.Y.; Depeches, F.E.; Colin, J.P.; Figueira, J.B.M. & Teles, M.S.L. New data on the ostracodes from the Crato lithologic unities (Lower Member of the Santana Formation, Latest Aptian-Lower Albian) of the Araripe Basin (Northeastern Brazil). *Acta Geologica Leopoldensia*. 17 (39/2): 539-554p. 1994.
- Berthou, P.Y.; Viana, M.S.S. & Campos, D. A. Coupe de La Formation Santana dans Le secteur de La "Pedra Branca" (Santana do Cariri) (Bassin d'Araripe, NE Du Brésil). Contribution a Létude de La sedimentologie et des paleoenvironnements. *In: Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*. (I): 173-191p. 1990.
- Beurlen, K. A Geologia da Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. V.34. Nº3. 365-370p. 1962.
- Beurlen, K. As Condições ecológicas e Faciológicas da Formação Santana, na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. (Suplemento) V.43.411-415p. 1971.
- Beurlen, K. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. *In: Anais do XVII Congresso Brasileiro de Geologia*. Recife. *Anais ..* Rio de Janeiro: SUDENE. Nº 17. 1-47p. 1963.
- Beurlen, K. Novos equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. v. 389. 455-464p. 1966.

- Bold, H.C. **O Reino Vegetal**. Textos Básicos de Biologia Moderna. Editora Edgard Blucher Ltda. 188p. 1972.
- Bonfim-Júnior, F.C. & Marques, R.B. Análise Morfológica de escamas do primeiro lagarto fóssil da Formação Santana. *In*: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e das Bacias Interiores do Nordeste. **Boletim de Resumos**. (1):243-248p.2001.
- Bonfim-Júnior, F.C. & Marques, R.B. Primeiro registro fóssil de Lepidosauria, Squamata, Lacertilia na Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, NE do Brasil. *Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados, La Rioja, Resúmenes*, (13). 1997.
- Bowe, L.M.; Coat, G. & Depamphilis, C.W. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales closest relatives are conifers. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. U.S.A. V.97. 4092-4097p. 2000.
- Braun, O.P.G. Estratigrafia dos sedimentos da parte inferior da região nordeste do Brasil: Bacias Tucano-Jatobá, Mirandiba e Araripe. **Boletim DNPM/DGM**. Rio de Janeiro. (236). 75p. 1966.
- Braun, O.P.G. Notas estratigráficas sobre a bacia do Araripe. *In*: XVIII Congresso Brasileiro de Geologia. **Comunicação**. 1-7p. 1964.
- Braz, F.F. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2010. Outro novo caráter apomórfico efedráceo em *Cearania heterophylla* Kuzmann, Mohr, Bernardes-de-Oliveira da Formação Crato, Neoptiano da Bacia do Araripe, Brasil. *In*: PALEO 2010 NORDESTE, UFPE, Vitória de Santo Antão, (PE). **Boletim de Resumos**. 10-10p. 2010.
- Braz, F.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C . Folhas angiospérmicas isoladas, eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, NE do Brasil. *In*: XII Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e palinologia, Florianópolis. **Boletim de Resumos**. Santa Catarina : Daiana Rockenabach Boardman, p. 28-28. 2008.
- Braz, F.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2010. Ramo folioso provavelmente magnoliídeo da Formação Crato, Neoptiano da Bacia do Araripe, NE do Brasil. PALEO SP 2010. *In*: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Núcleo São Paulo, UNESP Campus Rio-Claro (SP) "*Pensando as Origens*", **Boletim de Resumos**. 19-19p. 2010.
- Braz, F.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C; Gisele Utida. Observações Preliminares sobre marcas de atividades folhas de angiospermas eocretáceas da Formação Crato. *In*: Paleo São Paulo, São Paulo. **Anais**. Bacia do Araripe, 2009.
- Braz, F.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C; Mohr, B. & Utida, G. Sinais de herbivoria e de outras estruturas de danos por insetos, em folhas angiospérmicas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Brasil. *In*: XIII Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia. ALPP, UNEB, UEFS, UFOPA, Salvador-BA, Santos, F.A.R. et al. (Orgs.). **Paleobotânica e Palinologia: Prospectando Novas Fronteiras, Anais**. 79-79p. 2010.
- Braz, F.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C; Mohr, B. & Utida, G. Sinais de herbivoria e de outras estruturas de danos por insetos, em folhas angiospérmicas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Brasil. *In*: XIII Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e

- Palinologia. ALPP, UNEB, UEFS, UFOPA, Salvador-BA, Santos, F.A.R. et al. (Orgs.). **Paleobotânica e Palinologia: Prospectando Novas Fronteiras, Anais.** 79-79p. 2010.
- Braz, F.F.; Utida, G.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Mohr, B. & Wappler, T. Marcas de atividades de insetos em folhas ninfealeanas Eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Brasil. *In: I.C.S Carvalho et al. (Eds). Paleontologia: Cenários da Vida.* v4. Editora Interciência. 57-67p. 2011.
- Bremer, K. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences.** U.S.A. V.97. 4707-4711p. 2000.
- Brito Neves, B.B. A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. *In: Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste.* Crato (CE), 21-33p. 1990.
- Brito, I. M. Nota preliminar sobre uma nova efêmera do Cretáceo do Ceará (Insecta Ephemeroptera). *In: Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia.* Rio de Janeiro. Nº 10. 593-595p. 1987.
- Brito, I.M. Breve Histórico sobre a estratigrafia da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste.* Crato (CE), 1-18p.1990.
- Brito, I.M.; Campos, D.A. & Bertini, R.J. Nota Preliminar Sobre os Insetos da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe. *In: 33º Congresso Brasileiro de Geologia. Anais.* Rio de Janeiro. 530-535p. 1984.
- Brito, P.M. A new halecomorph with two dorsal fins, *Placidichthys bidorsalis* n.g. n.sp. (Actinopterygii, Halecomorphi) from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeast Brazil. **Compte Rendus de L'Academie des Sciences,** Paris, 331:749-754p. 2000.
- Campos, D.A. & Kellner, A.W.A. A short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências.** Rio de Janeiro. 69(1): 83-87p. 1997.
- Campos, D.A. & Kellner, A.W.A. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências.** V.57. nº4. 453-466p. 1985.
- Campos, D.R.B. Primeiro registro fóssil de Scorpionoidea na Chapada do Araripe (Cretáceo inferior do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências.** Rio de Janeiro, 58(1):135-137p. 1986.
- Carvalho, I. S. **Paleontologia: Conceitos Métodos.** 3ª Edição. V.1 Editora Interciência Ltda. Rio de Janeiro. 734p. 2010.
- Castro, C.; Menor, E.A. & Campanha, V.A. **Descoberta de resinas fósseis na Chapada do Araripe, Município de Porteira – Ceará.** Universidade Federal de Pernambuco. Instituto de Geociências. Série Científica. Notas Prévias. Recife. 1 (1):1-12p.1970.

- Center, T.D.; Dray Jr, F.A.D.; Jubinsky, G.P. & Grodowitz, M.J. **Insects and Other Arthropods That Feed on Aquatic and Wetland Plants**. United States Department of Agriculture. Agricultural Research Service Technical. Bulletin 1870. 200p. 2002.
- Chaw, S.M.; Parkinson, C.L.; Cheng, Y.; Vincent, T.M. & Palmer, J.D. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. U.S.A. V. 97. 4086-4091p. 2000.
- Clayton, G. & Coxon, P. Spore and pollen biostratigraphy. *In*: Jones, T. P. & Rowe, N. P. (eds). **Fossil plants and spores: modern techniques**. The Geological Society of London. London. cap. 43:225-229p. 1999.
- Cleal, C. J. & Thomas, B. A. **Plant fossils**. The history of land vegetation. Woodbridge: The Boydell Press. 188p. 1999.
- Coiffard, C.; Mohr, B.A.R. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. The Early to mid-Cretaceous record of monocotyledon angiosperms. *In*: **Atas do XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Natal (RN). Resumo. 777-777p. 2011.
- Coimbra, J.C.; Arai, M. & Carreño, A.L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. **Geobios**, 35(6): 687-698p. 2002.
- Colin, J.P & Depèche, F. Faunes d'ostracodes lacustres des bassins intra-cratonique d'âge Albo-aptien en Afrique de L'Ouest (Cameroun, Tchad) et au Brésil: considerations d'ordre paléoécologique et paléogéographique. *African. Review Geociencia*. (4): 2-3p. 1997.
- Collinson, M.E. Scanning electron microscopy of megafossils and mesofossils. *In*: Jones, T. P. & Rowe, N. P. (Eds). **Fossil plants and spores: modern techniques**. The Geological Society of London. London. cap.12, 57-64p. 1999.
- Cordani, U..G.; Brito-Neves, B.B.; Fuck, R.A.; Porto, R.; Thomaz Filho, A. & Cunha, F.M.B. Estudo preliminar da integração do pré-Cambriano com eventos tectônicos das bacias sedimentares brasileiras. **Série Ciência – Técnica- Petróleo**. 15. (3): 1-70p. 1984.
- Costa Lima, A.. Ninfa de Efemerideo fóssil do Ceará. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 22(4):419-420. 1950.
- Crane, P. R. & Herendeen, P.S. Cretaceous floras containing angiosperm flowers and fruits from eastern North America. **Review of Palaeobotany and Palynology**. V.90. 319-337p. 1996.
- Crane, P. R. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 72: 716-793p. 1985.
- Crane, P. R. The Origin and Early Diversification of Angiosperms. **Revista de Geociências Universidade Guarulhos**, nº especial - II. 229p. 1997.
- Crane, P. R.; Friis, E. M. & Pedersen, K. R. The Origin and Early Diversification of Angiosperms. **Nature**, 374: 27-53p. 1995.

- Crane, P. R.; Friis, E.M. & Pedersen, K.R. Lower Cretaceous angiosperm flowers: Fossil evidence on early radiation of dicotyledons. **Science**. 232:852-854p. 1986.
- Crane, P.R. & Lidgard, S. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. **Science**. (246). 675-678p. 1989.
- Crane, P.R. & Maisey, J.G. Fossil Plants. In: Maisey, J.G. (ed.) **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**. T.F.H.Publications. Neptune City. U.S.A. 414-421p. 1991.
- Crane, P.R. The fossil history of the Gnetales, Biology and Evolution of the Gnetales. **International Journal of Plant Sciences**. (Suppl.6). 157.S50-S57p.1996.
- Crepet, W.L. & Nixon, K.C. Fossil Clusiaceae from the Late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. **American Journal of Botany**. V.85. 1122-1133p. 1998.
- Cressey, R. & Patterson, C. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. **Science**,180:1283-1285p. 1973.
- Cristalli, P.S.; Salles, A.M.F. & Albuquerque, P.R.F. Ocorrência de compressão cárpica de Leguminosae na Formação Santana. Chapada do Araripe, NE do Brasil. In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato. **Resumos**. 38-39p. 1999.
- Cronquist, A. **An integrated system of classification of flowering plants**. Columbia University Press. New York. 1981.
- Cronquist, A. **The evolution and classification of flowering plants**. The New York Botanical Garden. New York. 1988.
- Dahlgren, R.M.T. & Bremer, K. Major clades of angiosperms. **Cladistics**. (1): 349-368p. 1985.
- Darwin. C. The origin of Species: by means of natural selection. London. 502p. 1859.
- Delevoryas, T. **Morphology and evolution of fossil plants** – Biology studies. Holt, Rinehart and Winston, Inc. E.U.A. 189p. 1962.
- Depèche, F.; Berthou, P.Y. & Campos, D.A. Quelques observations sur les faunes de ostracodes Du Crétacé Du bassin d'Araripe (N.E. du Brésil). In: **Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e das Bacias Interiores do Nordeste**. (I): 293-303p. 1990.
- Dettman, M.E. The Antarctic Australian rift-valley – Late Cretaceous cradle of northeastern Australasian relicts. **Review of Palaeobotany and Palynology**. v.65. 131-144p. 1990.
- Dickison, W.C. The bases of Angiosperm Phylogeny: Vegetative Anatomy. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V. 62. N.3. 590-620p. 1975.
- Dilcher, D. ; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Lott, T. Early Angiosperms From Brazil. In: XI Reunião de Paleobotânicos e Palinólogos. Gramado. **Boletim de Resumos**. UFRGS/UNISINOS. (1). 59-59p. 2004.
- Dilcher, D.; Mandarin-de-Lacerda, A.F.; Barreto, A.M.F. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. Selected fossils from the Santana Formation, Chapada do Araripe, Brazil. In: X Reunião

- de Paleobotânicos e Palinólogos. Guarulhos. **Revista Universidade Grarulhos. Geociências.** (V). 249-249p. 2000.
- Dino, R. Algumas espécies novas de grãos de pólen do Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *In: Boletim de Geociências da PETROBRÁS*, 8,(2/4):257-273p.1994.
- Do Carmo, D.A.; Rafael, R.M.L.; Vilhena, R.M. & Tomassi, H.Z. Neótipos de espécies de ostracodes do Membro Crato (Formação Santana), Cretáceo Inferior, bacia do Araripe, NE – Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia.** 7(2):151-158p. 2004.
- Do Carmo, D.A.; Whatley, R.; Queiroz Neto, J.V. & Coimbra, J.C. On the validity of two Lower Cretaceous non-marine ostracode genera: biostratigraphic and paleogeographic implications. **Journal of Paleontology.** 82(4):790-799p.2008.
- Donoghue, M.J. & Doyle, J.A. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. *In: Crane, P.& Blackmore, S.. Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae.* V.1. Oxford Clarendon Press. 17-45p. 1989.
- Doyle J.A. & Hickey, L.J. Pollen and leaves from the middle Cretaceous Potomac group and their bearing on early angiosperm evolution. *In: Beck, C.B. (Ed.), Origin and early evolution of angiosperms.* Columbia University Press. New York. 130-206p. 1976.
- Doyle, J. A. & Endress, P. K. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: Magnoliidae and eudicots. **Journal of Systematics and Evolution.** 48(1):1-35p.2010.
- Doyle, J. A. & Endress, P. K. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: Comparisons and combination with molecular data. **International Journal of Plant Sciences,** (Supplement). V. 161. 121-153p. 2000.
- Doyle, J. A. & Sanderson, M.J. Fossils, molecular clocks, and the age of angiosperms. **American Journal of Botany.** V.84. 132-142p. 1997.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. Fossils and seed plant phylogeny reanalyzed. **Brittonia.** V.44. 89-106p. 1992.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: An experimental cladistic approach. **Botanical Review.** (52). 321-431p. 1986.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J.& Zimmer, E.A. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. **Annals of the Missouri Botanical Garden.** (81). 419-450p. 1994.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. The importance of fossils in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. **Review of Paleobotany and Palynology.** (50). 63-95p. 1987.
- Doyle, J.A. Molecules, Morphology, Fossils, and the relationship of angiosperms and Gnetales. **Molecular Phylogenetics and Evolution.** V.9. 448-462p. 1998.
- Doyle, J.A. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *Biologia and Evolution of the Gnetales.* **International Journal of Plant Sciences.** (157). S3-S30p. 1996.

- Drinnan, A.N.; Crane, P.R.; Friis, E.M. & Pedersen, K.R. Lauraceous flowers from the Potomac Group (Mid-Cretaceous) of eastern North America. **Botanical Gazette**. V.151. 370-384p. 1990.
- Duarte, L. & Japiassú, A.M.S. Vegetais Meso e Cenozóicos do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. (Suplemento). (43). 433-443p. 1971.
- Duarte, L. Estratigrafia e Paleontologia da Formação Santana. *In*: **Anais do XIX Congresso Brasileiro de Geologia**. Rio de Janeiro. DNPM/DGM. (40). 60p. 1965.
- Duarte, L. Remains of the Lower Cretaceous plants of North-East of Brazil. *In*: **Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Curitiba. (I). 223-225p. 1989.
- Duarte, L. Restos de Araucariáceas da Formação Santana – Membro Crato (Aptiano), NE do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. (65). 357-362p. 1993.
- Duarte, L. Vegetais Fósseis da Chapada do Araripe. *In*: D.A. Campos. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**. Série Geologia. Brasília. 557-563p. 1985.
- Dutra, T.L. & Stranz, A. Os Fósseis da Bacia de Sergipe-Alagoas. Os vegetais: as angiospermas. **Phoenix**. 47, (4). 2002.
- Erbarger, J.; Huber, B.T.; Norris, R.D. & Markey, M. Increased thermohaline stratification as a possible cause for an ocean anoxic event in the Cretaceous period. **Nature**. 409:325-327p. 2001.
- Esau, K. **Anatomia das plantas com sementes**. Edgard. Blücher: São Paulo. 293p. 2005.
- Eyde, R.H. The bases of Angiosperm Phylogeny: Floral Anatomy. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V. 62. N.3. 521-537p. 1975.
- Fairon-Demaret, M.; Hilton, J. & Berry, C.M..Surface preparation of microfossils (dégagement). *In*: Jones, T. P. & Rowe, N. P. (eds). **Fossil plants and spores: modern techniques**. The Geological Society of London. London. cap. 7:33-35p. 1999.
- Fanton, J.C.M.; Branco, F.R.; Dilcher, D. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. Iara, A New Genus of Aquatic Angiosperm from the Crato Paleoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). *In*: 7 Simpósio do Cretáceo do Brasil / 1 Simpósio do Terciário do Brasil. Serra Negra. **Boletim**. Rio Claro: UNESP. 50-50p. 2006a.
- Fanton, J.C.M.; Branco, F.R.; Dilcher, D. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. New Gymnosperm related with Gnetales from the Crato Paleoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). *In*: 7 Simpósio do Cretáceo do Brasil / 1 Simpósio do Terciário do Brasil. Serra Negra. **Boletim**. Rio Claro: UNESP. 51-51p. 2006b.
- Fanton, J.C.M.; Branco, F.R.; Dilcher, D. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. Nova forma de habito aquático ocorrente na paleoflora eocretácea do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In*: IX Congresso Latinoamericano de Botânica. **Libro de Resúmenes**. Santo Domingo-República Dominicana. 532-532p. 2006c.

- Fanton, J.C.M.; Branco, F.R.; Dilcher, D.; Campos, A.C.A. & Tavares, S.A.A. Macrofóssil inédito de Caytoniales na Formação Crato, Cretáceo Superior, Bacia do Araripe, NE, Brasil: Estudo preliminar. *In: I.C. Carvalho. Cenários de Vida*. Vol 1. Interciência. 177-188p. 2007.
- Fanton, J.C.M.; Ricardi-Branco, F.; Dilcher, D. & Bernardes-de-Oliveira, M.E. *Iara iguassu*, a New Taxon of Aquatic Angiosperm from the Crato Palaeoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). **Geociências**. UNESP. 25(2):211-216. 2006d.
- Feijó, F.J. Bacias de Sergipe e Alagoas. *In: Boletim de Geociências da PETROBRÁS*, 8(1):149-161p.1994.
- Ferri, M.G. **Botânica-Morfologia Externa das Plantas** (Organografia). Editora Livraria Nobel S.A. 15ª edição. 113p. 1983.
- Figueiredo, A.M.F. & Raja-Gabaglia, G.P. Sistema classificatório aplicado às bacias sedimentares brasileiras. **Revista Brasileira de Geociências**. 16(4): 350-369p. 1986.
- Friedman, W.E. Evidence of a pre-angiosperm origin of endosperm: implications for the evolution of flowering plants. **Science**, 255:336-339p. 1992.
- Friis, E.M. ; Crane, P.R. & Pedersen, K. R. Anacostia, a new basal angiosperm from the Early Cretaceous of North America and Portugal with monocolpate?trichocolpate pollen. **Grana**, 36: 225-244p. 1997.
- Friis, E.M. Crane, P. R. & Pedersen, K. R. Floral evidence for Cretaceous Chloranthoid Angiosperms. **Nature**. V.320. 163-164p. 1986.
- Friis, E.M. Upper Cretaceous (Senomanian) floral structures of juglalean affinity containing Normapolles pollen. **Review of Palaeobotany and Palynology**. 39:161-188p. 1983.
- Friis, E.M.; Pedersen, K. R. & Crane, P.R. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. **Grana**, n.5. 39: 226-239p. 2000.
- Friis, E.M.; Pedersen, K. R. & Crane, P.R. Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. **Plant Systematics and Evolution**. (Supplement). V.8. 31-49p. 1994.
- Friis, E.M.; Pedersen, K. R. & Crane, P.R. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. (232).251-293p. 2006.
- Friis, E.M.; Pedersen, K. R. & Crane, P.R. Early angiosperm diversification: The diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V.86. 259-296p. 1999.
- Friis, E.M.; Pedersen, K. R. & Crane, P.R. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the early Cretaceous. **Nature**. V.410. 357-360p. 2001a.

- Friis, E.M.; Pedersen, R. & Crane, P.R. Origin and radiation of Angiosperms. In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (eds.). **Palaeobiology**. Blackwell Science, Oxford, II: 97.102p. 2001b.
- Froehlich, C. G.. Outros Insetos. In: Ismael, D.; Valenti, C.; Matsumura-Tundisi, T.; Rocha, o.. (Org.). **Biodiversidade do Estado de São Paulo**. São Paulo: FAPESP, v. 4, p. 163-168. 1999.
- Gallo, D.; Nakano, O.; Neto, S.S.; Carvalho, R.P.L; Baptista, G.C.; Berti Filho, E.; Parra, J.R.P; Zucchi, R.A; Alves, S. B.; Vendramim, J.D.; Marchini, L.C.; Lopes, J.R.S. & Omoto, C.. **Entomologia Agrícola**. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz. vol 10. 920p. 2002.
- Gandolfo, M.A.; Nixon, K.C. & Crepet, W.L. A new fossil flower from the Turonian of New Jersey: *Dressiantha bicarpellata* gen. et sp.nov. (Capparales). **American Journal of Botany**. V.85. 964-974p.1998.
- Gandolfo, M.A.; Nixon, K.C. & Crepet, W.L. Cretaceous flowers of Nymphaeaceae and implications for complex insect entrapment pollination mechanism in early angiosperms. **Proceedings of the National Academy of Science**. U.S.A. V.101. 8056-8060p. 2004.
- Gaspar, J. & Anjos, N. F. R.. **Estudo Hidrogeológico de Juazeiro do Norte – Ceará**. Recife, SUDENE, Série Hidrogeologia 3. 25p.1964.
- Gensel, P. G. & Edwards. **Plantas Invade the Land** – Evolutionary & environmental perspectives. – Critical moments & perspectives in earth history and paleobiology. Columbia University Press. 201p. 2001.
- Ghignone, J. I.; Couto, E. A. & Assine, M. L. Estratigrafia e Estruturas das Bacias do Araripe, Iguatu e Rio do Peixe. In: Congr. Bras. Geol. Goiânia. 1986. **Anais**. Goiânia. SBG. Nº34. V.1. 271-285p. 1986.
- Gillespie, W.J. & Kress, K.J. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. **The Missouri Botanical Garden**. V.84. 1-49p. 1997.
- Gillot, C. **Entomology**. 3º ed. Springer, Canadá.831 p. 2005.
- Gobbo, S.R. **Taxonomia, paleoecologia e bioestratigrafia de ostracodes da Formação Santana (Aptiano Superior – Albiano Inferior), Bacia do Araripe, NE do Brasil**. Tese de Doutorado. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 118p. 2006.
- Grimaldi, D.A. Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. N.195. New York. 191p. 1990.
- Grimaldi, D.A.. The Santana Formation Insects. In: Maisey J.G.(Ed.) **Santana Fossils**. An Illustrated Atlas.379-406p. Editora T.F.H. Publications, INC. Neptune City, NJ. 1991.
- Grimaldi,D.A & Engel, M.S. **Evolution of the insets**. Cambridge University Press Cambridge. New York. 2005.

- Hamby, R.K. & Zimmer, E.A. Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematic. In: Soltis, P.S; Soltis, D.E. & Doyle, J.J. **Molecular Systematics of Plants**. New York. Chapman and Hall. 50-91p. 1992.
- Hansen, D.R; Dastidar, S.G.; Cau, Z.; Penaflor, C. Kuehl, J.V.; Boore, J.L. & Jansen, R. K. Phylogenetic and Evolutionary implications of complete chloroplast genome sequences of four early-diverging angiosperms: *Buxus* (Buxaceae), *Chloranthus* (Chloranthaceae), *Dioscorea* (Dioscoreaceae), and *Illicium* (Schisandraceae). **Mol. Phyl. Evol.** V.45. 547-563p. 2007.
- Hasen, A.; Hansmann, S.; Samigullin, T.; Antonov, A. & Martin, W. Gnetum and the angiosperms: Molecular evidence that their shared morphological characters are convergent, rather than homologous. **Molecular Biology and Evolution**. V.16. 1006-1009p. 1999.
- Herdeen, P.S. & Crane, P.R. The fossil history of the monocotyledons. In Rudall, P.J.; Cribb, P.J.; Cutler, D.F. & Humphries, C.J. (eds.). *Monocotyledons: Systematics and evolution*. **Royal Botanic Gardens**. Kew. 1-21p. 1995.
- Herrera, M. C. & Pellmyr O.. **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**. Blackwell Science Ltd, Oxford. 2002.
- Hickey, L.J & Doyle, J.A. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. **Botanical Review**. (43). 3-104p. 1977.
- Hickey, L.J & Wolfe, J. A. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. In: The bases of Angiosperm phylogeny. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V.62.n.3. 538-589p. 1975.
- Hickey, L.J. & Wolfe, J.A. . The bases of Angiosperm Phylogeny: Vegetative Morphology. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V. 62. N.3. 538-589p. 1975.
- Holz, M. & Simões, M.G. **Elementos Fundamentais de Tafonomia**. Editora UFRGS. Porto Alegre. 231 p. 2002.
- Horn, M.Y.; Adami-Rodrigues, K. & Anzótegui, L.M. Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el Neógeno del Noroeste de La Argetina. **Revista Brasileira de Paleontologia**. 14(1):87-92. 2011.
- Ianuzzi, R. & Vieira, C.E.L. **Paleobotânica**. Série Didática. Porto Alegre. Editora da UFRGS. 167p. 2005.
- Jordan, D.S. & Branner, J. C. The Cretaceous fishes of Ceará Brazil. **Smithsonian Miscellaneous Collection**, WLAWGington, 5(1):1-29p.1908.
- Judd, W.S.; Campbell,C.S.; Kellogg, E.A. & Stevens, P.F. **Plants Systematics**. A Phylogenetic Approach. Sunderland., MA: Sinauer Associates, Inc., 464p. 1999.
- Judd, W.S.; Campbell,C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donogue, M.J. **Plants Systematics: A Phylogenetic Approach**. 2^a ed. Sunderland ., MA. Sinauer Associates, Inc., 576p. 2002.

- Karasawa, M.M.G. **Diversidade Reprodutiva de Plantas**. Sociedade Brasileira de Genética (SBG). Ribeirão Preto. SP. 113p. 2009.
- Kellner, A.W.A. **Pterossauros os senhores do céu do Brasil**: Relato da aventura de importantes descobertas da paleontologia. Vieira & Lent Casa Editorial Ltda. 176p. 2006.
- Kemp, T. S. **Fossils & Evolution**. Oxford University Press. Oxford. 284p. 1999.
- Kenrick, P. & Davis, P. **Fossil Plants: The Living Past Series**. Natural History Museum. London-England. 216p. 2004.
- Kenrick, P. Botany: The family tree flowers. **Nature**. V.402. 358-359p.1999.
- Kerkhoff, M.L.H. & Dutra, T.L. Uma nova Ephedraceae (Gnetales) da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior, Brasil. *In*: I.S. Carvalho et al. **Paleontologia: Cenários de Vida**. Vol 1.243-250p. 2007.
- Kotova, I. Z. A New angiosperm pollen species from the Aptian of the Moroccan Basin. **Paleontological Journal**. V.22. n.4. 113-115p. 1988.
- Krasilov, V. A. & Rasnitsyn, A.P. A Unique Find: Pollen in intestine of Early Cretaceous Sawflies. **Paleontological Journal**. v.16.n.4. 80-95p. 1982.
- Krasilov, V. A. Evolution of the flora in the Cretaceous Period: is a Cenozoic era necessary? **Paleontological Journal**. V17. n°3: 89-93. 1983.
- Krasilov, V. A. Palaeobotany of the Mesophyticum: State of the Art. **Review of Paleobotany and Palynology**. 50:231-254p. 1987.
- Krasilov, V. A. Phytogeographical Classification of Mesozoic Floras and their Bearing on Continental Drift. **Nature**. (273). 49-50p. 1972.
- Kunzmann, L. Mohr, B.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). I Araucariaceae and *Lindleycladus* (incertae sedis). Mitteilung aus dem Museum für Naturkunde zu Berlin, **Geowissenschaftliche Reihe**. (7) 155-175p. 2004.
- Kunzmann, L.; Mohr, B. ; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C . *Novaolindia dubia* gen. sp. nov., an enigmatic seed plant from the Early Cretaceous of northern Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 147, p. 94-105, 2007.
- Kunzmann, L.; Mohr, B.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C . *Cearania heterophylla* gen. nov. et sp. nov., a fossil gymnosperm with affinities to the Gnetales from the Early Cretaceous of northern Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 158, p. 193-212, 2009.
- Kunzmann, L.; Mohr, B.; Wilde, V.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C . A putative gnetalean gymnosperm *Cariria orbiculiconiformis* gen. nov. et spec. nov. from the Early Cretaceous of northern Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 165, p. 75-95, 2011.

- Labandeira, C. C.; Wilf, P.; Johnson, K.R. & Marsh, F.. **Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossil**. Version 3.0. Smithsonian Institution, WLAWGington, D.C. 25p. 2007.
- Labandeira, C.C., Dilcher, D.L., Davis, D.R. and Wagner, D.L. Ninety-Seven Million Years of Angiosperm-Insect Association: Paleobiological Insights into the Meaning of Coevolution, **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 91(25):12278-12282. 1994.
- Labandeira, C.C., Johnson, K.R. and Lang, P. A preliminary assessment of insect herbivory across the Cretaceous/Tertiary boundary: extinction and minimal rebound. *In*: J.H. Hartman, K.R. Johnson and D.J. Nichols (eds). **The Hell Creek Formation and the Cretaceous-Tertiary Boundary in the Northern Great Plains-An Integrated Continental Record at the End of the Cretaceous**. Geological Society of America Special Paper, 361:297-327. 2002.
- Langenheim, J.H. Plant resins. **American Scientist**. N.78. 16-24p. 1990.
- LAWG. Ash, A.; Hickey, L. J.; Wilf P.; Ellis, B.; Johnson, K. & Wing, S. **Manual of Leaf Architecture** – Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperm. Smithsonian Institution. 77p. 1999.
- Leme, E.M.C.; Brown, G.K.; Dilcher, D.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Siqueira, J.A. & Sales, A.M.F. Protanaceae, a new fóssil monocot family from the Lower Cretaceous, Santana Formation, northeastern Brazil. *In*: **Botany Conference of Austin**. Texas. (13-CD-ROM). 2005.
- Li, W.H; Gouy,M; Wolfe, K.H & Sharp, P.M. Angiosperm origins. **Nature**. V.342. 131-132p. 1989.
- Lima, M. R. Caracterização Palinológica do Albiano no Brasil. **Boletim do IG**. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. v.9.140-143p. 1978a.
- Lima, M. R. Considerações Palinológicas a Respeito da Correlação Estratigráfica entre as Formações Cretáceas do Nordeste do Brasil. *In*: Congr. Arg. Paleont. Biostr. & Congr. Latin. Paleont., Buenos Aires. 1978. **Atas**. Buenos Aires. Nº 2. V.5. 227-233p. 1978b.
- Lima, M. R. Considerações sobre a Subdivisão Estratigráfica da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**. São Paulo. (V.9) Nº 32. 1979. 116-121p. 1979a.
- Lima, M. R. **Fósseis do Brasil**. T.A.; Queiroz: Editora da Universidade de São Paulo. SP.V. 14. 118p. 1989.1989a.
- Lima, M. R. Microfósseis da Formação Exu, Cretáceo do Nordeste do Brasil. *In*: Anais do XXX Congresso Brasileiro de Geologia, Recife. 1978. **Anais**. Recife. SBG. Nº 33. v. 2. 965-969p. 1978c.
- Lima, M. R. O paleoambiente deposicional da Formação Santana (Grupo Araripe) segundo evidências palinológicas. *In*: XXX Congresso Brasileiro de Geologia. **Anais do Congresso Brasileiro de Geologia**, Recife. v.2. 970-974p. 1978d.

- Lima, M. R. Paleoclimatic reconstruction of the Brazilian Cretaceous based on palynological data. **Revista Brasileira de Geociências**.v.13(4). 223-228p. 1983.
- Lima, M. R. Paleontologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil): estágio atual de conhecimento. **Anais da academia Brasileira de Ciências**. (51). 545-556p. 1979b.
- Lima, M. R. **Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo. 335p. 1978e.
- Lima, M. R. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil). Introdução geológica e descrição sistemática dos esporos de Subturma Azonotriletes. **Ameghiniana**. v.15. 333-365p. 1978f.
- Lima, M. R. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil). II. Descrição sistemática dos esporos da subturma Zonotriletes e turma Monoletes, e dos polens das turmas Saccites e Aletes. **Ameghiniana**. v.16. n.1-2. 27-63p. 1979c.
- Lima, M. R. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil). IV. Systematic description of pollen from plicate and porous pollen, spores, incertae sedis and marine microplankton. **Ameghiniana**. (26). 63-81p. 1989b.
- Lima, M. R.; Mandarim-Lacerda, A.F.; Pons, D.; Mussa, D.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Cristalli, P.S. Angiospermas fósseis da Formação Santana, Albo-Aptiano, Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *In*: XLVII Congresso Nacional de Botânica. **Boletim de Resumos**. Nova Friburgo. 492-492p. 1996.
- Lima, M. R. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil). III. Descrição sistemática dos polens da turma Plicates (Subturma Costates) **Ameghiniana**. v.17. n.1. 15-47p. 1980.
- Lupia, R. Discordant morphological disparity and taxonomic diversity during the Cretaceous angiosperm radiation: North American pollen record. **Paleobiology**. V.25. 1-28p. 1999.
- Mabesoone, J.M. & Tinoco, I.M. Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. (14). 97-118p. 1973.
- Mabesoone, J.M. Desenvolvimento Paleoclimático do Nordeste Brasileiro. *In*: **Atas do VII Simpósio de Geografia**. Fortaleza, novembro. 75-92p. 1975.
- Mabesoone, J.M. Petrografia de alguns sedimentos calcários e microclásticos do Grupo Araripe (Nordeste do Brasil). *In*: **Anais XXXIV Congresso Brasileiro de Geologia**. Goiânia (GO). (1) 262-270p. 1996.
- Mabesoone, J.M. Sediments of the intracontinental Cretaceous basins in Northeastern Brazil. **Est. Sedim. Natal**. V. 1. N°2. 33-52p. 1971.
- Maisey, J. G. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. **Environmental Biology of Fishes**, New York, 40: 1-22p. 1994.

- Maisey, J. G. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. T.F.H. Publications Inc. Neptune. N.J. U.S.A. 459p. 1991.
- Mandarim-de-Lacerda, A.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Lima, M.R.; Cristalli, P.S. & Pons, D. Descrição de novas formas paleobotânicas da Formação Santana, Albiano, Chapada do Araripe, NE do Brasil. *In: VII Reunião de Paleobotânicos e Palinólogos*. São Paulo. **Boletim de Resumos**. 41-41p. 1994.
- Mandarim-de-Lacerda, A.F.; Dilcher, D.; Barreto, A.M.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Pons, D. Reproductive structures of magnoliophytes of the Santana Formation, Late Aptian- Early Albian, Chapada do Araripe, Brazil. *In: 31st International Geological Congress*. Rio de Janeiro. Booth (E43 - CD). 2000.
- Martill, D.M. The significance of the Santana Biota. *In: Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*. Crato (CE), 253-264p. 1990.
- Martill, D. M. & Wilby, P.R. Stratigraphy. *In: Martill, D.M. (Ed.). Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil*. Field Guides to Fossils, 5, The Palaeontological Association, London. 20-50p. 1993.
- Martill, D. M. The Age of the Cretaceous Santana Formation Fossil Konservat Lagertätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. **Cretaceous Research**, 28:895-920p. 2007.
- Martill, D. M.; Bechly, G. & Loveridge, R. F. **The Crato Fossil Beds of Brazil - Window into an Ancient World**. Cambridge University Press. 625p. 2007.
- Martill, D.M. Fast Fossilization. **OUGS Journal**. Milton Reynes. V.10.Nº1. (2pl.) 4-10p. 1989a.
- Martill, D.M. **Fossil of the Santana and Crato Formations, Brazil**. Paleontological Association, Field Guide to Fossils. N.5. 159p. 1993.
- Martill, D.M. Preservation on Fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Paleontology**. London. v.31 (1): 1-18p. 1988.
- Martill, D.M. The Medusa effect: instantaneous fossilization. **Geology Today**. London. 201-205p. 1989b.
- Martill, D.M.; Loveridge, R.F.; Andrade, J.A.F.G. & Cardoso, A.H. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: The Crato Formation Lagertätte (Early Cretaceous) of Brazil. **Paleontology**. 48. (6): 1399-1408p. 2005.
- Martins Neto, R. G. New mayflies (Insecta Ephemeroptera) from the Santana Formation (lower Cretaceous) Araripe Basin, Northeast Brazil. **Revista Española de Paleontología, Barcelona**, v. 11, n. 2, p. 54-70, 1996.
- Martins Neto, R.G. A new fóssil insect (Homoptera, Cixiidae) from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Northeast Brazil. **Interciência**. 13(6):313-316p. 1988b.

- Martins Neto, R.G. Efêmeras escavadoras (Insecta, Ephemeroptera, Ephemeroidea) na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe Nordeste do Brasil: Descrição de três novos gêneros e três novas espécies (ninfas). In: **Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**. Crato (CE), 265-270p.1990.
- Martins Neto, R. G. A new genus and species of Cixiidae (Homeoptera, Fulgoroidea) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) Araripe Basin, northeast, Brazil. **Acta Geológica Leopoldensia**. São Leopoldo. 11(26):7-14p.1988a.
- Martins-Neto, R.G. & Kellner, A.W.A. Primeiro registro de pena na Formação Santana (Cretáceo inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 60 (1):61-68p. 1988.
- Martins-Neto, R.G. & Vulcano, M.A. Amphiesmenoptera, (Trichoptera, Lepidoptera) na Formação Santana (Cretáceo inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: 1. Lepidoptera (Insecta) com descrição de novas espécies. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 61 (4):460-466p. 1989a.
- Martins-Neto, R.G. & Vulcano, M.A. Neuropteros (Insecta, planipennia) da Formação Santana (Cretáceo inferior, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil): família Chrysopidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 60 (2):189-201p. 1988.
- Martins-Neto, R.G. & Vulcano, M.A. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: 2. Superfamília Myrmeleontoidea. **Revista Brasileira de Entomologia**, 33 (2):367-402p. 1989b.
- Martins-Neto, R.G. Descrição de Três Novos Gêneros e Três Novas Espécies de Ortóptera (Insecta, Acridoidea) da Formação Santana, Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior) Nordeste do Brasil, Representando Três Famílias, Sendo que Duas Novas: Archaeopneumoridae Nov. Fam. e Bouretidae Nov. Fam.. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 59.4:444. 1987a.
- Martins-Neto, R.G. Insetos fósseis como Bioindicadores em Depósitos Sedimentares: um Estudo de Caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil). **Revista Brasileira de Zoociências**. 8(2):151-157. 2006.
- Martins-Neto, R.G. Primeiro registro de decápode da Formação Santana, Bacia do Araripe (Cretáceo inferior), Nordeste do Brasil. **Ciência e Cultura**, São Paulo, 39(4):406-410p. 1987b.
- Martins-Neto, R.G. Primeiro registro de Trichoptera (Insecta) na Formação Santana (Cretáceo inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, com descrição de sete novos táxons. In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, Crato, 1 e 2. **Boletim**: 212-226p. 2001.
- Martins-Neto, R.G. Um novo gênero de orthoptera (Insecta Grylloidea) da Formação Santana, Bacia do Araripe (Cretáceo inferior), Nordeste do Brasil. In: Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro. 10. **Anais**, SBP:559-609p. 1987c.

- Martins-Neto, R.G. New genus and new species of Lepidoptera (Insecta, Eolepidoperigidae) from Santana Formation (Lower Cretaceous, northeast Brazil). *In*: Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil. Rio de Janeiro, 5, **Boletim de Resumos**. 531-535p. 1999.
- Matthews, S. & Donoghue, M.J. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicated phytochrome genes. **Science**. V.286. 947-950p. 1999.
- McAlester, A. L. **História Geológica da Vida**. Editora Edgard Blücher LTDA. Editora da Universidade de São Paulo. Série de textos Básicos de Geociência. 174p. 1969.
- Mendes, J. C. & Petri, S. **Geologia do Brasil**. Instituto Nacional do Livro- Ministério da Educação e Cultura. Rio de Janeiro. 207p. 1971.
- Mendes, J. C. ; Bigarella, J.J. ; Salamuni, R.; Campos A. C. R.; Petri, S. **Estratigrafia e sedimentologia Geologia estrutural Aerofotogeologia**. Enciclopédia Brasileira. Biblioteca Universitária. Instituto Nacional do Livro. Brasília. 50p. 1972.
- Mendes, J. C. **Elementos de Estratigrafia**. T. A. Queiroz. Editora da Universidade de São Paulo. Biblioteca de Ciências Naturais. V. 12. 566p. 1984.
- Mendes, J. C. **Paleontologia Básica**. T. A. Queiroz. Editora da Universidade de São Paulo. 347p. 1988.
- Mendes, J. C. **Paleontologia Geral**. 2ª Edição. LTC- Livros Técnicos e Científicos Editora S.A. 368p. 1982.
- Menon, F. & Martill, D.M.. Taphonomy and preservation of Crato Formation Arthropods. Cap 7. *In*: Martill, D.M.; Bechly, G. & Loveridge, R.F. **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World**. Cambridge University Press. 79-96p. 2007.
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W. **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. Second Edition. Kendall/ Hunt Publishing Company. 722p. 1984.
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W. **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. Second Edition. Kendall/ Hunt Publishing Company. 722p. 1984.
- Mohr, B. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Fernandes, M.C.C. Diversity of putative nymphaealean waterplants in the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, Brazil. *In*: XVII International Botanical Congress. Vienna-Austria. **Abstracts**. 425-425p. 2005.
- Mohr, B. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. *Endressinia brasiliensis*, a Magnoliacean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **International Journal of Plant Sciences**. 165 (6): 1121-1133p. 2004.
- Mohr, B. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Barreto, A.M.F. & Fernandes, M.C.C. Gnetophyte preservation and diversity in the Early Cretaceous Crato Formation (Brazil). *In*: Abstracts, 7th IOPC, International Organization of the Paleobotany Conference (Bariloche, Argentina). **Abstracts**. 81-81p. 2004.
- Mohr, B. & Eklund, H. *Araripia florifera*, a magnoliid angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**. 126:279-292p. 2003.

- Mohr, B.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C ; Taylor, D. W. . Pluricarpellatia, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). *In: Thomas Borsch and Pamela S. Soltis. (Org.). Nymphaeales - systematics and evolution of the water lily clade.* Lawrence, KA, USA: International Association for Plant Taxonomy Allen Press, Inc., v., p. 1147-1158. 2008.
- Mohr, B.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Loveridge, R.F. The Macrophyte flora of the Crato Formation. *In: Martill, D.M.; Bechly, G. & Loveridge, R.F. (Eds.) The Crato Fossil Beds of Brazil.* Cambridge University Press. 537-565p. 2007.
- Mohr, B.A & Rydin, C. *Trifurcatia flabellata* n. gen. n. sp., a putative monocotyledon angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Mitteilung aus dem Museum für Naturkunde Berlin. Geowissenschaftliche Reihe* 5:335-344p. 2002.
- Mohr, B.A. & Friis, E.M. Early Angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. *International Journal of Plant Sciences.* 161. (6 Suppl.): S155-S167p. 2000.
- Mohr, B.A.R.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Taylor, D.W. *Pluricarpellatia*, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). *TAXON*, 57 (4): 1147-1158p. 2008.
- Mohr, B.A.R.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Barale, G. & Ouaja, M. Palaeogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, and early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. *Cretaceous Research*, 27: 464-472p. 2006a.
- Mohr, B.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Pons, D. Angiosperm diversity and biology of the Lower Cretaceous Crato Formation, Brazil. *In: 7th European Palaeobotany – Palynology Conference. Praga. Program and Abstracts.* 95-95p. 2006b.
- Mohr, B.; Kunzmann, L. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. Reconstruction of the Crato Flora (Northeastern Brazil), a Lower Cretaceous vegetation from Northern Gondwana. *In: Abstracts of the Second Palaeontological Congress. Beijing. Ancient Life and Modern Approaches.* 13-18p. 2006c.
- Moura, G.; Barreto, A. & Báez, A. M. **A Biota da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** Editora Livro Rápido (Olinda) – Elógica. 101p. 2006.
- Moura, J.A. Biocronoestratigrafia da sequência não marinha do Cretáceo Inferior da Bacia de Campos, Brasil: Ostracodes. *In: Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia.* V.2.717-731p.1997.
- Mussa, D. Paleobotânica. *In: Carvalho, I.S. (Ed). Paleontologia.* Editora Interciência, Rio de Janeiro. Cap. 16. 231-326p. 2000.
- Neumann, V. H. & Cabrera, L. Una nueva propuesta estratigráfica para La tectonosecuencia post-rifte da La cuenca de Araripe, noreste de Brasil. *In: Simpósio Cretáceo Brasileiro, 5, Serra Negra. Boletim de Resumos. UNESP.* 279-285 p. 1999.

- Neumann.V.H.; Borrego, A.G.; Cabrera, L. & Dini R. Organic matter composition and distribution through the Aptian-Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **International Journal of Coal Geology**. (54). 21-40p. 2003.
- Neumann.V.H.; Cabrera, L.; Mabesoone, J.M.; Valencia, L.M.M. & Silva, A.L. Ambiente Sedimentar e fácies de seqüência lacustre aptiana- albiana da bacia do Araripe, NE do Brasil. In: 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur. São Pedro – SP. **Anais**. Rio Claro. UNESP. 37-41p. 2002.
- Nixon, K.C. & Crepet, W.L. Late Cretaceous fossil flowers of Ericalean affinity. **American Journal of Botany**. V.80. 616-623p.1993.
- Nixon, K.C.; Crepet, W.L.; Stevenson, D. & Friis, E. M. A Reevaluation of seed plant phylogeny. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V.81. 484-533p. 1994.
- Nuvens, P.C.; Limaverde, J. A.; Sales, A. F.; Duarte Jr, R.; Menescal, L. & Saraiva, A. A. F. **Fósseis de Santana do Cariri** – Santana Fossils – Museu de Paleontologia de Santana do Cariri Paleontology Museum. Catálogo do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri. Expressão Gráfica e Editora. 2008.
- Odum, E. P. **Ecologia**. Editora Guanabara Koogan S.A. 434p. 1988.
- Ogg, J. G.; Ogg, G. & Gradstein, F.M. International stratigraphic Chart. (International Commission on Stratigraphy – ICS). In: “**A Geologic Time Scale 2004**”, by F.M.Gradstein; J.G.Ogg; A.G.Smith, et al., (2004; Cambridge University Press) and “The Concise Geologic Time Scale” by J.G. Ogg; G.Ogg and F.M. Gradstein (2008) Copyright 2010.
- Ojeda Y Ojeda, H.A. Estrutura e evolução das Bacias Mesozóicas emersas da Margem Continental Brasileira. **Revista Brasileira de Geociências**. 13 (2): 71-83p. 1983.
- Oliveira-Babinski, M.E.C. & Lima, M.R. Pteridophyte remains from the Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. In: XII Congresso Brasileiro Paleontologia. São Paulo. **Boletim de Resumos**. 56-56p. 1991.
- Pereira, R.; Carvalho, I.S. & Azevedo, D.A. Afinidades paleobotânicas de âmbares cretácicos das bacias do Amazonas, Araripe e Recôncavo. In: 7 Simpósio do Cretáceo do Brasil / 1 Simpósio do Terciário do Brasil, 2006, Serra Negra. **Boletim**, Serra Negra. UNESP. 100-100p. 2006.
- Petri, S. & Fúlfaro V. J. **Geologia do Brasil**. V.9. T. A. Queiroz LTDA. Editora da Universidade de São Paulo. 631p. 1983.
- Petri, S. Brazilian Cretaceous Paleoclimates: Evidence from Clay-minerals, sedimentary structures and palynomorphs. **Revista Brasileira de Geociências**. 13(4): 215-222p. 1983.
- Petri, S. Geological conditions in Brazil at the end of Cretaceous and ideas about the problem of dinosaur extinction. **Revista Brasileira de Geociências**. São Paulo. V.15. Nº2.. 170-173p. 1985.

- Petri, S.; Coimbra, A.M.; Amaral, G.; Ojeda Y Ojeda, H.; Fúlfaro, V.J. & Ponçano, W.L. Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica. **Revista Brasileira de Geociências**. 16(4): 372-376p. 1986a.
- Petri, S.; Coimbra, A.M.; Amaral, G.; Ojeda Y Ojeda, H.; Fúlfaro, V.J. & Ponçano, W.L. Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica. **Revista Brasileira de Geociências**. 16(4): 372-376p. 1986b.
- Pinto, I.D. & Purper, IA New Blattoide from the Cretaceous of Brazil. **Pesquisas**. Porto Alegre. 18: 31-38p. 1986.
- Pires, E.F.; Guerra-Sommer, M.. Plant arthropod interaction in the Early Cretaceous (Berriasian) of the Araripe Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 27, p. 50-59, 2009.
- Pons, D.; Berthou, P.Y & Campos, D.A. Quelques observations sur La palynologie de l'Aptien Superieur et de l'Albien Du Bassin d'Araripe (N.E. Du Brésil). *In: Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores*, Crato (CE). 241-252p. 1990.
- Pons, D.; Oliveira-Babinski, M.E.C.B. & Lima, M.R. Les Ephedrales de La Formations Santana, Cretace inferieur Du Bassin d'Araripe (Bresil). *In: Organisation Internationale de Paleobotanique, IVeme Conference. Resumes dês Communications*. Organisation Francaise de Paleobotanique. Villeneuve d'Asca. France. (16B). 125p. 1992.
- Pons, D.;Mandarim-Lacerda,A.F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Lima, M.R. Tafoflora eocretácea da Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: XIV Congresso Nacional de Botânica. Resumos*. São Leopoldo. 1994.
- Ponte, F. C. **Interpretação geológica de linhas de reflexão sísmica na Bacia do Araripe**. Rio Claro, DNPM/CNPq. (relatório interno). Apêndice. 15p. 1993.
- Ponte, F.C. & Appi, C.J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. *In: Congresso Brasileiro de Geologia*, 36, Natal. **Anais**. Natal, SBG. VI.211-226p. 1990.
- Ponte, F.C. & Ponte-Filho, F.C. Evolução Tectônica e Classificação da Bacia do Araripe. **Boletim do 4º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**. UNESP - Campus de Rio Claro. 123-133p. 1996.
- Ponte, F.C. Arcabouço Estrutural da Bacia do Araripe. *In: Boletim do 4º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*. UNESP-Campus Rio Claro/SP. 169.177p. 1996.
- Ponte, F.C.; Medeiros, R.A. & Ponte-Filho, F.C. Análise estratigráfica da bacia do Araripe: ParteI – Análise de sequências. *In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*, 1, Crato (CE). **Comunicações do I e II Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**, Crato. 83-92p. 1997.
- Ponte-Filho, F.C. Análise geohistórica do Poço 2-AP-1-CE, Bacia do Araripe. *In: Simpósio sobre bacias cretácicas brasileiras*, 2, Rio Claro. **Resumos expandidos**. Rio Claro. UNESP/IGCE. 85-89p. 1992.
- Price, L.I. Quelônio Amphychelidia no Cretáceo Inferior do Nordeste da Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**. São Paulo. V.3.nº2. 84-95p. 1973.

- Price, L.I. Sobre um crocodilídeo Notossuquio do Cretáceo Brasileiro. *In: Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*. (DNPM). 188: 1-56p. 1959.
- Qiu, Y.L.; Dombrowska, O.; Lee, J.; Li, L.; Whitlock, B.A.; Bernasconi-Quadroni, F. D.; Rest, J. S.; Davis, C.C.; Borsch, T.; Hilu, K.W.; Renner, S.S.; Soltis, D. E. ; Soltis, P. S.; Zanis, M.J.; Cannone, J.J.; Gutell, R.R.; Powell, M.; Savolainen, V.; Chatrou, L. W. & Chase, M. W. Phylogenetic analysis of basal angiosperms based on nine plastid mitochondrial and nuclear genes. *International Journal Plant Science*. V. 166. 815-842p. 2005.
- Qiu, Y.L.; Lee, J.; Bernasconi-Quadroni, F.D.; Soltis, D. E. & Soltis, P. S. Phylogeny of basal angiosperms: Analyses of Five genes from three genomes. *International Journal of Plant Sciences*. (Supplement) V. 161. S3-S27p. 2000.
- Qiu, Y.L.; Lee, J.; Bernasconi-Quadroni, F.D.; Soltis, D. E. & Soltis, P. S. The early angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*. V.402. 404-407. 1999.
- Qiu, Y.L.; Li, L.; Wang, B.; Chen, Z.; Dombrowska, O.; Lee, J.; Kent, L.; Li, R.; Jobson, R. J.; Hendry, T. A.; Taylor, D. W.; Testa, C.M. & Ambros, M. A. Nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes. *International Journal Plants Science*. V.168. 691-708p. 2007.
- Qiu, Y.L.; Li, L.; Wang, B.; Chen, Z.; Knoop, V.; Groth-Malonek, M.; Dombrowska, O.; Lee, J.; Kent, L.; Rest, J. S.; Estabrook, G.F.; Hendry, T. A.; Taylor, D. W.; Testa, C.M.; Ambros, M. A.; Crandal-Stotler, B.; Duff, R.J.; Stech, M.; Frey, W.; Quandt, D. & Davis, C.C. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. National Academy Science*. U.S.A. V.103. 15511-15516p. 2006.
- Rand, H.M. & Manso, V.A.V. Levantamento gravimétrico e magnetométrico da Bacia do Araripe. *In: Congresso Brasileiro de Geologia*, 33, Rio de Janeiro. *Anais*. Rio de Janeiro. SBG. 2011-2016p. 1984.
- Raven, P.H.; Evert, R.F & Eichorn, S.E. *Biologia vegetal*. 5ª ed. Rio de Janeiro. Editora Guanabara Koogan. 728p. 1995.
- Raven, P.H.; Evert, R.F & Eichorn, S.E. *Biologia vegetal*. 7ª ed. Rio de Janeiro. Editora Guanabara Koogan. 830p. 2007.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., Valdes, P.J. Jurassic phyto geography and climates: new data and model comparisons. *In: Huber, B.T., Macleod, K.G. & Wing, S.L. (eds.), Warm climates in earth history*, Cambridge University Press, Cambridge, 297-318. 2000.
- Regali, M.S.P. & Viana, C.F. *Sedimentos do Neojurássico-Eocretáceo do Brasil: idade e correlação com a escala internacional*. Editora Gávea. Rio de Janeiro. 95p. 1989.
- Regali, M.S.P. A idade dos evaporitos da plataforma continental do Ceará, Brasil, e sua relação com outros evaporitos das bacias nordestinas. *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo*. Publicação especial. (7):139-143p. 1989a.

- Regali, M.S.P. O gênero *Sergipea* e a sua estratigrafia no Eocretáceo do Brasil. In: **Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia**. V.2.615-623p.1987a.
- Regali, M.S.P. Palinomorfos do Barremiano/Albiano Brasileiros – Parte II. In: **Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia**. V.2.647-667p.1987b.
- Regali, M.S.P. Primeiros registros da transgressão neaptiana na margem equatorial do Brasil. In: **Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia**. V.2.275-293p.1989b.
- Regali, M.S.P.; Uesugui, N. & Santos, A.S. Palinologia dos sedimentos meso-cenozoicos do Brasil (I). **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**. (17). 177-191p. 1974.
- Resh, V. H. & Rosenberg, D. M. **The Ecology of Aquatic Insects**. Praeger Publishers. New York. 625p. 1984.
- Ricklefs, R. E. **Economia da Natureza**. 5ª Edição. Editora Guanabara Koogan S.A . 503p. 2003.
- Rolim, J.L & Mabesoone, J. M. Um modelo de grande rio para as bacias rift do Recôncavo-Tucano-Jatobá (Purbeckiano-Aptiano, Nordeste do Brasil). In: **Anais do XXXII Congresso Brasileiro de Geologia**. Salvador (BA). V.4.1406-1412p. 1982.
- Ruppert, E. E. & Barnes, R. D. **Zoologia dos Invertebrados**. Sexta Edição. Editora ROCA Ltda. 1029p. 1996.
- Rydin, C.; Mohr, B.A.R. & Friis, E.M. *Cratonia cotyledon* gen. et sp. nov.: a unique Cretaceous seedling related to *Welwitschia*. **Proceedings of the Royal Society of London (S1, Biology Letters) (Supplement)**. (270). S29-S32p. 2003.
- Saarela, J.M.; Rai, H.S.; Doyle, J. A; Endress, P.K.; Mathews, S.S.; Marchant, A.D.; Briggs, B. G. & Graham, S.W. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm tree. **Nature**, 446: 312-315p. 2007.
- Salisbury, S.W.; Frey, E.; Martill, D.M. & Bucchy, M.C. A new mesosuchian crocodylian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. **Palaeontographica**. Abteilung. 270:3-47p.2003.
- Samigullin, T.K.; Martin, W.F.; Troitsky, A.V. & Antonov, A.S. Molecular data from the chloroplast rpoC1 gene suggest a deep and distinct dichotomy of contemporary spermatophytes into two monophyla: Gymnosperms (including Gnetales) and angiosperms. **Journal of Molecular Evolution**. V.49. 310-315p. 1999.
- Santos, R.S. *Ararripichthys castilhoi*, novo gênero e espécie de Teleostei da Formação Santana, Chapada do Araripe, Brasil, **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**, DNPM, Brasília, 27:141-145p. 1985.
- Saraiva, A. Á. F.; Barros, O. A.; Bantim, R. A. M. & Lima, F. J. **Guia para trabalhos de campo em paleontologia na Bacia do Araripe**. URCA- Universidade Regional do Cariri. Museu de Paleontologia da URCA. GeoPark Araripe. INAPAS – Instituto Nacional de arqueologia e Paleontologia do semi-árido/CNPq. 88p.2010.

- Saraiva, A. A. F.; Passavante, J.Z.O.; Souza, F.J.A. Abundância de *Choffatia francchetino* Membro Crato. In: XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. A paleontologia e suas aplicações. Brasília. **Boletim de Resumos**. 254-255p. 2003.
- Saraiva, A.A.F.; Hessel, M.H.; Guerra, N.C. & Fara, E. Concreções calcárias da Formação Santana, bacia do Araripe: uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, 17(1):40-57p. 2007.
- Savolainen, V.; Chase, M.W.; Hoot, S.B.; Morton, C.M. & Soltis, D. E. Phylogenetics of flower plants based on combined analysis of plastid atpB and rbcL gene sequences. **Systematic Biology**. V.49. 306-362p. 2000.
- Schaller, H. Revisão estratigráfica da Bacia Sergipe/Alagoas. **Boletim Técnico da PETROBRÁS**, 12(1): 21-86p. 1969.
- Schneider E.I. & Moore, L.A.. Morphological studies of the Nymphaeaceae VII Floral Biology of *Nymphaea lutea* Subsp *macrophylla*. **Brittonia** 29: 88-99. 1977.
- Schobbenhaus, C. & Campos, D. A. A Evolução da Plataforma Sulamericana no Brasil e suas primeiras concentrações minerais. In: Schobbenhaus et al. **Geologia do Brasil**. DNPM. Brasília.. 443-472p. 1984.
- Schopfe, J. M. Modes of fossils preservation. **Review of Palaeobotany and Palynology**. V. 20. 27-53p. 1975.
- Scott, A. C. & Titchener, F.R. Techniques in the study of plant-arthropod interactions. In: Jones, T. P. & Rowe, N. P. (eds). **Fossil plants and spores: modern techniques**. The Geological Society of London. London. Cap. 58:310-315p.1999.
- Selden, P.A. & Nudds, J.R. **Evolution of Fossil Ecosystems**. Manson Publishing, Ltd., London. 192p. 2005.
- Shields, O. The origin and initial radiation of angiosperms in relation to anthophytes. **Paleobotanist**. 42. V.42. 157-168p. 1994.
- Shilin, P. V. Late Cretaceous floras of the Lower Syr Darya Uplift. **Paleontological Journal**. V.17.n.2. 105-114p. 1983.
- Silva Santos, R. & Valença, J.G. A formação Santana e sua Paleoictiofauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 40. (3). 339-360p. 1968.
- Silva, A. L.; Neumann, V.H. & Cabrera, L. Fácies carbonáticas laminadas da Formação Crato (Aptiano), Bacia do Araripe: litofácies, microfácies e microestruturas. In: 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de America del Sur. Rio Claro. **Anais**. Rio Claro. UNESP. 31-36p. 2002.
- Silva, D.M. Ostracodes da Formação Santana (Cretáceo Inferior) – Grupo Araripe. Nordeste do Brasil – I – Novas espécies do gênero *Bisulcocypris*. In: **Anais do XXXX Congresso Brasileiro de Geologia**. 1014-1022p. 1978a.

- Silva, D.M. Ostracodes da Formação Santana (Cretáceo Inferior) – Grupo Araripe. Nordeste do Brasil – II – Novas espécies do gênero *Cypridea*. In: **Anais do XXXX Congresso Brasileiro de Geologia**. 1023-1027p. 1978b.
- Silva, D.M. Ostracodes da Formação Santana (Cretáceo Inferior) – Grupo Araripe. Nordeste do Brasil – III – Nova espécie do gênero *Darwinula* Brady & Robertson 1985. In: **Anais do XXXX Congresso Brasileiro de Geologia**. 1028-1031p. 1978c.
- Silva, M. A. M. Lower Cretaceous Sedimentary sequences in the Araripe Basin, Northeast Brazil: a Revision. **Rev. Bras. Geoc.** São Paulo. 1986. V. 16. Nº 3. 311-319p. 1986a.
- Silva, M.A.M. Evaporitos do Cretáceo da Bacia do Araripe: Ambientes de deposição e história diagenética. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**. (2). 53-63p. 1988.
- Silva, M.A.M. Lower Cretaceous unconformity truncating evaporate-carbonate sequence, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo.v.16. nº3. 306-310p. 1986.
- Silva-Telles Jr., A.C. & Viana, M.S.S. Paleoecologia dos ostracodes da Formação Santana (Bacia do Araripe): um estudo ontogenético de populações. In: **Anais do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**. (I). 309-328p. 1990.
- Small, H.I. **Geologia e Suprimento de Água Subterrânea no Piauí e parte do Ceará**. Recife. Inspetoria de Obras Contra Secas. Série Geologia. (25): 1-180p. 1913.
- Smith, R.J. Possible fossil ostracod (Crustacea) eggs from the Cretaceous of Brazil. **Journal of Micropalaeontology**. (18): 81-87p. 1999.
- Smith, R.J. Morphology and ontogeny of Cretaceous ostracods with preserved appendages from Brazil. **Palaentology**. (43): 63-98p. 2000.
- Soltis, D. E. & Soltis, P. S. *Amborella* not a basal angiosperm? Not so fast. **American Journal of Botany**. V.91. 997-1001p. 2004.
- Soltis, D. E. ; Soltis, P. S.; Chase, M.W. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. **Nature**. V.402. 402-404p. 1999.
- Soltis, D. E. ; Soltis, P. S.; Chase, M.W.; Mort, M.E. & Albach, D. C. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL and aptB sequences. **Botanical Journal of the Linnean Society**. V.133. 381-461p. 2000.
- Soltis, D. E. ; Soltis, P. S.; Endress, P.K. & Chase, M.W. **Phylogeny and Evolution of Angiosperms**. Smithsonian Books. WLAWGington. Sunderland. Sinauer associates Inc. 370p. 2005.
- Soltis, D. E. ; Soltis, P. S.; Mort, M.E. Chase, M.W.; Savolainen, V.; Hoot, S.B. & Morton, C. M. Inferring complex phylogenies using parsimony: An empirical approach using three large DNA data sets for angiosperms. **Syst. Biol.** V.47. 32-42p. 1998.
- Soltis, D.E.; Soltis, P.S. & Zanis, M.J. Phylogeny of seed plants based on evidence from eight genes. **American Journal of Botany**. (89). 1670-1681p. 2002.

- Souza, V.C. & Lorenzi, H.. **Botânica Sistemática: Guia Ilustrado para Identificação das Famílias de Angiospermas da Flora Brasileira, Baseado em APG II.** Instituto Plantarum: Nova Odessa. 640p. 2005.
- Srivastava, S.K. Evolution of Cretaceous phytogeoprovinces, continents and climates. **Review of Palaeobotany and Palynology.** (82). 197-224p. 1994.
- Stefanovic, S.; Rice, D. W. & Palmer, J. D. Long branch attraction, taxon sampling, and the earliest angiosperms: *Amborella* or monocots? **BMC Evol.Biol.** v.4. 2004.
- Stewart, W. N. & Rothwell, G.W. **Paleobotany and the evolution of plants.** Cambridge: Cambridge University Press. 521p. 1993.
- Storer, T. I.; Usinger, R. L.; Stebbins, R. C.; Nybakken, J. W. **Zoologia Geral.** 6ª Edição. Companhia Editora Nacional. São Paulo. 816p. 2000.
- Sucerquia, P.A.R. **Gimnospermas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. São Paulo. 108 pg. 2007.
- Sun,G.; Dilcher, D.L.; Zheng, S. & Zhou, Z. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. **Science.** 282, 1692-1695p. 1998.
- Sun,G.W.; Ji, D.L.; Dilcher, D.; Zheng, K.C. & Nixon, X.W. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family. **Science.** V.296. 899-904p. 2002.
- Takhttajan, A. Neoteny and the origin of flowering plants. *In:* Beck, C.B. (ed). **Origin and the early evolution of angiosperms.** Columbia University Press, New York. P. 207-219. 1976.
- Takhttajan, A. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). **The Botanical Review.** 46:225-359. 1980.
- Tassinari, C. C. G. & Dias Neto, C. M. Tectônica Global. *In:* Teixeira, W. ; Fairchild, T. R.; Toledo, M. C. M. & Taioli, F. (Org). **Decifrando a Terra.** 2ª Edição. Companhia Editora Nacional. Capítulo 3 -78- 107p. 2009.
- Taylor, T. N.; Taylor E. L. & Krings, M. **Paleobotany The Biology and Evolution of Fossil Plants.** Second Edition. Academy Press Elsevier. 1230p. 2009.
- Taylor, T.N & Taylor, E.L **The biology and evolution of fossils plants.** New Jersey: A. Simon & Schuster Company. 982p. 1993.
- Teixeira, C. & Pais, J. **Introdução à Paleobotânica – As Grandes Fases da Evolução dos Vegetais.** 3ª Edição. Livraria Escolar Editora - Lisboa. 210p. 1976.
- Teixeira, C. **Flora Mesozóica Portuguesa.** (Parte I). Direção Geral de Minas e Serviços Geológicos. Serviços Geológicos de Portugal. 118p .1948.
- Teixeira, C. **Flora Mesozóica Portuguesa.** (Parte II). Direção Geral de Minas e Serviços Geológicos. Services Geológicos de Portugal. 31p .1950.
- Thomas, B.A. & Spicer, R. A. **The evolution and palaeobiology of land plants.** London & Sydney: Oregon, Croom Helm. 309p. 1987.

- Tibana, P. & Terra, G.J.S. Sequência Carbonática do Cretáceo da Bacia Potiguar. **Boletim Técnico PETROBRÁS**. 24. (3): 174-183p. 1981.
- Vakhrameev, V. A. Ancient angiosperms and the evolution of the flora in the middle of the Cretaceous period. **Paleontological Journal**. v.15 .n.2. 1-11p. 1981a.
- Vakhrameev, V. A. **Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth**. Cambridge University Press. 318p. 1991.
- Vakhrameev, V. A. Pollen *Classopollis*: indicator of Jurassic and Cretaceous climates. **The Palaeobotanist**. (28). 301-307p. 1981b.
- Vakhrameev, V. A. The climates of the Northern Hemisphere in the Cretaceous in the light of paleobotanical data. **Paleontological Journal**. (12). 143-154p. 1978.
- Vakhrameev, V. A. Main features of global phytogeography in the Jurassic and Early Cretaceous. **Paleontological Journal** .v.9.N.2.247-255p. 1975.
- Vakhrameev, V. A. Mesozoic floras of the Southern Hemisphere and their relationship to the floras of the Northern continents. **Paleontological Journal**. v.6. n.3.409-421p. 1973.
- Valdes, P.J. Warm climates forcing mechanism (1-17p). *In*: Huber, B.; Macleod, K.G. & Wing, S. L. (ed). **Warm climates in earth history**. Cambridge University Press. 445p. 2000.
- Valença, L.M.M.; Neumann, V.H. & Mabesoone, J.M. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlântic. **Acta Geologica**, 1, (3):261-275p. 2003.
- Vasilevskaya, N.D.; Dundo, O.P, & Pavlov, V.V. The discovery of angiosperms in Upper Albian Marine deposits of the Koryak mountains. **Paleontological Journal**.v.9.n.3. 380-384p. 1975.
- Viana, C. F. ;Gama, E.G.Jr.; Simões, A.; Moura, J.À.; Foseca, J.R. & Alves, R.J. Revisão estratigráfica da Bacia Recôncavo/Tucano. **Boletim Técnico da PETROBRÁS**, 146: 157-192p.1971.
- Viana, M.S.S. & Cavalcanti, V. M. M. Faciologia das Formações Missão Velha e Brejo Santo, na região de Missão Velha, Bacia do Araripe, Ceará. *In*: Simp. Geol. Nord. Fortaleza. **Resumo das Comunicações**, Fortaleza. SBG – Núcleo Nordeste. Nº 13. 166-169p. 1989.
- Viana, M.S.S. Um perfil paleoecológico no Membro Crato da Formação Santana. *In*: 2º Simpósio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras. UNESP – Campus de Rio Claro UNESP/IGCE. **Resumos expandidos**. (s/n).1992.
- Viviers, M.C.; Koutsoukos, E.A.M.; Silva-Telles Jr.,A.C. & Bengtson, P. Stratigraphy and biogeographic affinities of the Aptian-Campanian ostracods of the Potiguar and Sergipe basins in northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, 21, 407-455p. 2000.

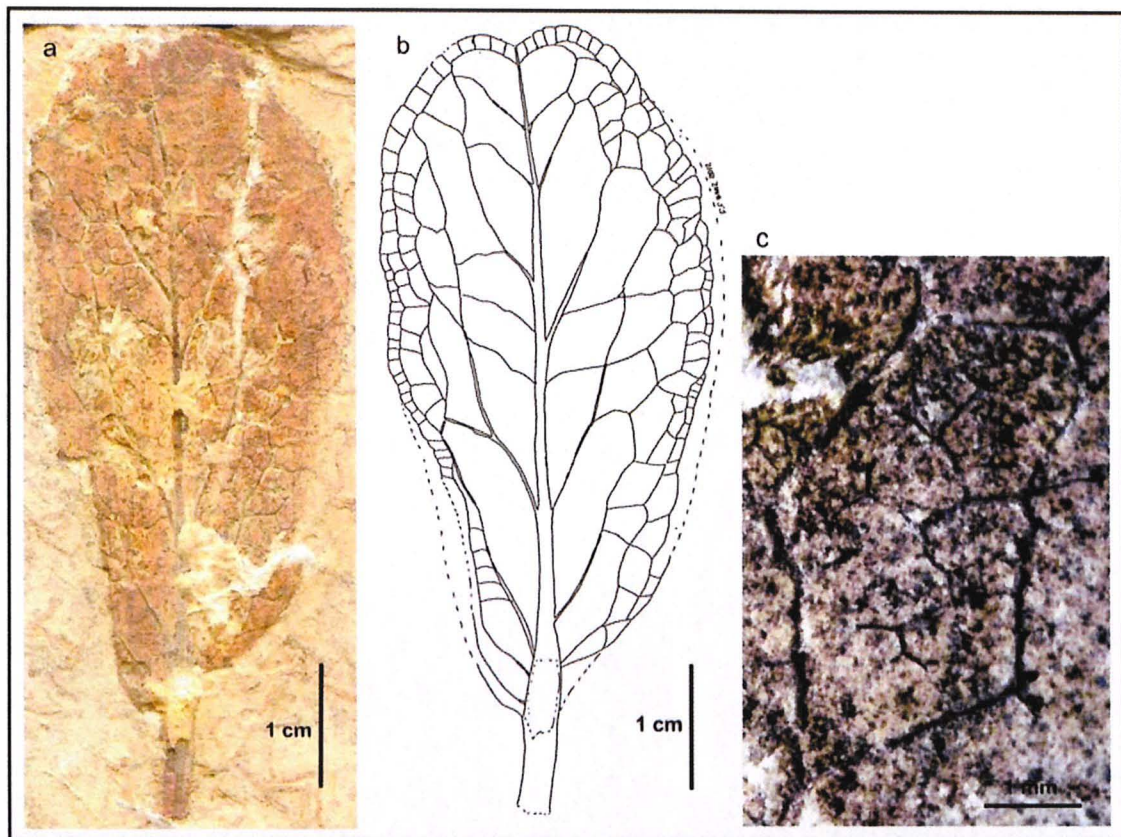
- Wang, H. & Dilcher, D. Aquatic Angiosperms from the Dakota Formation (Albian, Lower Cretaceous), Hoisington III Locality, Kansas, USA. **International Journal of Plant Sciences**. 167(2): 385-401p. 2006.
- Wappler, T. & Ben-Dove, Y. 2008. Preservation of armoured scale insects on angiosperm leaves from the Eocene of Germany. **Acta Palaeontologica Polonica**. 53 (4): 627-634.
- Wegierek, P. Cretaceous Aphid of the family canadaphidae (Hemiptera Aphidomorpha). **Paleontological Journal**. V.25. n.2. 142-145p. 1991.
- Wiemann, M.C.; Manchester, S.R.; Dilcher, D.L.; Hinojosa, L.F. & Wheeler, E.A. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. **American Journal of Botany**. 85(12): 1796-1802p. 1998.
- Wikström, N.; Savolainen, V. & Chase, M.W. Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree. **Proceedings of the Royal Society of America**. 2001.
- Willis, K. J. & McElwain, J. C. **The Evolution of Plants**. New York; Oxford University Press. 378p. 2002.
- Wu, S.; Duan, S.; Mohr, B. ; Pedersen, K.R. & Friis, E. M. Early Cretaceous diversity of Gnetales: macro- and mesofossil evidence from China, Brazil, and Portugal. *In*: The Sixth Conference of the International Organization of Palaeobotany, Qinhuangdao, China. **Abstract**. 37-38p. 2000.
- Zanis, M.J.; Soltis, D.E.; Soltis, P.; Mathews, S. S. & Donoghue, M.J. The root of angiosperms revisited. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. U.S.A. V.99. 6848-6853p. 2002.
- Zhamoyda, A.I. & Lepekhina, V.G. Little-investigated groups of ancient plants and invertebrates as potential reserve of paleontology. **Paleontological Journal**. v.8.n.3. 285-290p. 1974.
- Zuquim, G.; Costa, F.R.C.; Prado, J. & Tuomisto, H. **Guide to the ferns and lycophytes of Rebio Uatumã: Central Amazonia**. 315 p. 2008.

PRANCHA I

Espécie GP3E 6048 - Morfotipo Foliar I

- a) Folha isolada, micrófila, com pecíolo bem desenvolvido e marginal
- b) Esquema da arquitetura foliar
- c) Esquema da arquitetura foliar ressaltando a venação tipo broquidodroma festonada

PRANCHA I

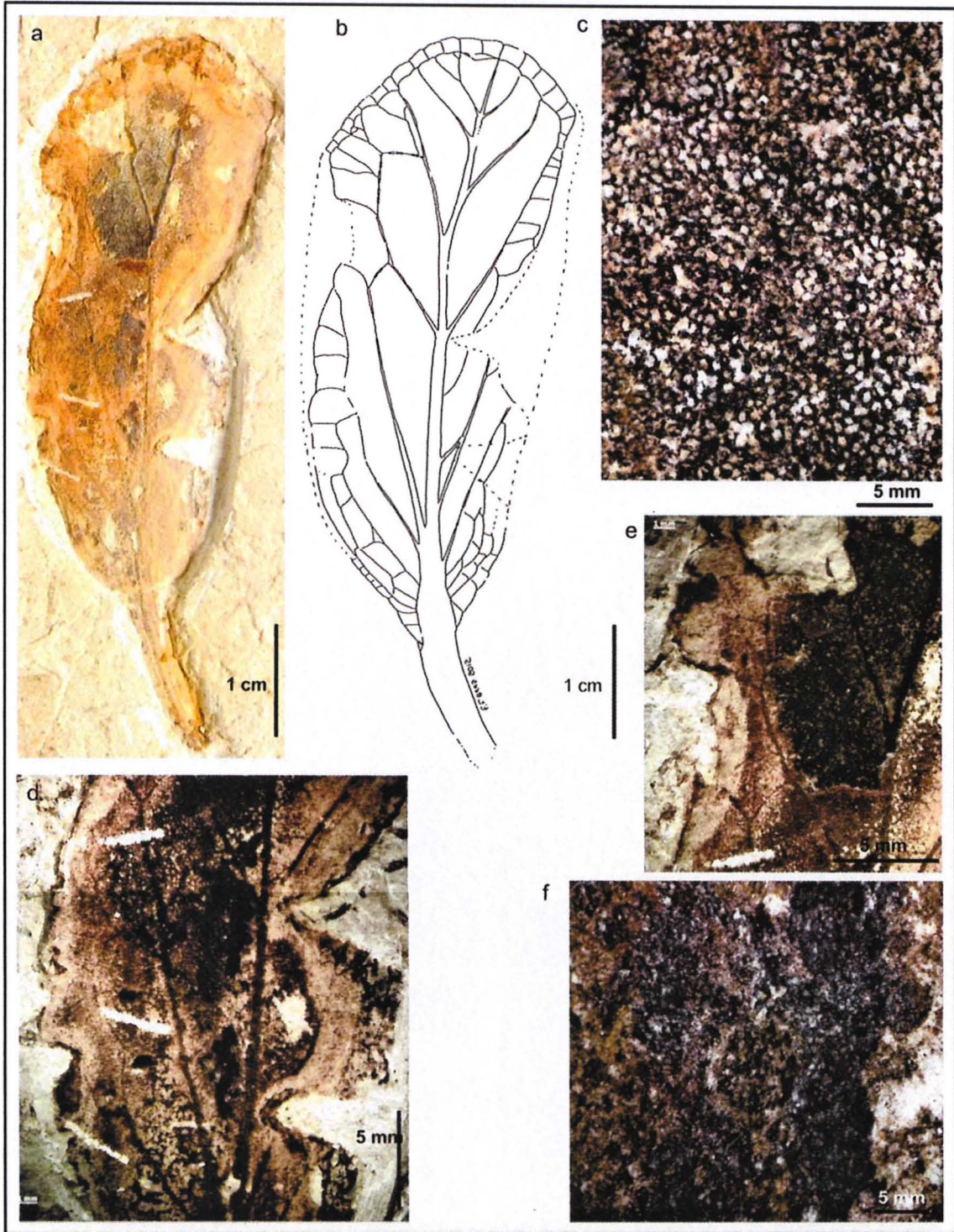


PRANCHA II

Espécime DNPM Crato 13 - Morfotipo Foliar I

- a) Folha isolada
- b) Esquema da arquitetura foliar e detalhe de preservação
- c) Detalhe do tecido foliar com estômatos
- d) Detalhe de estruturas de interação inseto-planta interpretada como de alimentação marginal
- e) Detalhe de preservação do tecido com estrutura de alimentação marginal
- f) Estrutura de interação inseto-planta interpretada como galha com forma circular

PRANCHA II



PRANCHA III

Espécime DNPM Crato 14 - Morfotipo Foliar I

- a) Folha isolada, micrófila, sem ápice e base preservados

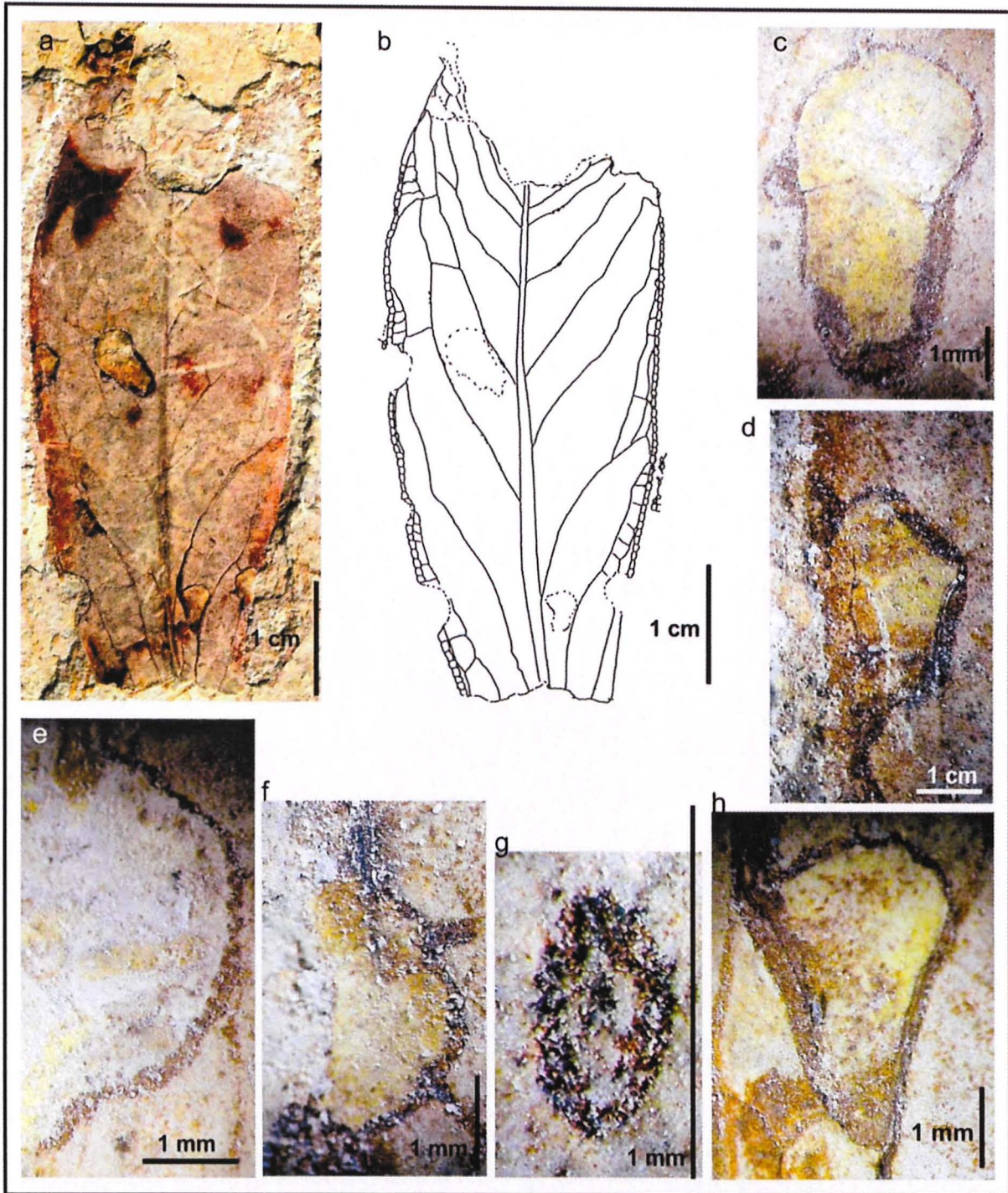
- b) Esquema da arquitetura foliar: venação pinada, secundária festonada broquidódroma, com “loops” nas vênulas marginais

- c-f) Detalhe de estrutura de interação inseto-planta interpretada como de alimentação marginal

- g) Possível oviposição

- h) Estrutura de alimentação sobre lâmina foliar: marcas de alimentação marginais e inferiores

PRANCHA III



PRANCHA IV

Espécime completo GP3E 2437 de *Pluricarpelatia peltata* (parátipo da espécie) - Morfotipo Foliar II

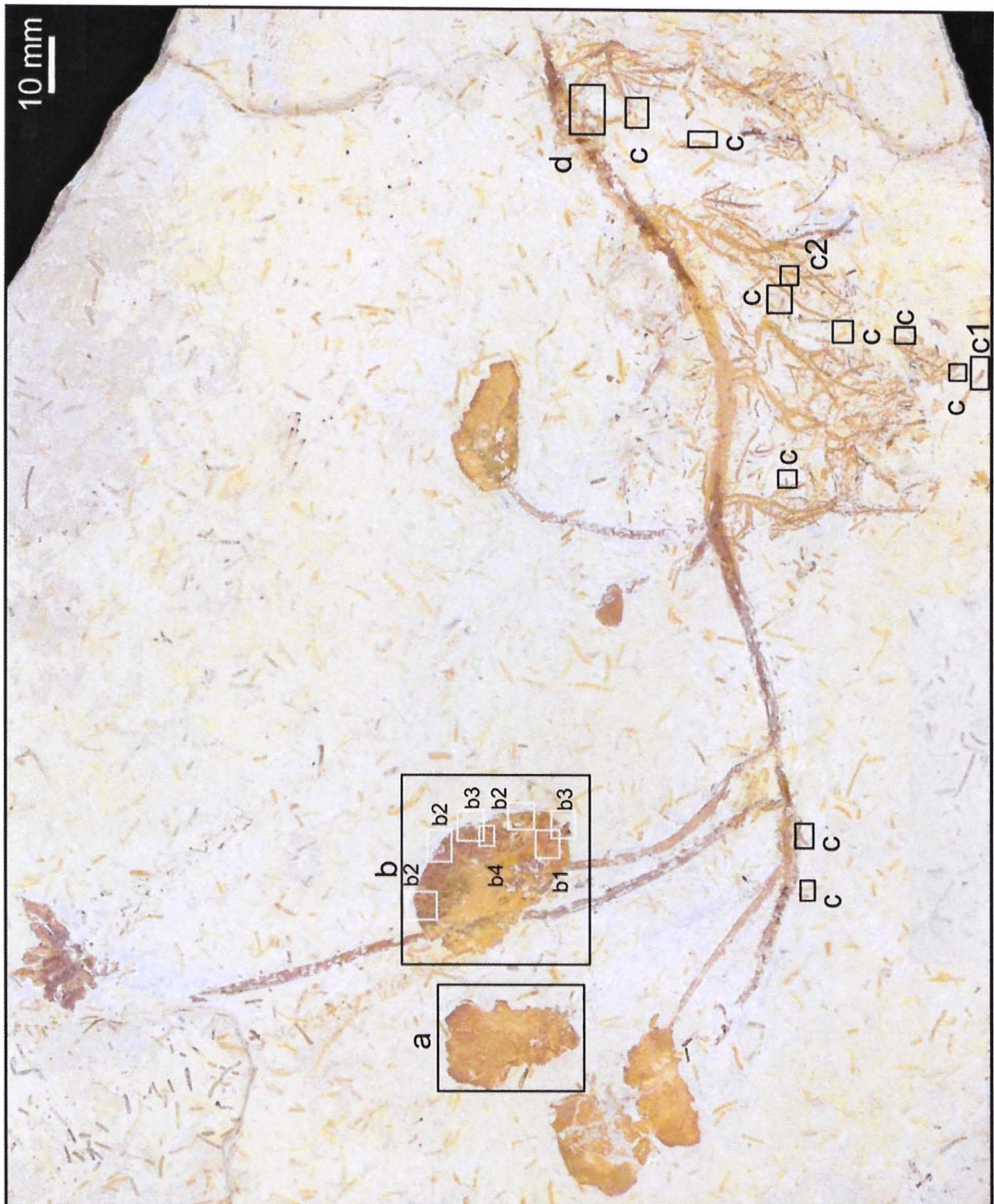
a) Localização da folha A

b) Localização da folha B

c) Localização de larvas

d) Nódulos nas raízes

PRANCHA IV



PRANCHA V

Detalhes das folhas pertencentes ao espécime GP3E 2437 de *Pluricarpelatia peltata* (parátipo da espécie) - Morfotipo Foliar II

a) Folha a

a1) marcas de alimentação marginal

a2) marcas de alimentação marginal

b) Folha b

b1) mesófilo lacunoso

b2) Estrutura de perfuração e sucção

b3) Galha DT52

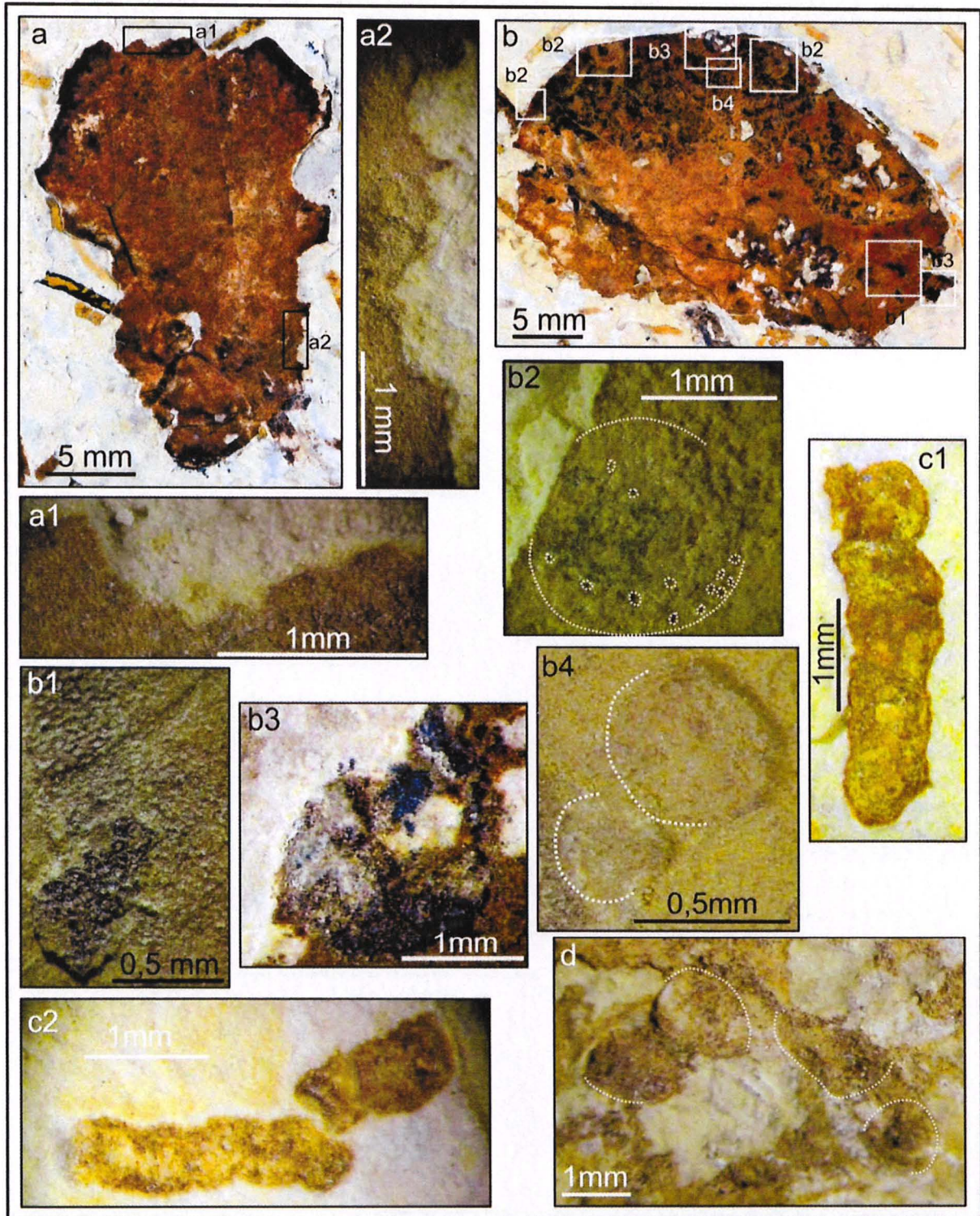
b4) Galha DT18

c1) Larvas

c2) Larvas

d) Nódulos esféricos a elipsoides

PRANCHA V



PRANCHA VI

Espécime GP3E 7553 - Morfotipo Foliar II

a) Folha isolada ninfealeana GP3E 7553a

a1) Detalhe de localização da Mina

b) Esquema da arquitetura foliar com área pontilhada indicando possível deterioração marginal

c) Detalhe de estrutura de interação inseto-planta interpretada como oviposição e galhas

c1) Galha DT80

c2) Oviposição DT72

c3) Detalhe ressaltando concentração de oviposição e galhas

d) Folha Isolada Ninfealena GP3E 7553b

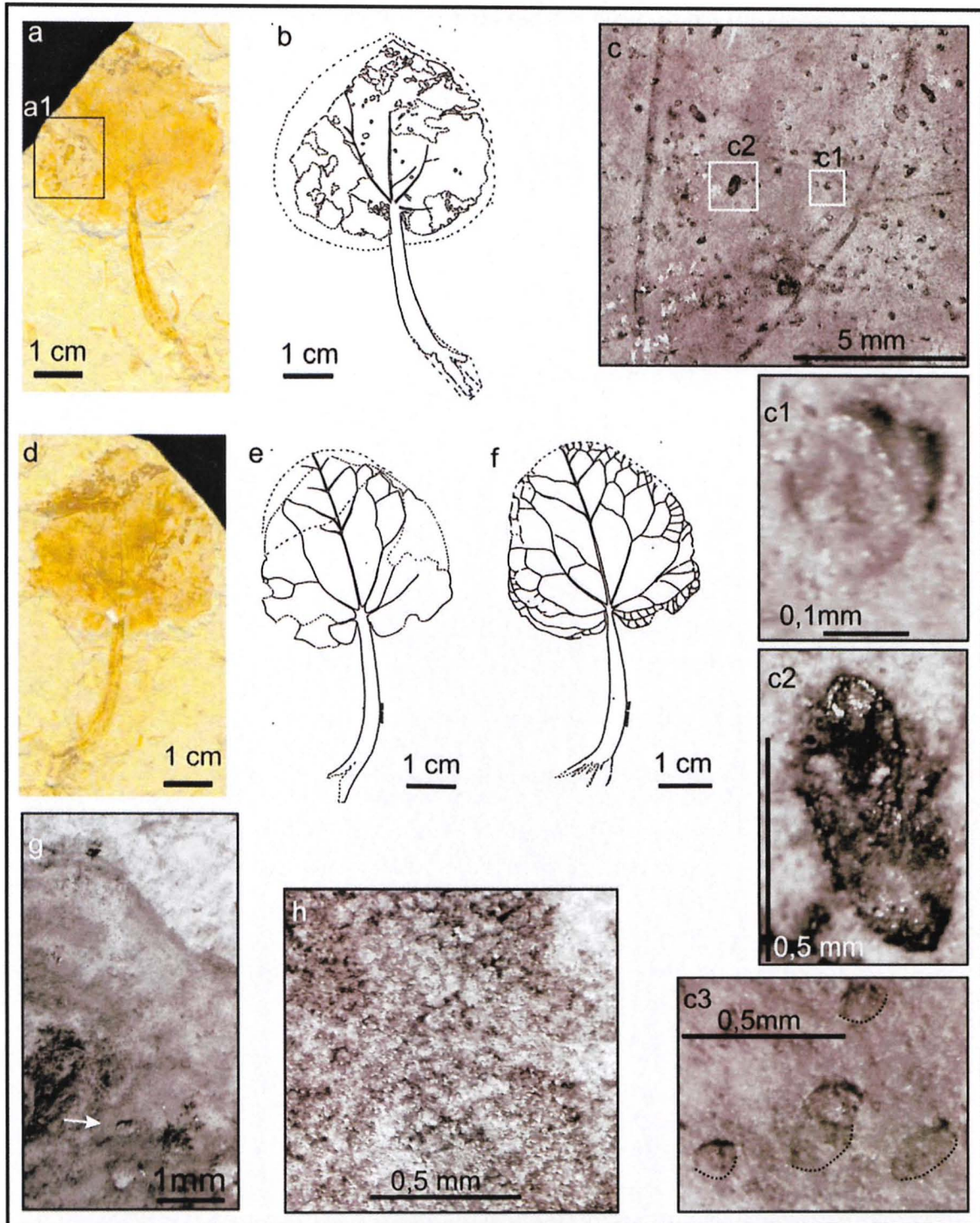
e) Esquema da arquitetura foliar com área pontilhada indicando possível detereorização marginal

f) Esquema completo da arquitetura foliar

g) Margem deteriorada com seta indicando estrutura de perfurações tróficas

h) Detalhe de preservação de tecido foliar

PRANCHA VI



PRANCHA VII

Espécie GP3E 7481 - Morfotipo Foliar II

a) Folha isolada ninfealeana com localização de estruturas de interação inseto-planta numeradas de 1-8

1) Detalhe com fragmento de mina

2) Esquema e localização da mina na margem foliar ressaltando detalhes da arquitetura foliar

3) Mina completa localizada na superfície da lâmina foliar, ressaltando a extensão e largura do túnel onde a extremidade mais fina indica a entrada da larva e a extremidade mais larga do túnel indica a saída da larva

4) Superfície de alimentação

5) Superfície de alimentação

6) Galhas DT80

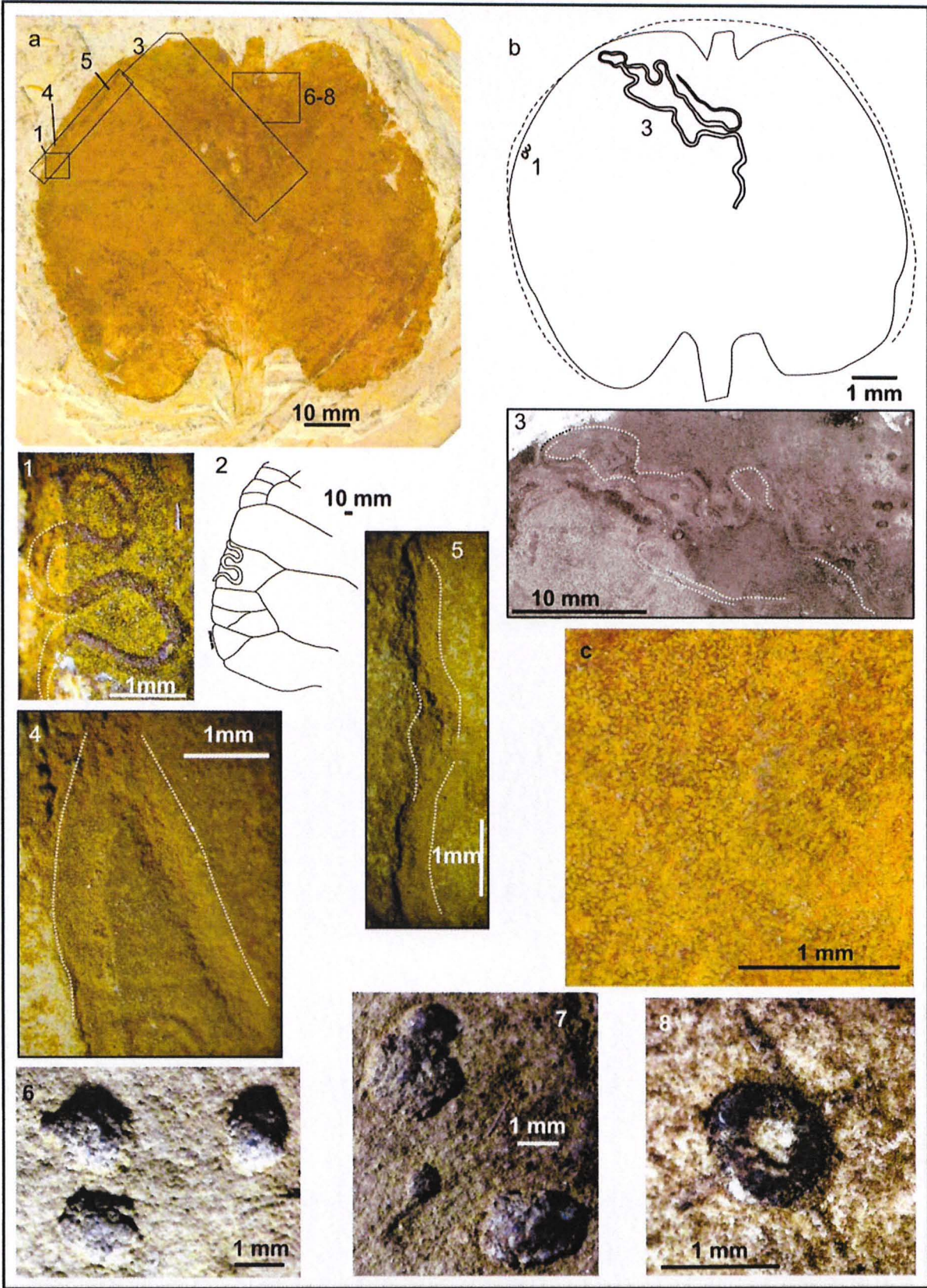
7) Galhas DT80

8) Galhas DT116

b) Esquema foliar com reconstituição das margens e ápice com esquema de localização das minas 1-3

c) Detalhe do mesófilo foliar

PRANCHA VII

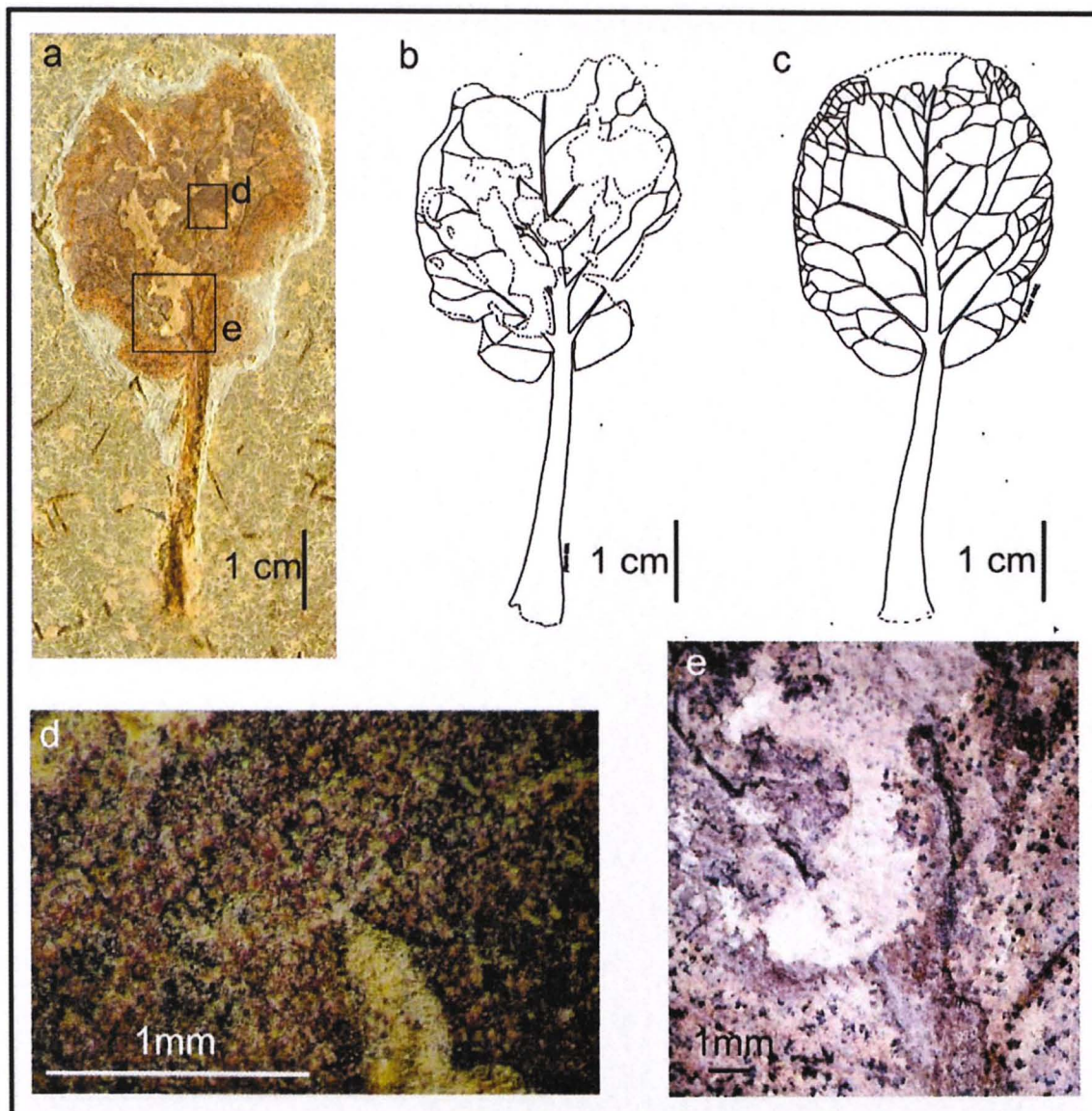


PRANCHA VIII

Espécime MPSC PL 637 - Morfotipo Foliar II

- a) Folha isolada com localização de perfurações tróficas e de tecido foliar
- b) Esquema foliar ressaltando deterioração marginal e perfurações tróficas
- c) Esquema de arquitetura foliar
- d) Detalhe de preservação do mesófilo foliar
- e) Perfurações tróficas polilobadas

PRANCHA VIII



PRANCHA IX

Espécime GP3E 6049 - Morfotipo Foliar III

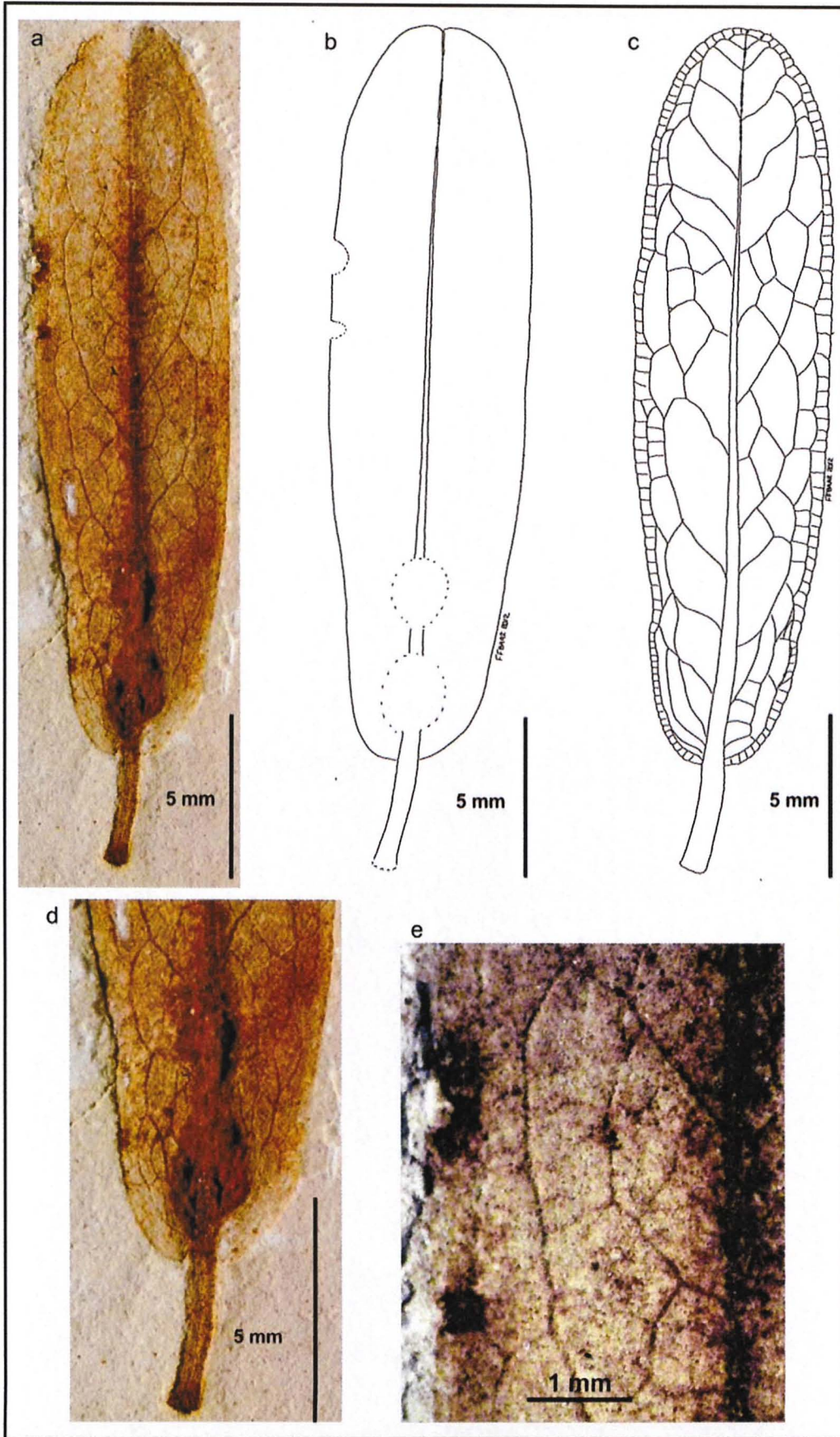
- a) Folha isolada nanófila

- b) Esquema da arquitetura foliar ressaltando a localização de danos de interação inseto-planta com alimentação marginal e duas galhas na base foliar, sobre a veia principal
- c) Esquema da arquitetura foliar

- d) Detalhe da base foliar com duas galhas

- e) Detalhe da arquitetura foliar ressaltando a venação tipo broquidódroma reticulada

PRANCHA IX

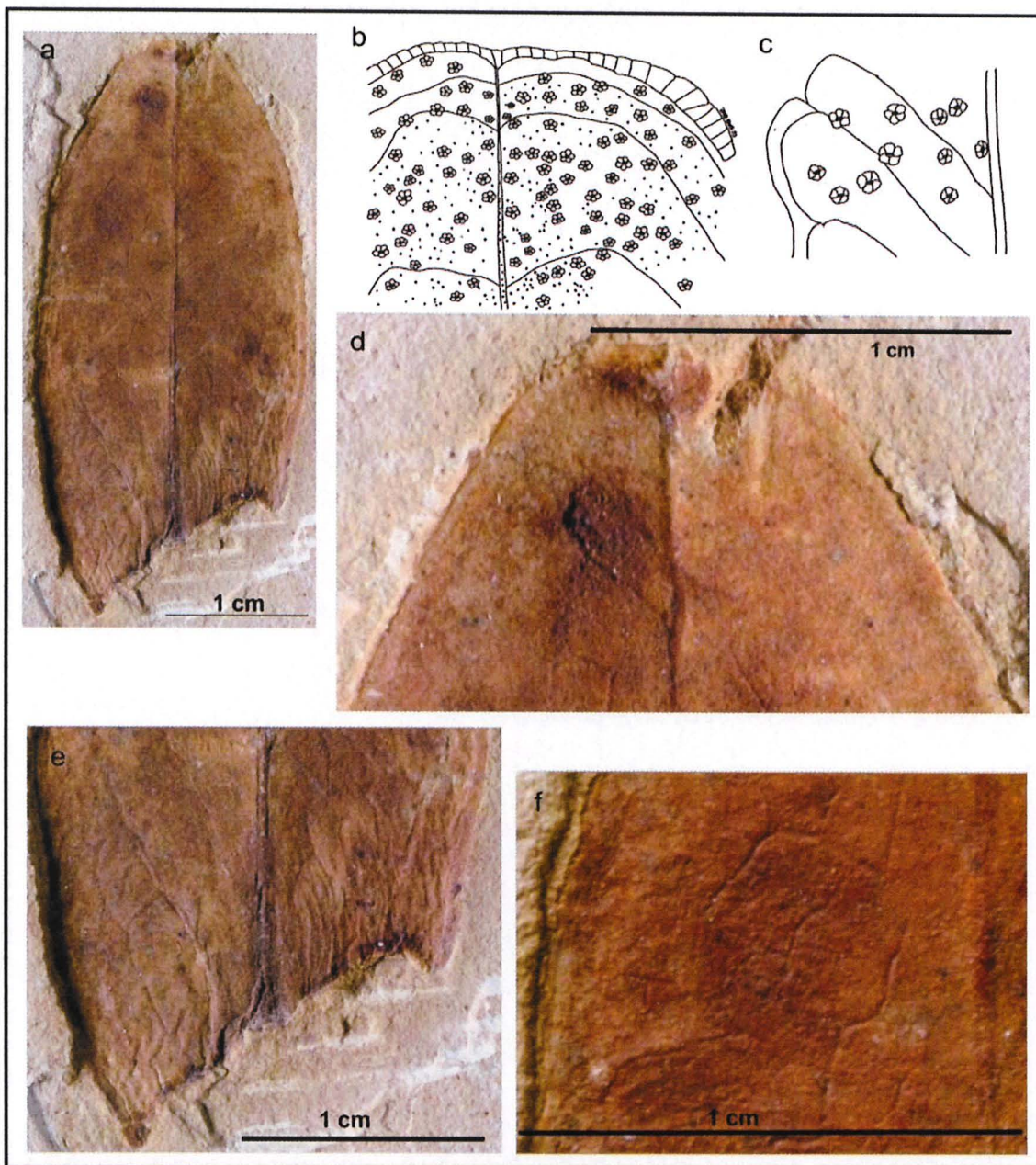


PRANCHA X

Espécime 3277Pb - Morfotipo Foliar III

- a) Folha isolada com base fragmentada
- b) Esquema de distribuição de estômatos no ápice
- c) Detalhe de estômatos do tipo actinocítico
- d) Detalhe do ápice
- e) Detalhe da base foliar fragmentada e com enrugamento e borda com coloração escura de cicatrização
- f) Detalhe parcial da arquitetura foliar ressaltando a venação tipo broquidódroma reticulada

PRANCHA X



PRANCHA XI

Espécime DNPM MC28 - Morfotipo Foliar IV

a) Folha isolada

b) Detalhe da arquitetura foliar

PRANCHA XI



PRANCHA XII

Espécime GP3E 6050 - Morfotipo Foliar V

a) Folha isolada

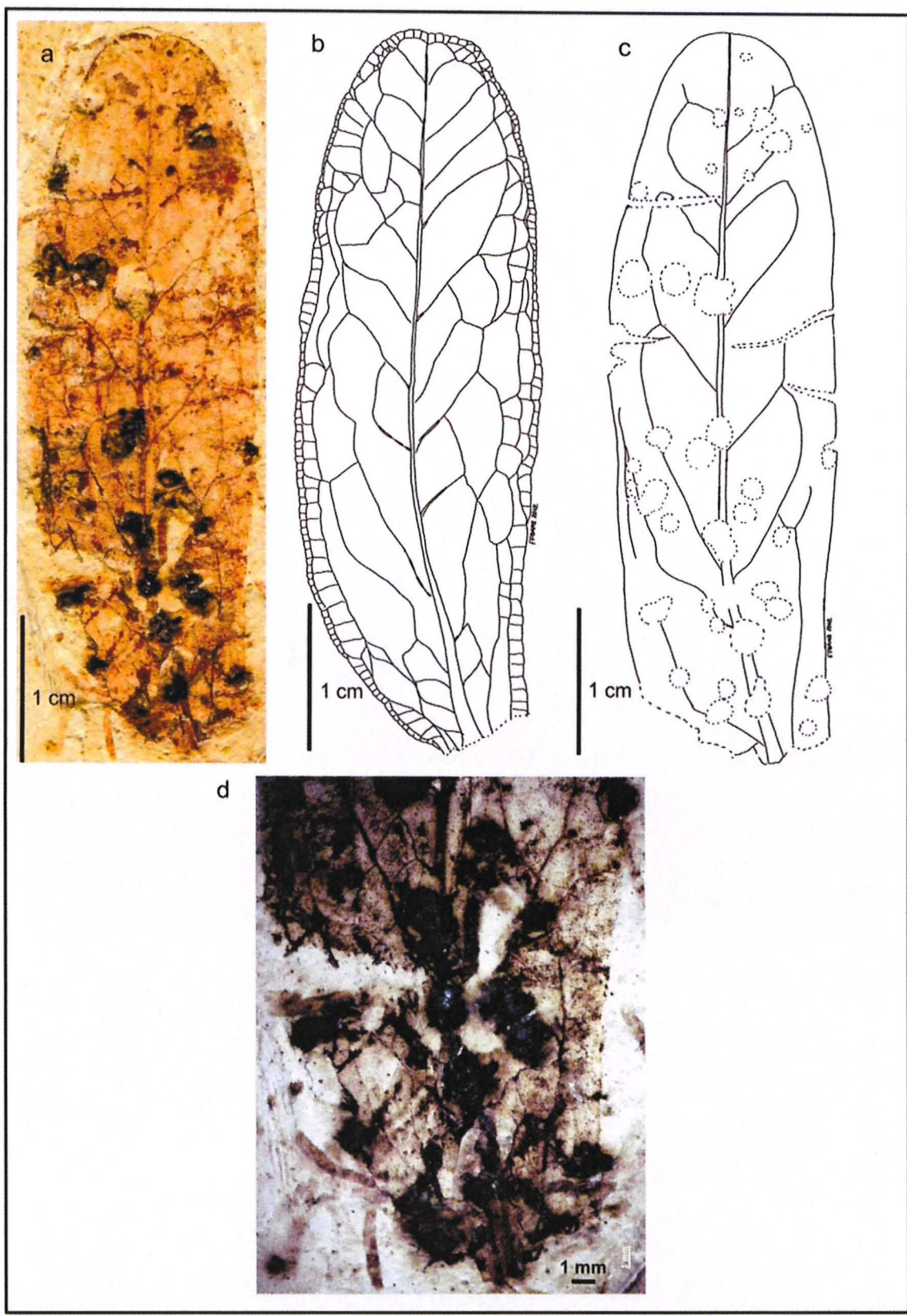
b) Detalhe da arquitetura foliar

c) Detalhe da preservação do espécime ressaltando cortes nas laterais não relacionados a interação inseto-planta

d) Detalhe de interação inseto-planta descritas como galhas incarbonizadas distribuídas aleatoriamente sobre a lâmina foliar

e) Detalhe da base foliar fragmentada

PRANCHA XII

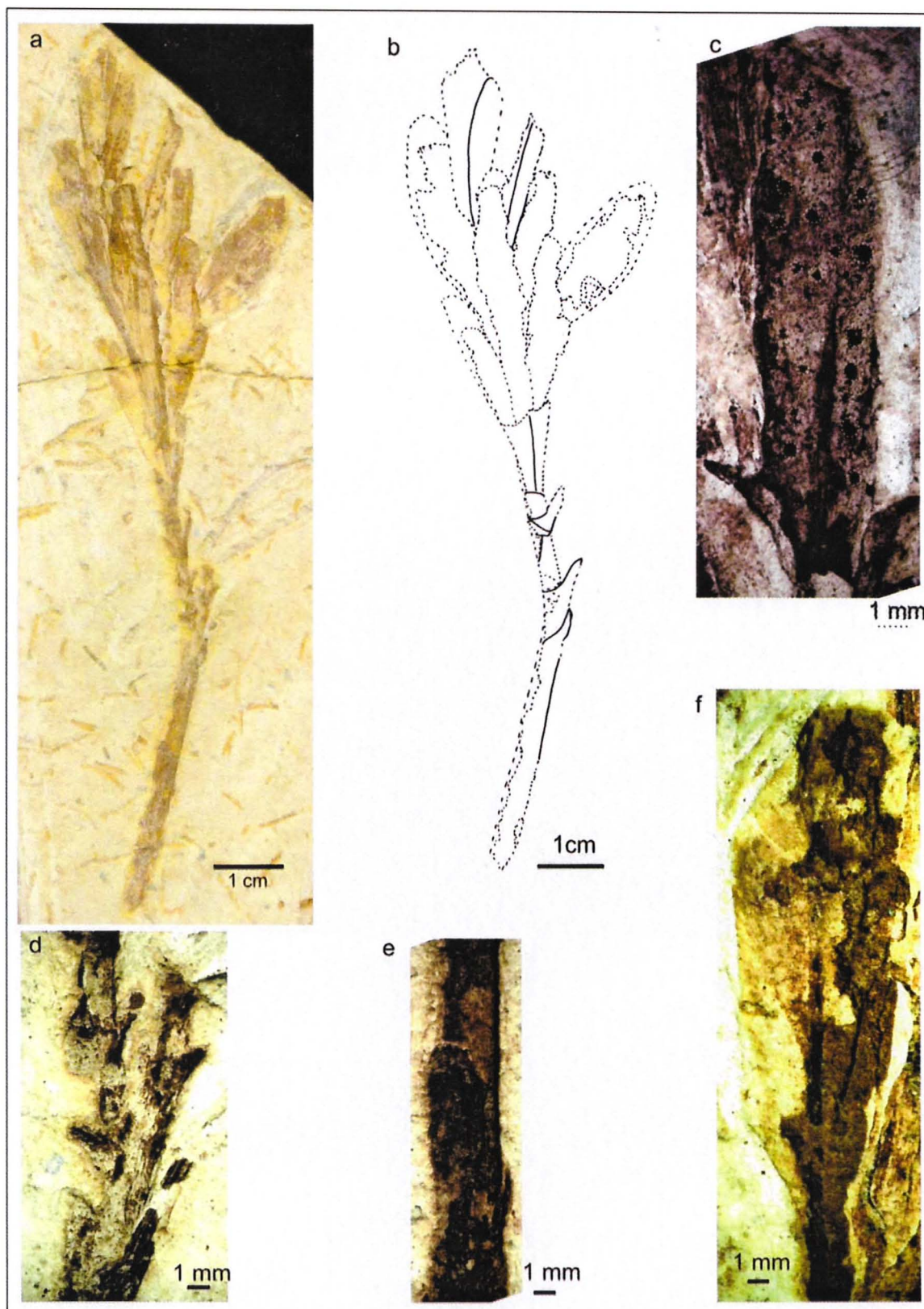


PRANCHA XIII

Espécime GP3E 6044 - Morfotipo Foliar IV

- a) Espécime completo
- b) Esquema do espécime
- c) Detalhe da parte abaxial foliar com destaque para estruturas semelhantes a soros
- d) Detalhes da inserção foliar
- e) Detalhe da arquitetura foliar

PRANCHA XIII

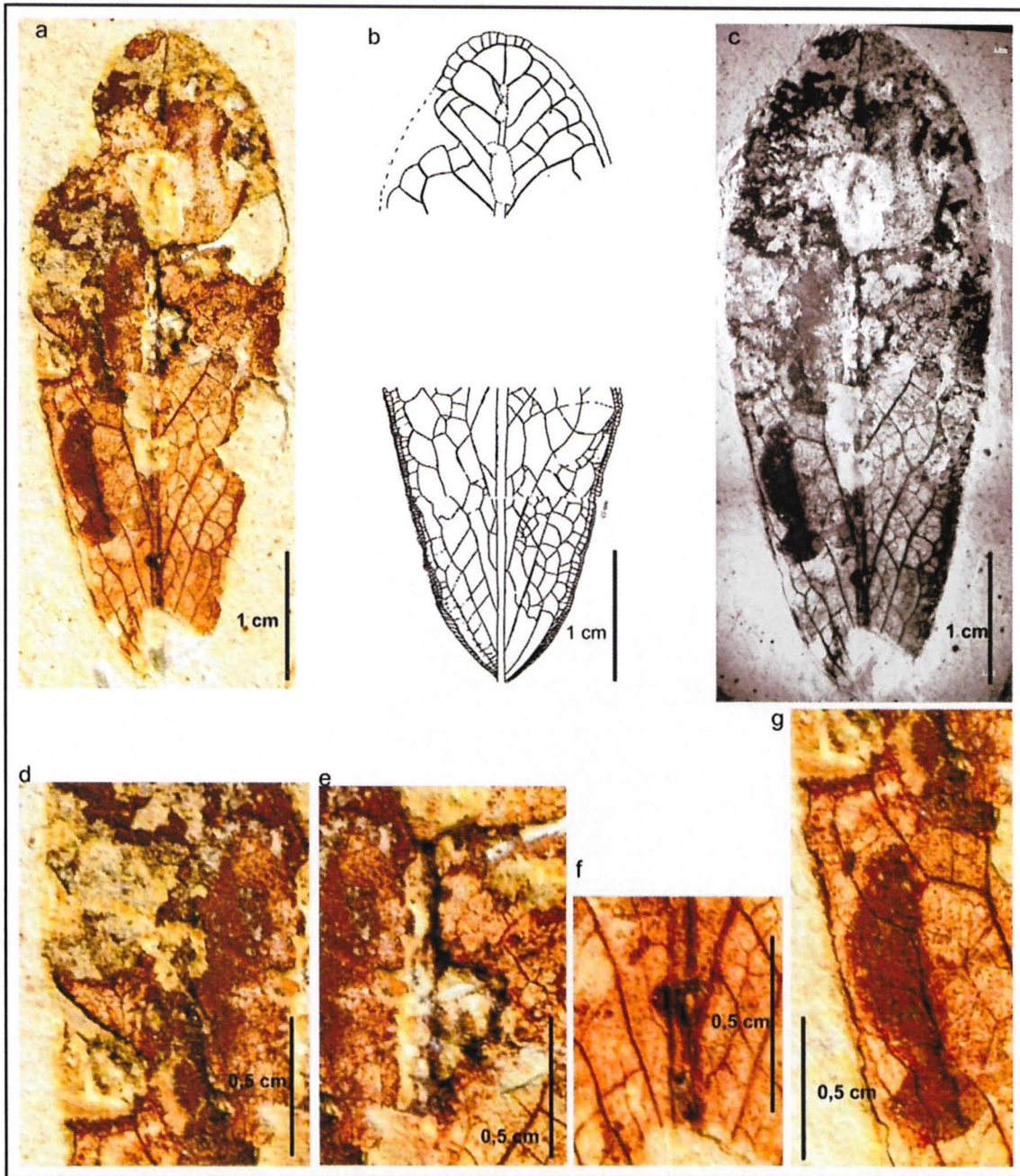


PRANCHA XIV

Espécime CPCA 3522a - Morfotipo Foliar VI

- a) Folha isolada
- b) Detalhe da arquitetura foliar
- c) Detalhe da folha após limpeza do ápice
- d) Detalhe de estrutura de interação inseto-planta interpretada como de alimentação marginal.
- e) Detalhe de alimentação marginal
- f) Detalhe de estruturas de interação inseto-planta interpretadas como galhas
- g) Detalhe ressaltando a presença de tecido necrosado

PRANCHA XIV

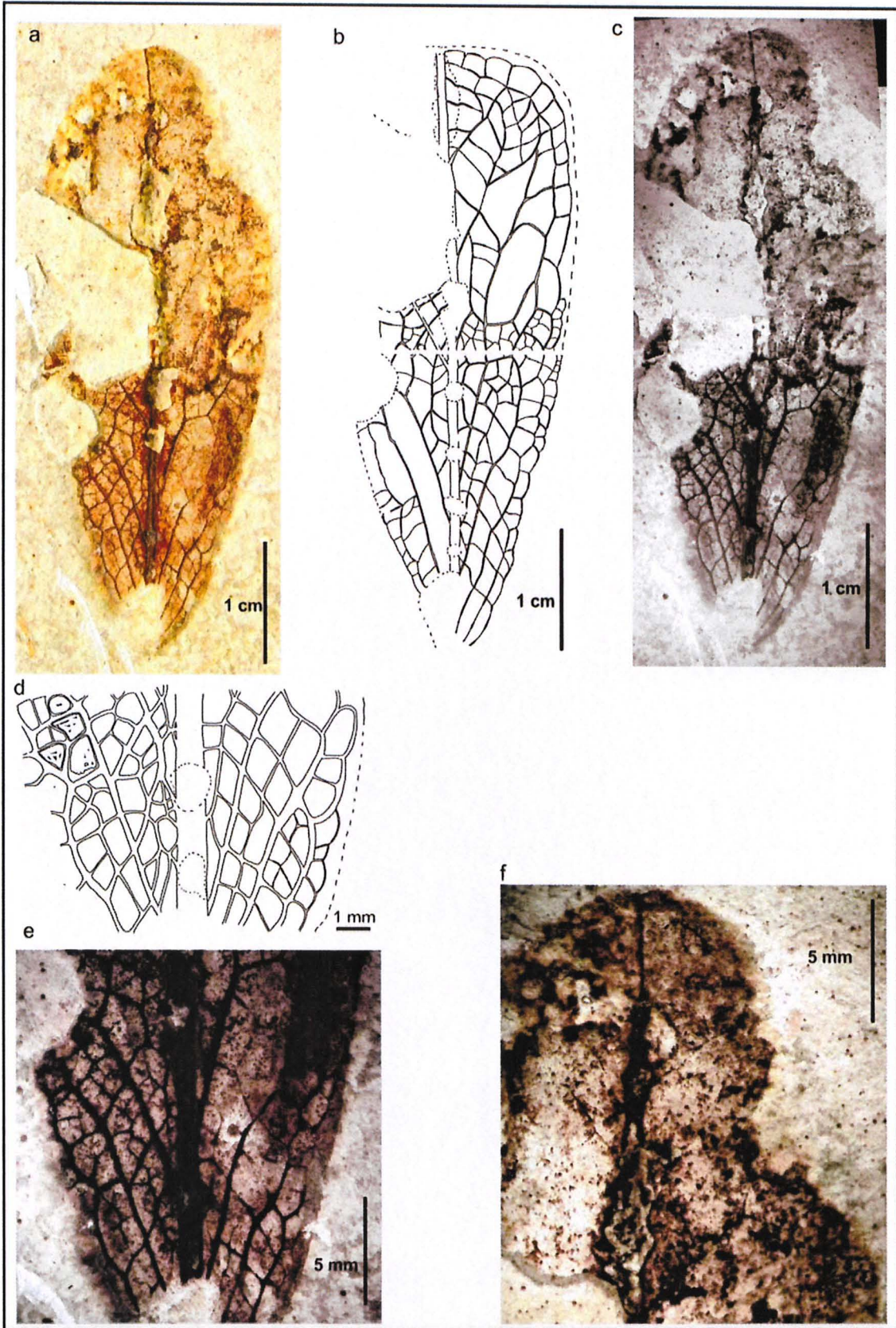


PRANCHA XV

Espécime 3522b - Morfotipo Foliar VI

- a) Folha isolada contra-impressão
- b) Esquema da arquitetura foliar
- c) Detalhe da estrutura foliar após limpeza
- d) Detalhe de esquema com localização de galhas sobre a venação principal
- e) Detalhe da base foliar com a presença de duas galhas sobre a venação principal
- f) Detalhe do ápice foliar com a presença de duas galhas sobre a venação principal

PRANCHA XV



PRANCHA XVI

Espécime GP3E 7533

a) Folha isolada

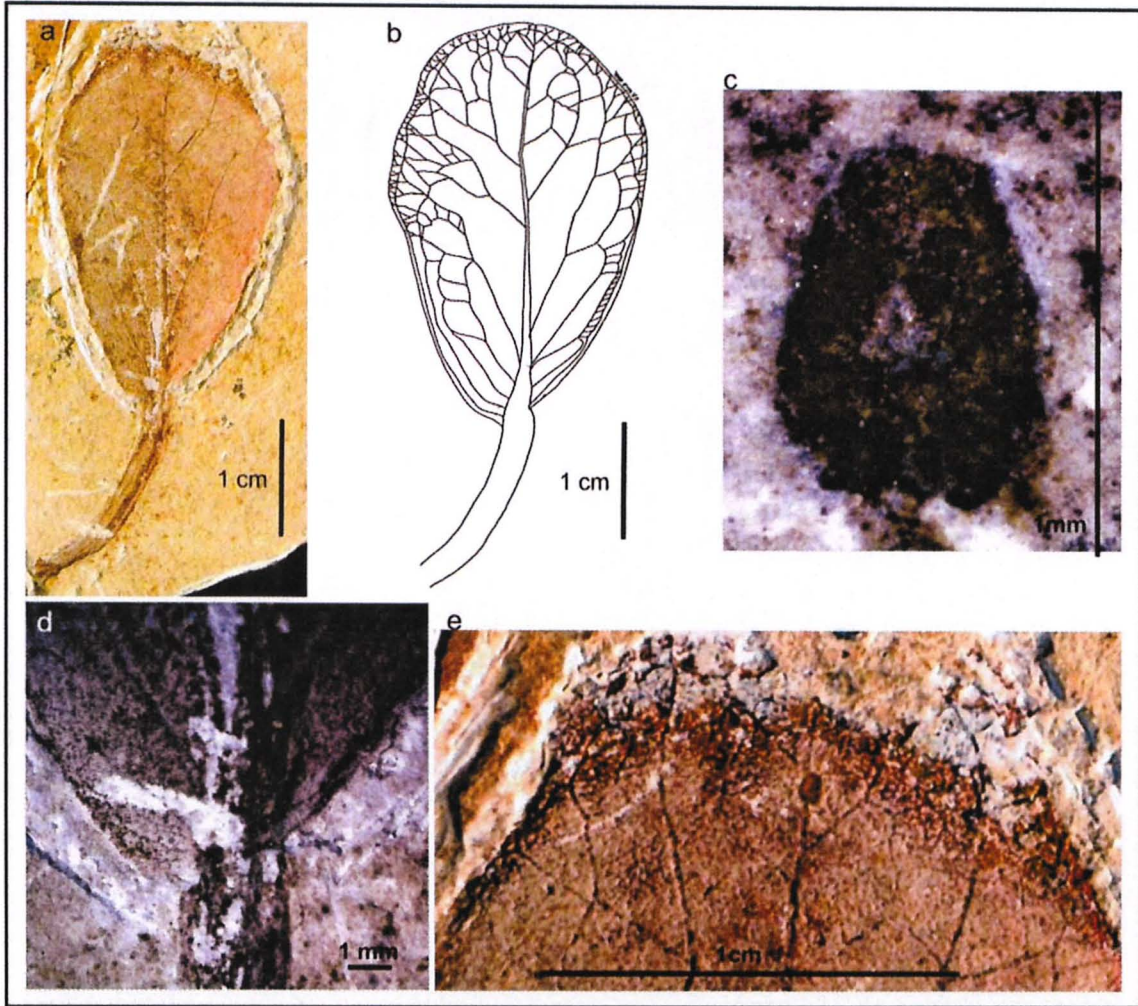
b) Esquema da arquitetura foliar

c) Detalhe de estrutura de interação inseto-planta interpretada como galha

d) Detalhe da base foliar com pecíolo

e) Detalhe do ápice foliar com localização da galha tipo DT117

PRANCHA XVI



PRANCHA XVII

Espécime GP3E 7482

a) Espécime completo ressaltando 1-4 locais da retirada de fragmentos do espécime para observação em MEV

b) Detalhe das folhas com melhor preservação

c) Esquema de arquitetura foliar da figura b

d) Detalhe da flor associada a ramo

PRANCHA XVII



PRANCHA XVIII

Imagem de MEV, IGc-USP, de fragmentos de folha do exemplar GP/3E 7482 (Prancha XXII - 1). Detector QBSD: imagem feita com detector retroespalhado. SE1: imagem feita com detector: retroexpandido.

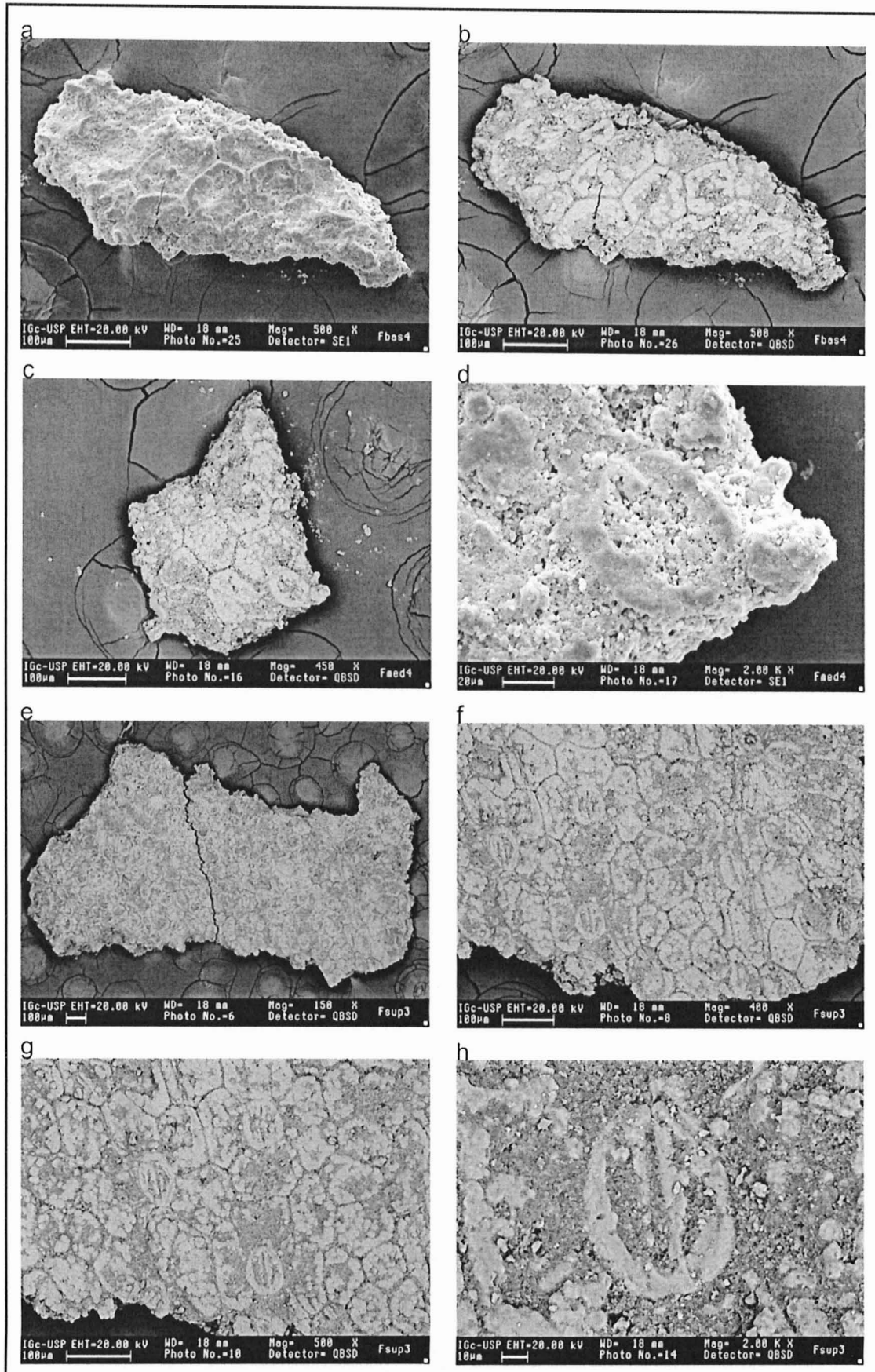
a-c) imagem geral de fragmentos de folha.

d) detalhe de estômato da imagem c.

e) imagem geral de fragmento de folha.

f-h) detalhe do tecido e estômatos do fragmento de folha da imagem e.

PRANCHA XVIII



PRANCHA XIX

Imagem de MEV, IGc-USP, de fragmentos do eixo principal do exemplar GP/3E 7382 (Prancha XXII - 2). Detector QBSD: imagem feita com detector retroespalhado. SE1: imagem feita com detector: retroexpandido.

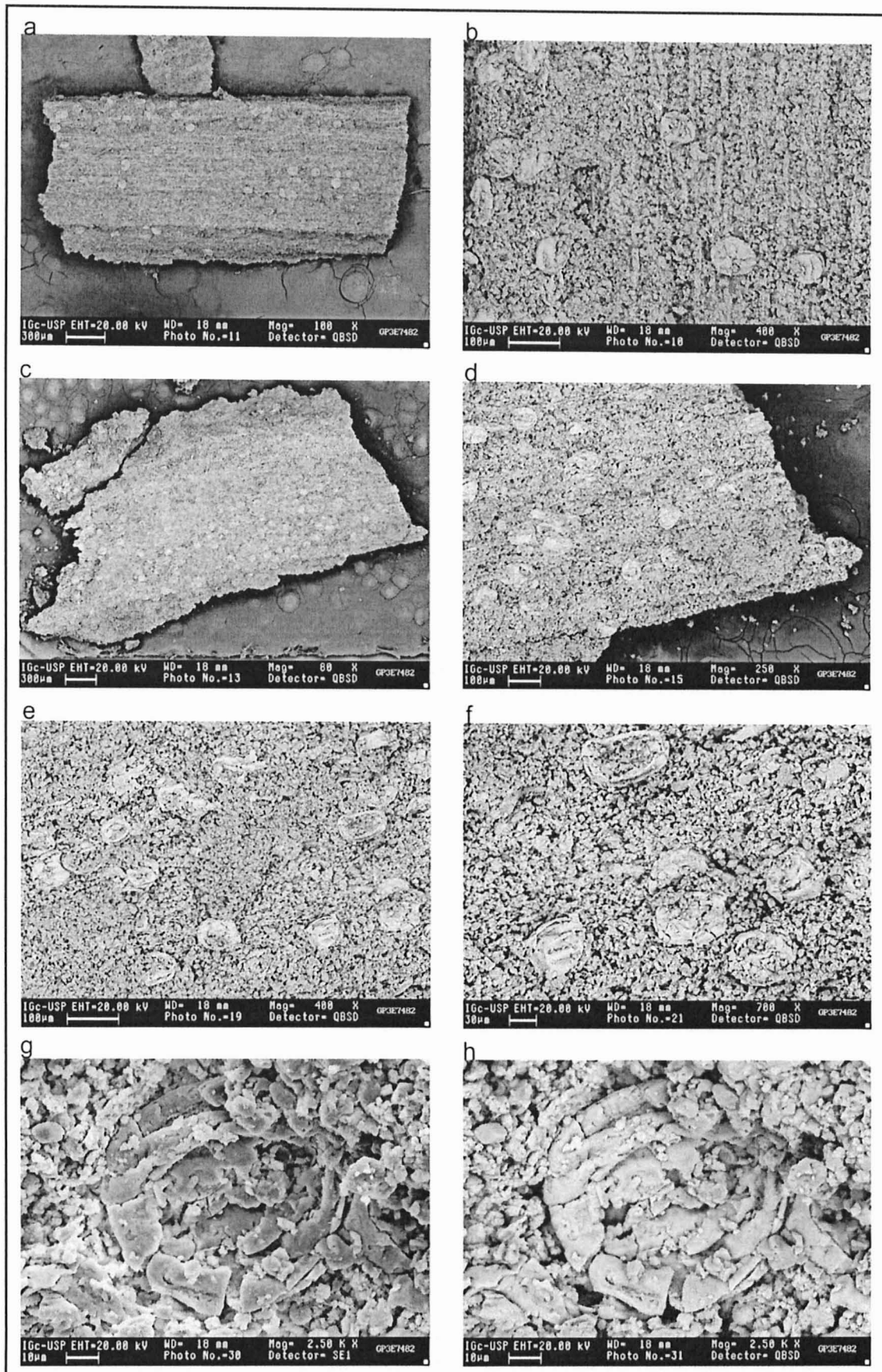
a) fragmento do eixo principal.

b) detalhe dos estômatos e tecido do fragmento do eixo principal da imagem a.

c) fragmento do eixo principal.

d-h) detalhe dos estômatos e tecido do fragmento do eixo principal da imagem c.

PRANCHA XIX



PRANCHA XX

Imagem de MEV, IGc-USP, de fragmentos do eixo principal do exemplar GP/3E 7382 (Prancha XXII - 2). Detector QBSD: imagem feita com detector retroespalhado. SE1: imagem feita com detector: retroexpandido.

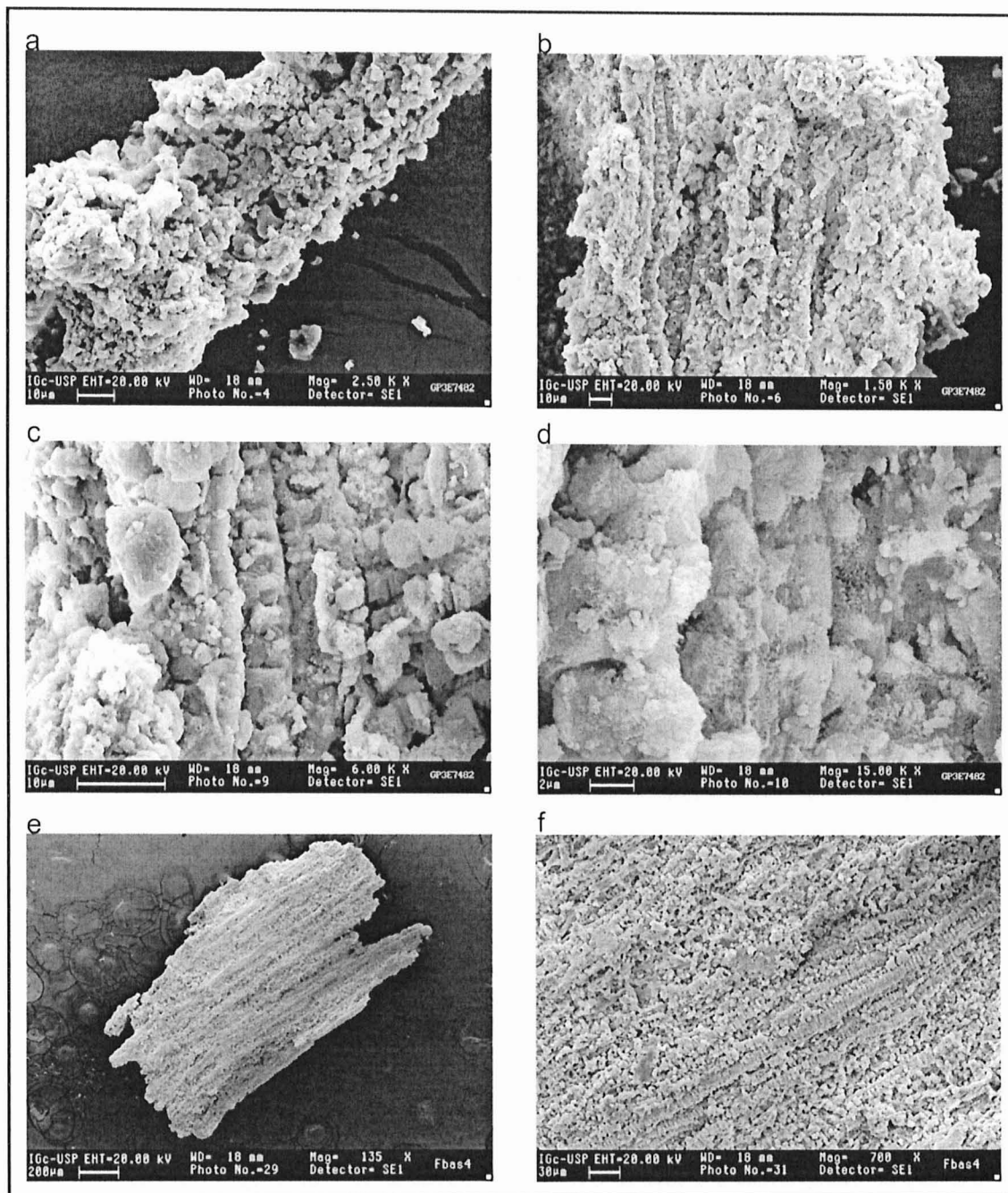
- a) imagem geral do fragmento do eixo principal.

- b-d) detalhe das pontuações dos traqueídes do fragmento do eixo principal da imagem a.

- d) imagem geral do fragmento do eixo principal com pontuações dos traqueídes.

- e) detalhe das pontuações dos traqueídes do fragmento do eixo principal da imagem d.

PRANCHA XX



PRANCHA XXI

Imagem de MEV, IGc-USP, de fragmentos do caule do exemplar GP/3E 7382 (Prancha XXII – 3-4). Detector QBSD: imagem feita com detector retroespalhado. SE1: imagem feita com detector: retroexpandido.

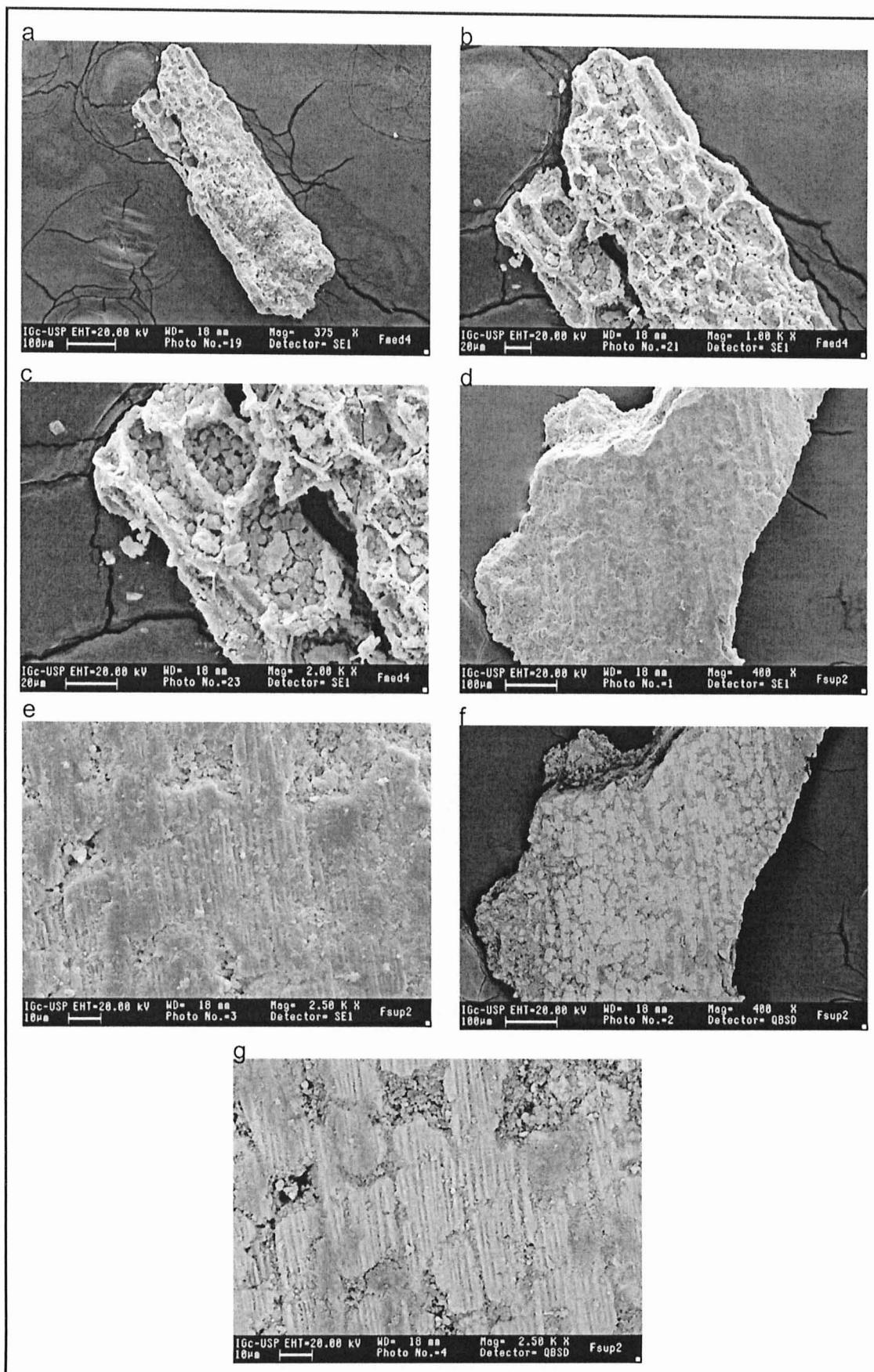
a) imagem geral da face interna do fragmento do caule.

b-c) detalhes dos espaços deixados pela presença dos traqueídes do fragmento da face interna do caule da imagem a.

d) imagem geral da face externa de fragmento do caule.

e-g) detalhe das paredes dos traqueídes do fragmento da face externa do caule da imagem d.

PRANCHA XXI

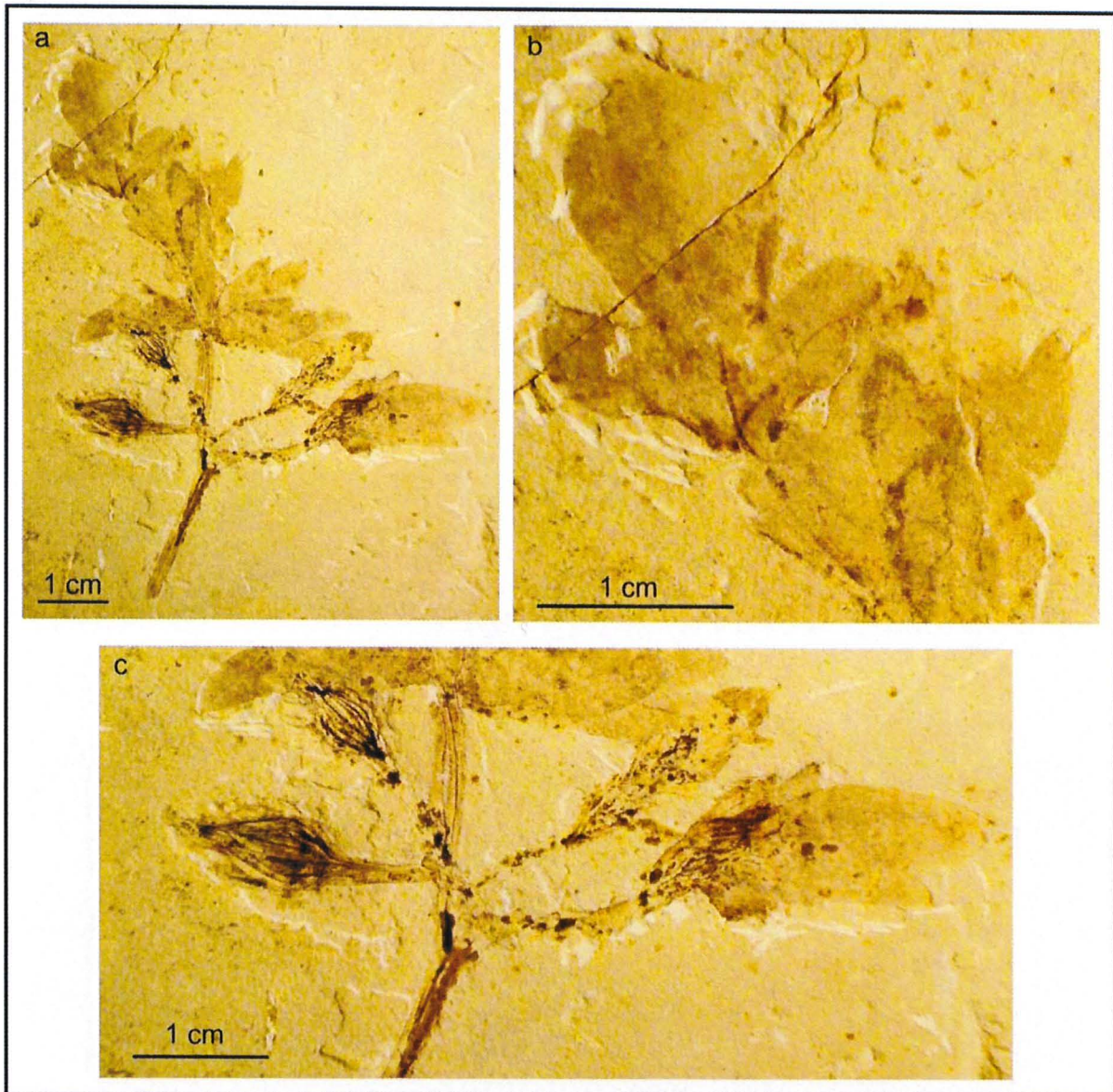


PRANCHA XXII

Espécime GPT3 2321 – *Araripia Florífera* - Morfotipo Foliar IX

- a) Espécime completo
- b) Detalhe da folha lobada
- c) Detalhe de botões florais

PRANCHA XXII



PRANCHA XXIII

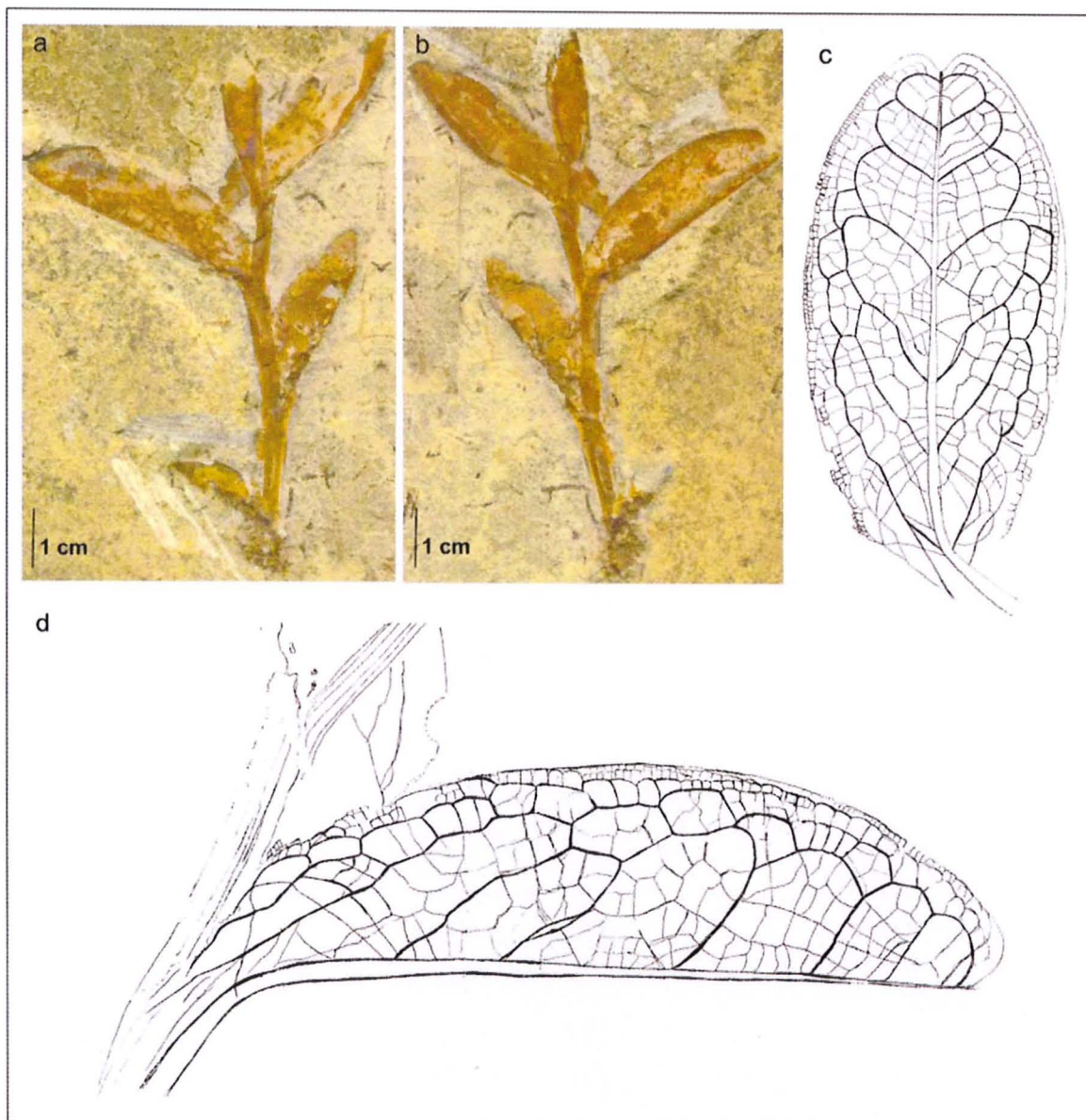
Espécime GP3E 7486 - Morfotipo Foliar X

a) Impressão e contra-impressão de ramo foliar contendo quatro folhas (a-b)

b) Esquema da arquitetura foliar com projeção da folha aberta

c) Esquema da arquitetura foliar com detalhe da inserção peciolar

PRANCHA XXIII

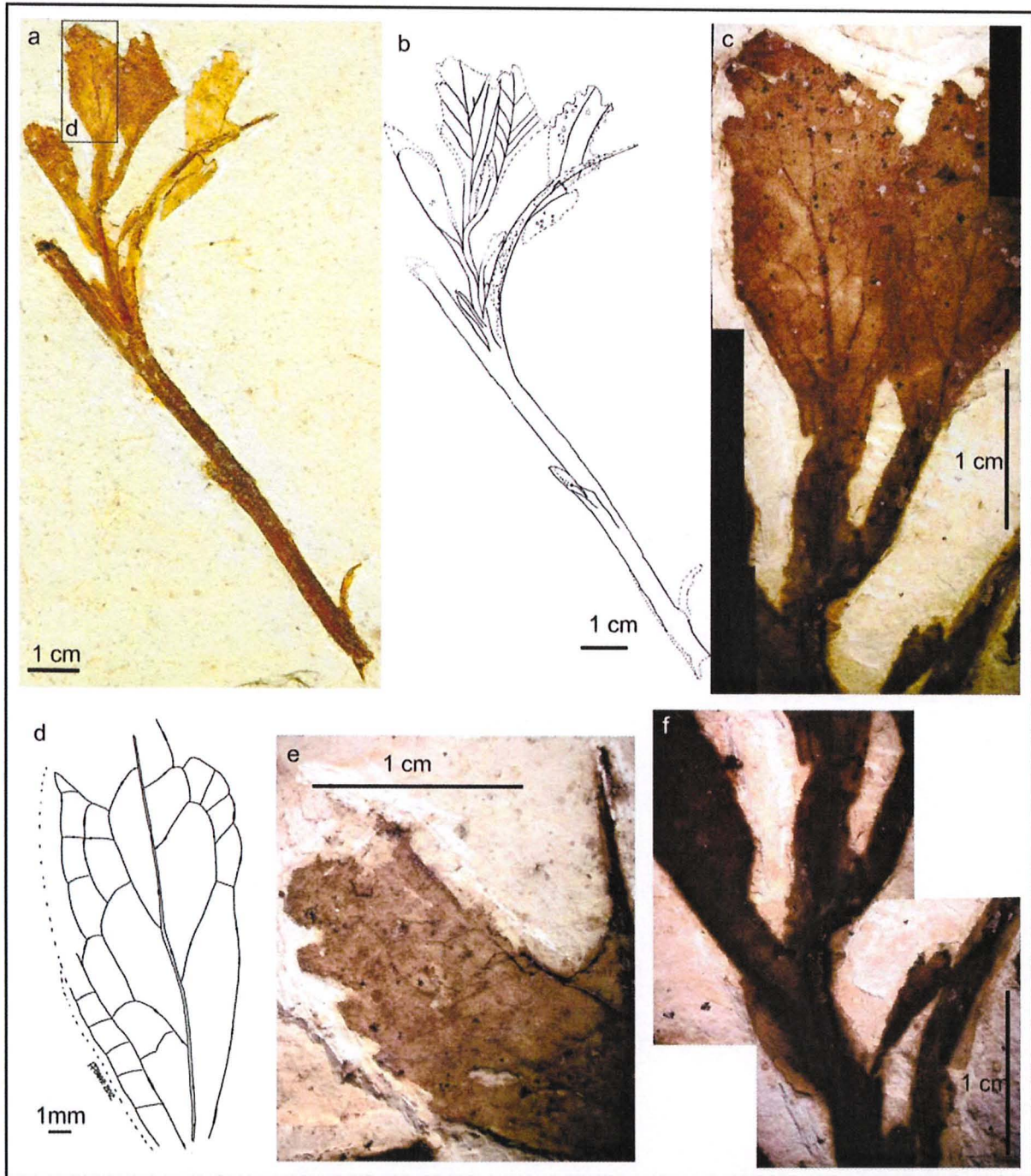


PRANCHA XXIV

Espécime GP3E 6046 - Morfotipo Foliar XI

- a) Espécime completo com localização do esquema D
- b) Esquema do espécime completo
- c) Detalhe da arquitetura foliar com pecíolo alado e base decorrente
- d) Esquema parcial da arquitetura foliar
- e) Folha com detalhe de margem denteada
- f) Detalhe dos pecíolos alados (decorrentes)

PRANCHA XXIV



PRANCHA XXV

Espécime GP3E 7479 - Morfotipo Foliar XII

a) Espécime completo com localização do detalhe C

b) Esquema do espécime

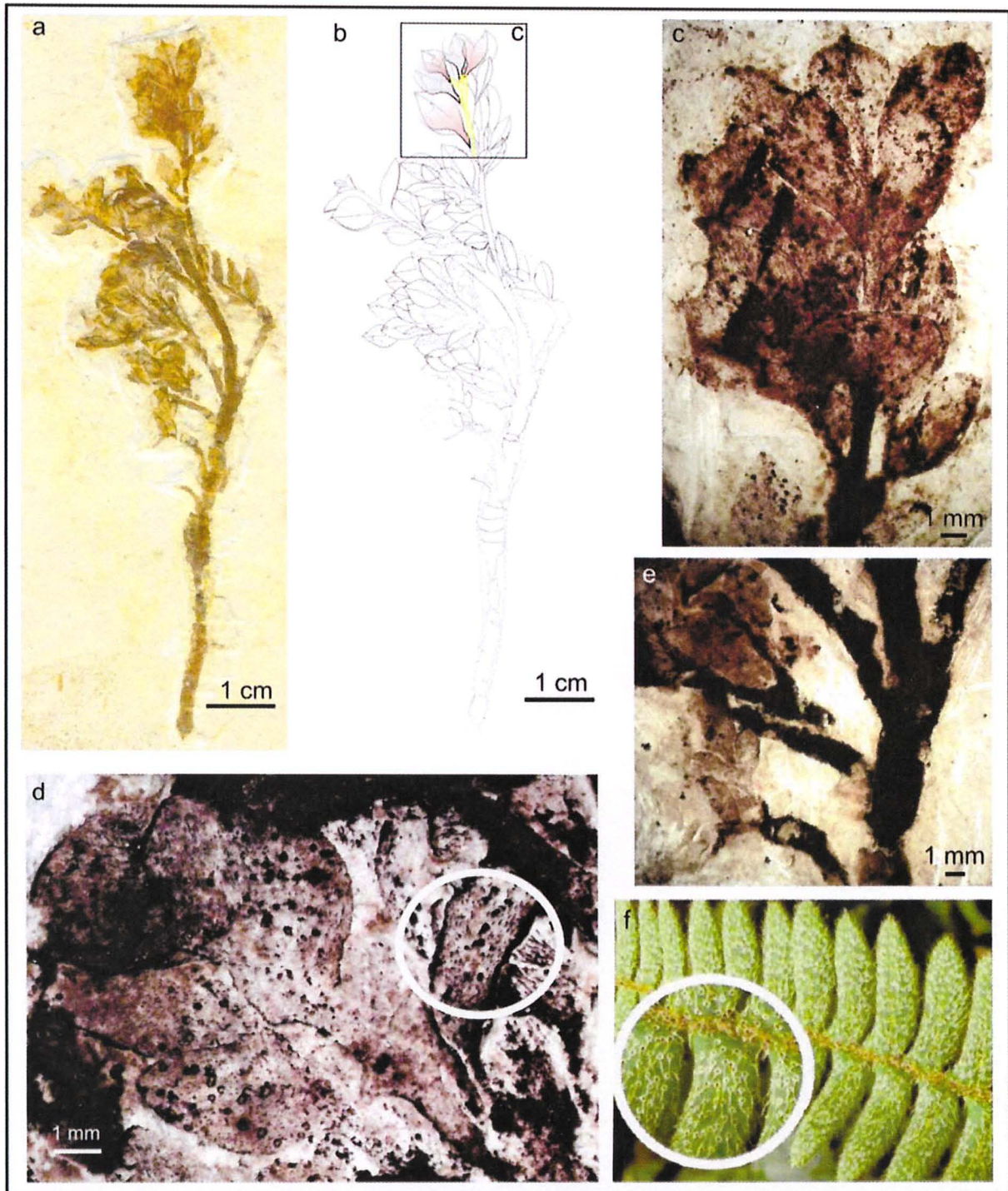
c) Detalhe da distribuição foliar

d) Detalhe das folhas com estruturas circulares interpretadas como soros. Destacada com círculo branco folhas com estruturas semelhantes a escamas de pteridófitas conforme ilustração (f).

e) Detalhe de inserção das folhas

f) Imagem da espécie *Pleopeltis bombycina*, Família Polypodiaceae, extraído de Zuquim et al. (2008)

PRANCHA XXV



PRANCHA XXVI

Espécime DNPM Crato 15

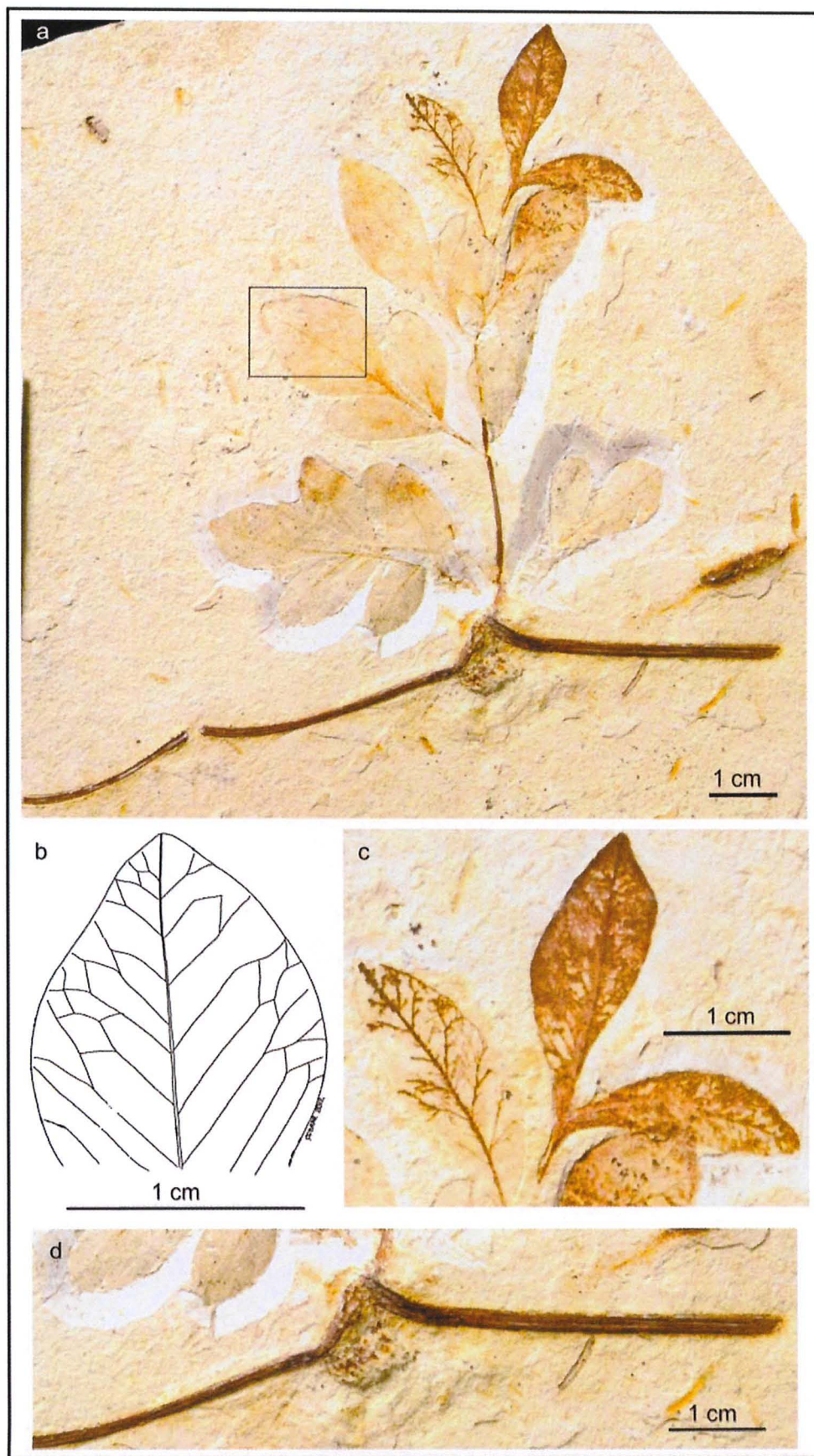
a) Espécime completo com detalhe indicando a localização de folíolo (b)

b) Esquema e arquitetura foliar do folíolo (b)

c) Detalhe foliar com deposição de óxido

d) Detalhe do rizoma com possíveis raízes adventícias

PRANCHA XXVI



PRANCHA XXVII

Espécies de pteridófitas da Família Dryopteridaceae. Extraído de Zuquim et al. (2008).

a-c) *Bolbitis nicotianifolia*.

- a: folha fértil e estéril,
- b: caule reptante,
- c: face inferior do ápice da pina.

d-f) *Bolbitis semipinnatifida*.

- d: face inferior da pina do ápice,
- e: face superior da raque e base das pinas,
- f: nervuras na face interior da pina.

g-k) *Olfersia cervina*.

- g: hábito do adulto,
- h: folha fértil,
- i: nervuras na face inferior da folha estéril,
- j: base das pinas férteis,
- k: pínula com soros.

l-m) *Elaphoglossum luridum*.

- l: face inferior da folha estéril,
- m: caule e base dos pecíolos.

n-p) *Cyclodium guianense*.

- n: face inferior da pina,
- o: soros na face inferior da pina,
- p: face superior das pinas do ápice da folha.

PRANCHA XXVII



PRANCHA XXVIII

Espécies de pteridófitas de diversas Famílias. Extraído de Zuquim et al. (2008).

a-e) *Salpichalaena volubilis*, Família Blechnaceae

a: hábito do adulto,

b: soros com indúcio fechado,

c: face inferior das folhas férteis,

d: soros com indúcio aberto,

e: raque se enrolando.

f-j) *Serpocaulon adnatum*, Família Polypodiaceae.

f: hábito do adulto,

g: pinas do ápice da folha,

h: face inferior da pina com soros,

i: caule com escamas,

j: soros.

k-l) *Pleopeltis bombycina*, Família Polypodiaceae.

k: face superior das pinas, detalhe das escamas,

l: soros.

m-n) *Danaea trifoliata*, Família Marattiaceae.

m: face inferior da folha fértil,

n: soros na face inferior da folha.

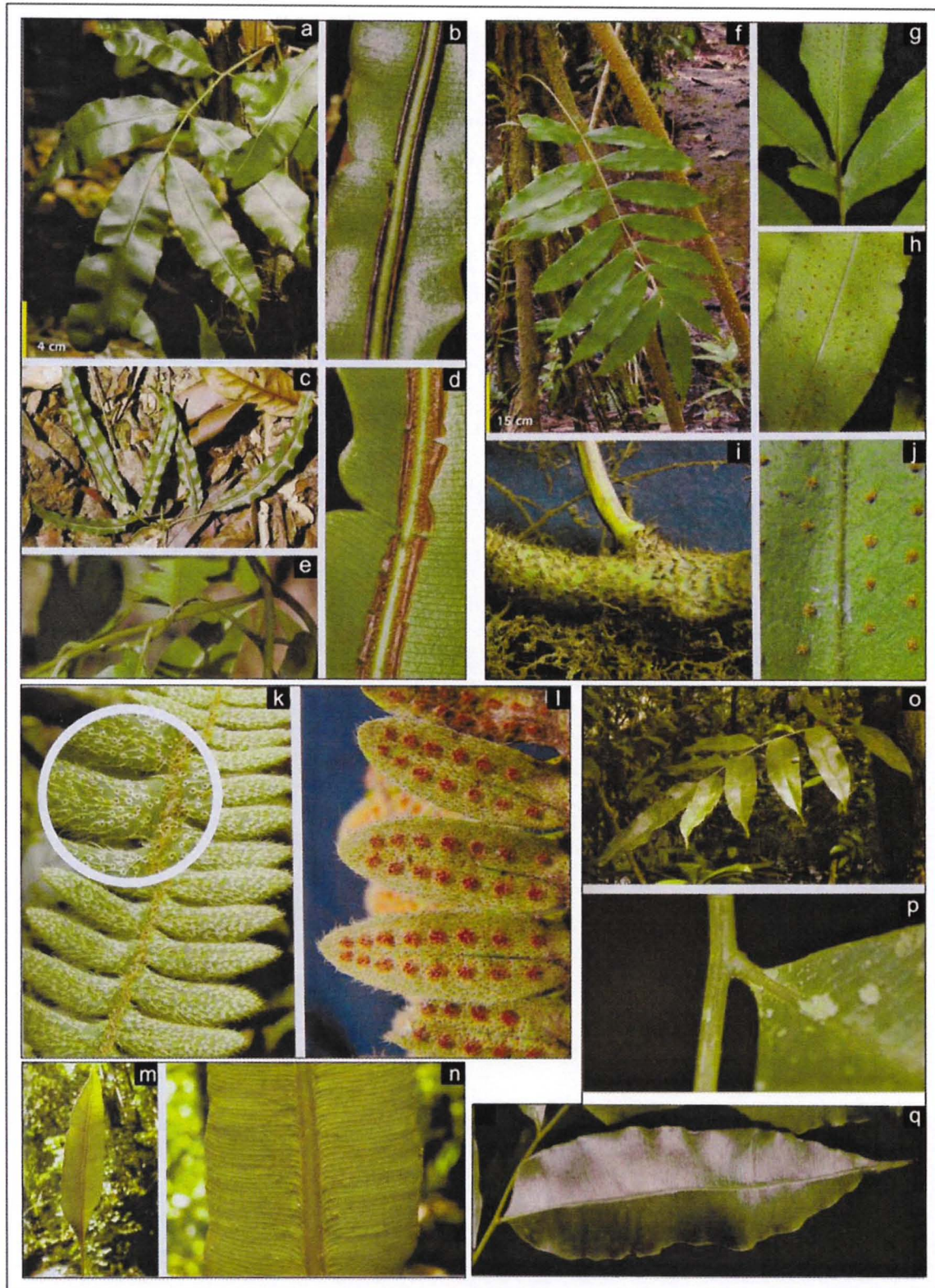
o-q) *Lomariosis prieuriana*, Família Lomariopsidaceae,

o: face superior da folha,

p: escamas na folha jovem,

q: face superior da pina.

PRANCHA XXVIII



PRANCHA XXIX

Tipos de danos foliares segundo Labandeira et al. (2007). Adaptado de Labandeira et al. (2007).

Orifício de alimentação

Dt 03: perfurações polilobadas de 1-5mm de diâmetro

Dt 63: remoção de limbo foliar de ambos os lados da veia principal

Dt 01: perfurações circulares menores que 1mm de diâmetro

Dt 05: perfurações polilobadas maiores que 5mm de diâmetro

Galhas

Dt52: estrutura circular com tecido fundido formando partições radiais

Dt 80: estrutura hemiesférica carbonizada com 0,1-1 mm de diâmetro, evita as veias 1ª e 2ª.

Dt 87: ao longo das venações estruturas circulares

Dt116: estrutura circular, colunar, fracamente fixada, com finas paredes constituídas de envelope âmbar ou sedimento

Dt 117: estruturas esféricas, pequenas, sobre as veias 1ª, circundadas por marcas escuras no sedimento em forma de rim

Oviposição

Dt 72: fenda oval a lenticular paralela ao eixo vascular

Superfície de alimentação

Dt 130: espaço paralelo a venações 2ª, causando danos em uma ou mais áreas interveias

PRANCHA XXIX

Tipos de danos foliares segundo Labandeira et al. (2007)

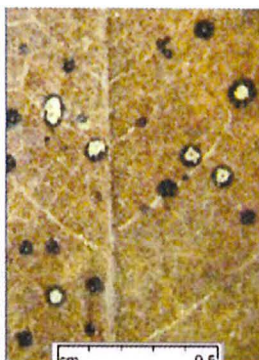
Orifício de alimentação



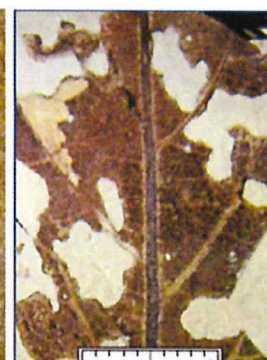
Dt03



Dt63

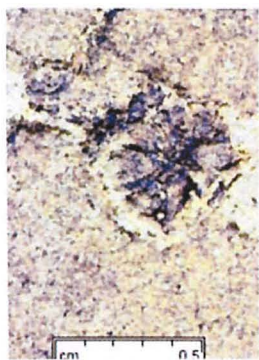


Dt01

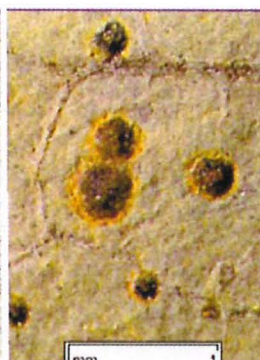


Dt05

Galhas



Dt52



Dt80



Dt87



Dt116

Galhas



Dt117

Oviposição



Dt72

Superfície de alimentação



Dt130

PRANCHA XXX

Tipos de danos foliares segundo Labandeira et al. (2007). Adaptado de Labandeira et al. (2007).

Alimentação marginal

Dt 12: rasas a profundas incisões circulares na margem foliar em arco menor que 180°

Dt 13: incisão no ápice foliar com retirada da veia 1^a

Dt 143: incisões marginais com 3 ou mais cúspides em série, separadas por pequenos fragmentos de folhas

Esqueletização

Dt 16: remoção de tecido entre as veias

Mina

Dt 41: estrutura serpentiforme, tortuosa, com acúmulo de coprólitos, com início delgado, aumentando em tamanho junto com o aumento do comprimento.

Tecido necrosado

Dt 114: tecido necrosado ao longo das margens foliares, distinto do tecido interno

Perfuração e sucção

Dt 118: pontuações formando círculos concêntricos e excêntricos

Dt 47: pontuações circulares (<2mm de diâmetro) com domo central

Dt 132: cicatrizes elipsoidais (<1mm de comprimento) com linhas excêntricas, entre as veias paralelas

PRANCHA XXX

Tipos de danos foliares segundo Labandeira et al. (2007)

Alimentação marginal



Dt12



Dt13



Dt143

Esqueletização



Dt16

Mina



Dt41

Tecido necrosado



Dt114

Perfuração e sucção



Dt118



Dt47



Dt132

ANEXO

MARCAS DE ATIVIDADES DE INSETOS EM FOLHAS NINFEALEANAS EOCRETÁCEAS DA FORMAÇÃO CRATO, BACIA DO ARARIPE, BRASIL

INSECT ACTIVITY MARKS ON LOWER CRETACEOUS NYMPHEALEAN LEAVES FROM CRATO FORMATION, ARARIPE BASIN, BRAZIL

Fabíola F. Braz¹, Giselle Utida¹, Mary E. C. Bernardes-de-Oliveira^{1,2}, Barbara Mohr³ & Torsten Wappler⁴

¹Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências - Laboratório de Paleobotânica. Rua do Lago 562 05508-080 - São Paulo, SP - Brasil; ²Laboratório de Palinologia e Paleobotânica "Prof. Dr. Murilo Rodolfo de Lima", Universidade Guarulhos; ³Museum of Natural History Invalidenstr. 43 - 10115 Berlin - Germany;

⁴Steinmann Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie - Universität Bonn Nussallee 8- 53115 Bonn - Germany
E-mails: fabiolabr@usp.br, utida@usp.br, maryeliz@usp.br, barbara.mohr@mfn-berlin.de, twappler@uni-bonn.de

RESUMO

Análises de interações inseto-planta, com base em marcas exibidas por fitofósseis ninfealeanos da Formação Crato, bacia do Araripe, são realizadas preliminar e pioneiramente. Essas marcas foram observadas, desenhadas, fotografadas e classificadas segundo literatura. Paralelamente, foram levantados os principais grupos atuais de insetos danificadores de ninfeáceas, entre os quais se citam lepidópteros (Pyralidae e Noctuidae), coleópteros (Chrysomelidae: Donaciinae e Galerucinae; Curculioninae) e hemípteros (Aphididae). Excetuando os afídeos, que têm seus primeiros registros no Mesojurássico, as demais famílias de insetos citados são cenozóicas, logo devem estar ausentes na paleoentomofauna eocretácea do Crato. Portanto, supõe-se que suas respectivas formas afins, mais basais, possam ter gerado estruturas similares, evidenciando o relacionamento entre insetos e plantas durante o Eocretáceo, naquela região.

Palavras-chave: herbivoria mesozóica, angiospermas aquáticas, interações inseto-planta

ABSTRACT

Based on marks displayed by nymphaealean leaf fossils from the Crato Formation, Araripe Basin, pioneer and preliminary analyses of plant-insect interactions are made. These marks were observed, drawn, photographed and classified according to published literature. In parallel, a survey was made on the main groups of insects currently damaging nymphaealeans, among which are Lepidoptera (Pyralidae and Noctuidae), Coleoptera (Chrysomelidae: Donaciinae and Galerucinae; Curculioninae) and Hemiptera (Aphididae). Except for the true aphidoids, which have their first records in the Middle Jurassic, the other insect families mentioned are Cenozoic, so they should be absent from the Lower Cretaceous Crato insect fauna. Therefore, it is assumed that their more basal related forms may have generated similar structures. Our results show clearly plant-insect interaction during the Early Cretaceous, in this region.

Keywords: Mesozoic herbivory, aquatic angiosperms, plant-insect interactions

1. INTRODUÇÃO

A análise de interações inseto-planta, nos registros fósseis, é ainda um campo relativamente novo na paleontologia. Há duas décadas, fitofósseis foliares portadores dessas evidências eram considerados como mal preservados e descartados. Após observação minuciosa e com base em critérios atualísticos, foi possível identificar e distinguir a má preservação decorrente de transporte, daquela causada por organismos, antes mesmo do seu desprendimento da planta-mãe (Adami-Rodrigues *et al.*, 2004; Kenrick & Davis, 2004; Taylor *et al.*, 2009).

Pesquisas sobre os danos causados por outros organismos em folhas de angiospermas viventes ou fósseis foram classificadas por seus tipos de estruturas, avaliando os mecanismos geradores de suas formas. O levantamento desses dados possibilita interpretações sobre evolução e co-evolução de insetos e plantas e inferências paleoambientais. Desta forma, foram observadas atividades alimentares de remoção de limbo foliar, de mineração, de esqueletização, de incisões relacionadas à perfuração-sucção, galhas e oviposição (Adami-Rodrigues *et al.*, 2004; Martins-Neto, 2006; Labandeira *et al.*, 2007; Braz *et al.*, 2009; Braz *et al.*, 2010; Wappler & Ben-Dove, 2008; Horn *et al.*, 2011).

Normalmente, a correlação do organismo causador do dano e o próprio é difícil de ser estabelecida e se encontra fundamentada sobre critérios atualísticos, pois o agente quase nunca é encontrado fossilizado em associação.

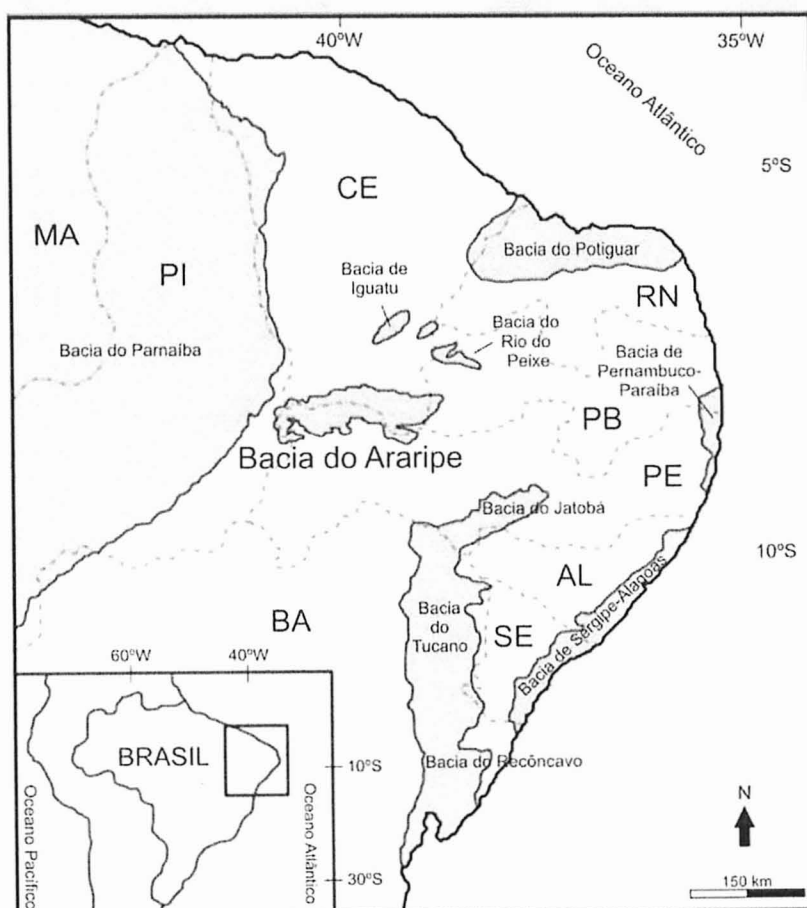


Figura 1. Mapa de localização da Bacia do Araripe, no Nordeste do Brasil. Modificado de Martill *et al.* (2007).

Entretanto, em tafocenoses, mormente de ambientes lacustres, como da Formação Crato, Aptiano superior da bacia do Araripe, situada no interior do Nordeste do Brasil (Figura 1), com uma assembléia abundante e diversificada de fitofósseis e artrópodes, há um incentivo à tentativa de associar os danos fossilizados aos atuais, buscando inferências com o possível agente causador. Esta correlação tem especial importância visto que, a partir do Cretáceo, houve uma intensa coevolução entre angiospermas e insetos.

Este trabalho visa caracterizar, qualitativamente, as formas de interação inseto-planta em alguns espécimes de ninfealeanas da referida Formação, provenientes de calcários laminados extraídos de pedreiras entre Nova Olinda e Santana do Cariri (CE). As estratégias para obtenção do objetivo incluíram: a) a identificação taxonômica dos macrofósseis ninfealeanos; b) o levantamento dos principais grupos de insetos já descritos para a tafocenose, descartando os de hábitos, conhecidamente, não-fitofágicos para ninfealeanas; c) a descrição dos tipos de estruturas tróficas, de oviposição e de parasitismo presentes nos referidos fitofósseis e d) a inferência de seus possíveis agentes causadores.

Estão preservados como três espécimes: o primeiro é de uma folha isolada (impressão e contra-impressão); o segundo, apenas uma impressão de folha isolada, e o último está completo com folhas, caule, flor e raiz. Os pertencentes ao acervo do IGc/USP estão registrados sob os números GP/3E 7553a e GP/3E 7553b, GP/3E 7481 e GP/3T 2437 (ex-2000/80a do Museu de Berlim, repatriado) e aquele pertencente ao Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, sob a sigla MPSC - PL637.

2. A FLORA AQUÁTICA DA FORMAÇÃO CRATO

No intervalo de tempo Barremiano a Aptiano, a flora de angiospermas já apresentava uma geral e ampla diversificação. Na Formação Crato, este grupo vegetal está representado por diversas famílias, na forma de: folhas isoladas, folhas conectadas a caules e a estruturas reprodutivas, bem como espécimes completos (Mohr & Friis, 2000). Entre essas plantas, algumas foram descritas como de hábito aquático (hidrófilo ou higrófilo): *Pluricarpellatia peltata* Mohr, Bernardes-de-Oliveira & Taylor, 2008 (Figuras 2 e 3), Taxon A (Mohr *et al.*, 2008) (Figura 4), *Klitzschophyllites flabellatus* (Mohr & Rydin, 2002) Mohr, Bernardes-de-Oliveira, Barale & Ouaja, 2006, anteriormente descrita como *Trifurcatia flabellata* Mohr & Rydin, 2002 ou *Nymphaeites choffatia* (*Saporta*) Teixeira (Duarte, 1985) e *Iara iguassu* Fanton, Ricardi-Branco, Dilcher & Bernardes-de-Oliveira, 2006).

Entre essas espécies são tratadas aqui, devido ao relacionamento com as ninféias (angiospermas basais aquáticas), *Pluricarpellatia peltata* e Taxon A. As ninfealeanas consistem em plantas aquáticas perenes, de distribuição mundial ampla e estão presentes na flora eocretácea do Crato. Especialmente besouros da subfamília Donaciinae têm, atualmente, uma relação muito próxima com flores de ninféias (Schneider & Moore, 1977).

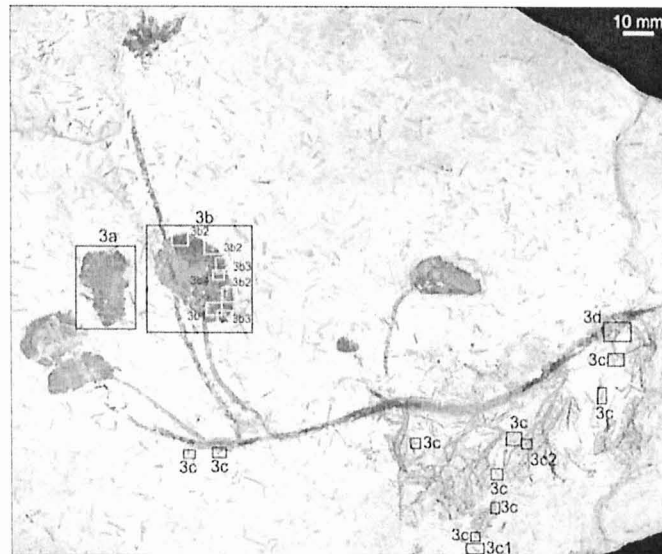


Figura 2. *Pluricarpellatia peltata* Mohr, Bernardes-de-Oliveira, Taylor, 2008 (GP/3T-2437, parátipo). Espécime quase completo com raízes, caule, rizomatoso, folhas pecioladas e flor. Marcações indicam detalhes na Figura 3.

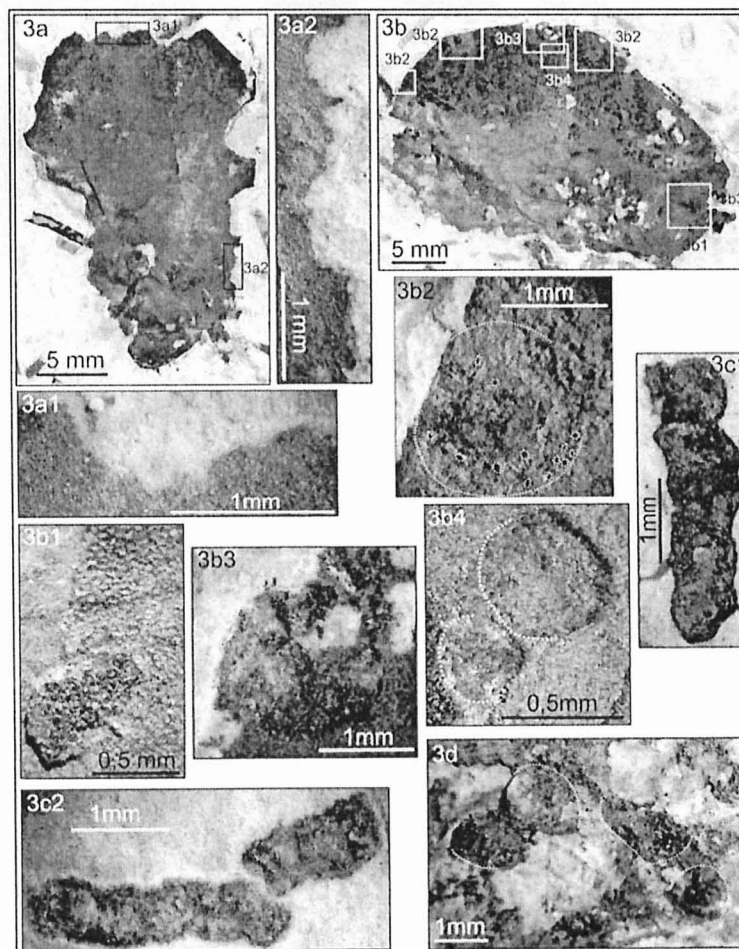


Figura 3. *Pluricarpellatia peltata* Mohr, Bernardes-de-Oliveira, Taylor, 2008 (GP/3T-2437, parátipo). Detalhes ampliados indicados na Figura 2. 3a) detalhe da folha 3a com bordas necrosadas; 3a1 e 3a2) estruturas de alimentação de margem;

3b) detalhe da folha 3b com mesófilo lacunar (3b1), três estruturas de perfuração e sucção (3b2), galhas (3b3 e 3b4), larvas associadas às raízes (3c1 e 3c2), e nódulos nas raízes (3d).

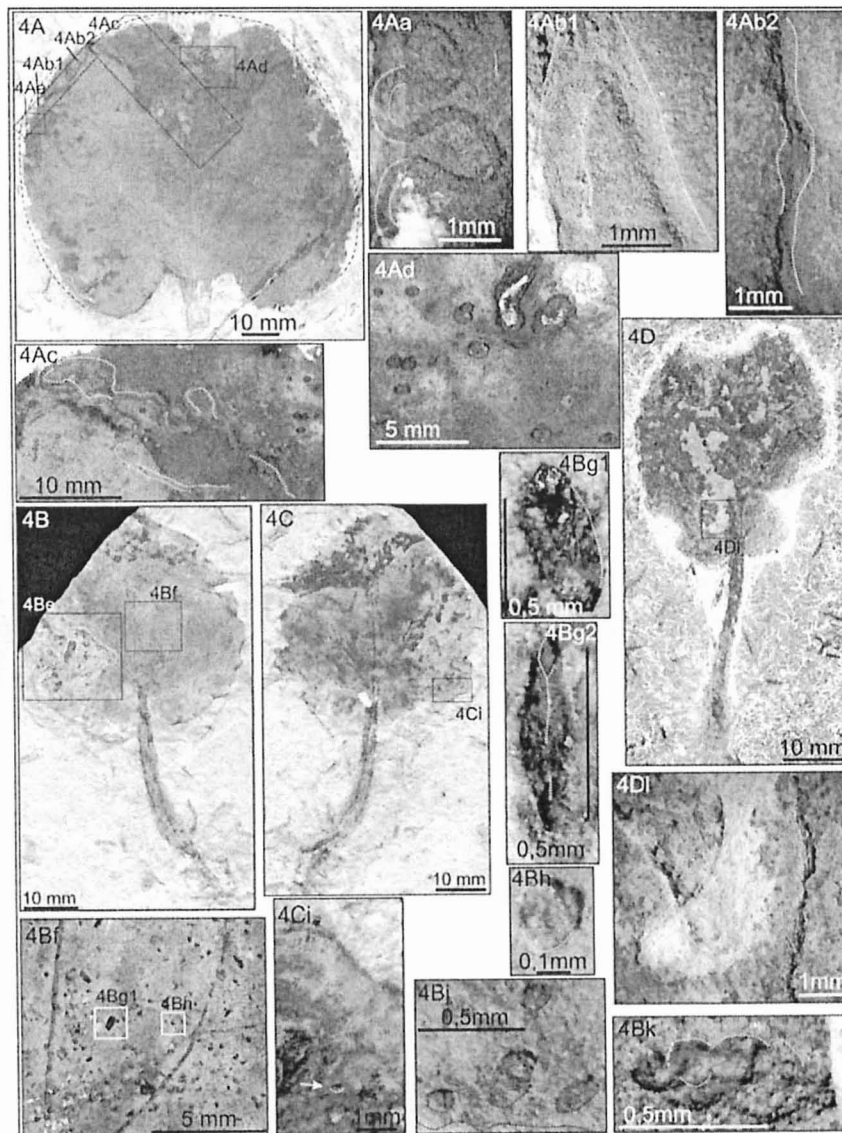


Figura 4. Espécimes atribuídos ao Taxon A, de acordo com Mohr *et al.* (2008). 4A) GP/3E 7481: 4Aa) mina parcial. 4Ab1 e 4Ab2) superfície de alimentação alongada. 4Ac) mina melhor preservada de maior extensão. 4Ad) galha parcialmente carbonizada. 4B) GP/3E 7553a: 4Be) mina. 4Bf) diversas estruturas de galhas e oviposição. 4Bg1 e 4Bg2) oviposições. 4Bh) galha. 4Bj) galhas circulares e oviposições lenticulares próximas a venação indicada pela linha pontilhada. 4Bk) possível larva associada à mina (4Be). 4C) GP/3E 7553b: 4Ci) perfuração circular indicada pela seta e necrose marginal. 4D) MPSC/PL 637. 4Di) perfuração polilobada.

3. CONSIDERAÇÕES SOBRE OS INSETOS AQUÁTICOS E FITÓFAGOS

Apenas a partir do Eocretáceo, as famílias atuais de insetos ocorrem no registro fóssil (Grimaldi, 1991). Há somente três localidades com insetos cretáceos gondvânicos. A maior e mais diversificada

delas é da Bacia do Araripe, onde os insetos são reconhecidos há cerca de 60 anos (Costa Lima, 1950) e exibem boa preservação na forma de moldes da morfologia externa (Martins-Neto, 1996).

Os insetos fitófagos, aquáticos ou parcialmente aquáticos, presentes na paleontofauna do Crato, perfazem uma percentagem de 22%, do total apresentando-se como membros das ordens: Hemiptera (29%), Orthoptera (16%), Ephemeroptera (14%), Odonata (14%), Neuroptera (8%), Hymenoptera (4%), Coleoptera (4%), Diptera (3%), Thysanoptera (<1%), Lepidoptera (<1%) e Trichoptera (<1%) (Brito, 1984; Grimaldi, 1991; Kenrick & Davis, 2004; Martins-Neto, 2006; Menon & Martill, 2007).

Estudos recentes têm evidenciado a íntima relação de alguns desses grupos de insetos com as ninfealeanas, causando várias formas de danos às folhas, pecíolos, caules e raízes (Merritt & Cummins, 1984; Center *et al.*, 2002). Donaciinae é um grupo de coleópteros que se alimenta e ovoposita, exclusivamente, sobre porções submersas de folhas, caules e pedúnculos de ninfeáceas. Seu documentário fóssil, representado pela maioria dos grupos derivados, recua até 58 Ma, pelo menos na América do Norte (Askevold, 1990). Observa-se ainda que tais danos dependam das características climáticas, que afetam ambos (insetos e plantas), do ponto de vista ecológico e geográfico (Gallo *et al.*, 2002; Martins-Neto, 2006).

4. DESCRIÇÃO DOS ESPÉCIMES FOLIARES E DAS ESTRUTURAS DE INTERAÇÃO OBSERVADAS

Os espécimes estudados e seus respectivos danos descritos estão resumidos na tabela da Figura 5, elaborada com base no Guia de Labandeira *et al.* (2007).

Espécimes e estruturas de danos observadas em folhas				
Código	Taxon	Estrutura	Código*	Figura
GP/3T 2437	<i>Pluricarpellatia peltata</i>	Galha	DT52	2 e 3: 3b, 3b3
		Galha	DT80	2 e 3: 3b, 3b4
		Perfuração e sucção	DT118	2 e 3: 3b, 3b2
		Alimentação marginal	DT12	2 e 3: 3a, 3a1, 3a2
GP/3E 7481	Taxon A	Mina	DT 41	4: 4A, 4Aa, 4Ac
		Galha	DT80	4: 4A, 4Ad
		Superfície de alimentação	DT130	4: 4Ab1, 4Ab2
GP/3E 7553a	Taxon A	Galha	DT80	4: 4B, 4Bf, 4Bh, 4Bj
		Oviposição	DT72	4: 4B, 4Bf, 4Bg1, 4Bg2
		Mina	DT41	4: 4B, 4Be
GP/3E 7553b	Taxon A	Perfuração circular	DT01	4: 4C, 4Ci
MPSC-PL 637	Taxon A	Perfuração polilobada	DT05	4: 4D, 4DI

Figura 5. Tabela com a relação dos espécimes e estruturas de danos observados em folhas. Segundo Labandeira *et al.* (2007).

Pluricarpellatia peltata, conforme descrição de Mohr *et al.*, 2008, consiste em plantas relativamente pequenas, herbáceas, rizomatosas, aquáticas, que desenvolvem ramos com folhas ovadas, cordadas e excentricamente peltadas a elípticas ou centralmente peltadas sobre pecíolos simples, venação actinódroma e flores com placentação laminar. Segundo aqueles autores, trata-se da ramificação extinta mais basal da linhagem das Nymphaeales, que compartilha várias características com as Cabombaceae, embora diferindo em outras.

Esta forma está representada pelo espécime GP/3T-2437 (Figura 2), composto de quatro folhas de margem lisa, que variam de 10 a 30 mm de comprimento e de 15 a 20 mm de largura, uma flor de 20 mm de altura e 20 mm de largura, caule rizomatoso de 220 mm de comprimento e raízes com cerca de 50 mm de comprimento. Na superfície abaxial, observam-se impressões de mesófilo foliar com lacunas de ar (Figuras 2 e 3b1). Algumas folhas, em posição abaxial ou dobradas, exibem a inserção suprabasal do pecíolo similar ao das ninfealeanas atuais.

Na folha **a** (Figuras 2 e 3a) do espécime GP/3T 2437, ao longo da margem observa-se uma faixa de coloração mais escura (tecido necrosado), classificado como *Incertae sedis* (DT114). São vistas também marcas de alimentação marginal (DT12, Figuras 2, 3a, 3a1, 3a2). A folha **b** (Figuras 2 e 3b) do espécime apresenta mesófilo lacunoso, três estruturas de perfuração e sucção (Figuras 2, 3b, 3b2), semelhantes às DT118; duas galhas DT52 (Figuras 2, 3b e 3b3) e duas DT80 (Figuras 2, 3b e 3b4).

Próximo às suas raízes há estruturas similares a larvas de crisomelídeos (Figuras 2, 3c1, 3c2) que, atualmente, se associam às raízes ninfealeanas (Merritt & Cunmins, 1984; Askevold, 1990). Estas formas alongadas possuem contorno bem marcado, apresentam segmentos transversais de número variável de acordo com o tamanho, por vezes, com sugestivos apêndices pareados. Medem de 2,25 a 4,36 mm de comprimento por 0,61 a 0,79 mm de largura. Nas raízes, estruturas tipo nódulos esféricos ou elipsóides, medindo de 0,73 a 1,21 mm de comprimento e de 0,46 a 0,97 mm de largura, sugerem a presença de reações a parasitas como insetos ou nematódeos (Figuras 2 e 3d).

Os demais espécimes foliares (GP/3E 7481, GP/3E 7553a, GP/3E 7553b e MPSC-PL 637) são desconectados e podem ser atribuídos ao Taxon A, segundo designação de Mohr *et al.* (2008). Este *taxon* é composto por folhas isoladas ou plantas herbáceas com rizoma horizontal espesso de mais de 150 mm de diâmetro, portando raízes de 1,5 mm de diâmetro (Figura 4).

O espécime GP/3E 7481 é uma folha orbicular, de margem lisa e base lobada, com ápice obliterado artificialmente, medindo 90 mm de largura e 80 mm de altura (Figura 4A). Sete a oito veias principais irradiam-se da base. Essas veias dicotomizam-se e anastomosam-se várias vezes a partir da área mediana da lâmina foliar, formando secundárias e terciárias que se estendem até a margem. Observa-se, na superfície abaxial, o mesófilo foliar com lacunas de ar. Entre suas estruturas de danos verificam-se minas (Figuras 4Aa, 4Ac) ou pequenos túneis serpentiformes escavados por larvas que se alimentaram do mesênquima da folha, deixando a trilha impressa na superfície foliar, conforme descrevem Herrera & Pellmyr (2002). Uma dessas estruturas (Figura 4Ac) possui 145 mm de comprimento total e está bem preservada: sua trajetória é retilínea, na maior parte do percurso, ou serpenteante, atravessando veias e conectando-se em alguns pontos. Tem um início delgado, de ~0,2 mm de diâmetro e alarga-se em direção ao outro extremo, até cerca de 1 mm, evidenciando o crescimento do animal que a produziu. Os pequenos túneis foram preenchidos por nódulos coproliformes. Assemelham-se à estrutura DT41, apenas diferindo desta devido à trilha desviar-se das veias principais. Outras estruturas observadas na margem foliar assemelham-se aos fragmentos de mina, devido à sua pequena extensão, ~2 mm de comprimento e largura constante de ~0,3 mm (Figura 4Aa) e à superfície de alimentação (DT130), com ~35 mm de comprimento e 1 mm de largura (Figuras 4Ab1, 4Ab2). Também apresenta galha DT80, ou seja, pequenas estruturas arredondadas, parcialmente carbonizadas de até 1 mm de diâmetro (Figura 4Ad).

As amostras GP/3E 7553a e GP/3E 7553b são impressão e contra-impressão do mesmo espécime foliar orbicular, de margem lisa e base cordada, com 40 mm de diâmetro e ápice parcialmente

fragmentado durante coleta (Figuras 4B, 4C). Em GP/3E 7553a, galhas circulares DT80, de ~1,5 mm de diâmetro, com paredes externas delgadas, distribuem-se ao acaso sobre a superfície foliar (Figuras 4Bf, 4Bh, 4Bj). Marcas de oviposição lenticulares (DT72), medindo ~1 mm de comprimento e menos de 0,5 mm de largura, são observadas (Figuras 4Bf, 4Bg1, 4Bg2). Ainda nesse espécime foi observada mina (DT41) com 90 mm de extensão e <1 mm de largura (Figura 4Be). Próximo à essa estrutura observa-se uma forma semelhante a fragmento larval (Figura 4Bk). Em GP/3E 7553b, ocorre necrose marginal (Figuras 4C, 4Ci), evidenciada pela coloração escurecida (DT114) e de perfurações tróficas circulares (DT01), medindo 1 mm de diâmetro (Figuras 4C, 4Ci).

O espécime MPSC-PL 637 corresponde a uma impressão foliar orbicular de base lobada, de margem crenada; medindo 38 mm de comprimento por 32 mm de largura; com inserção peciolar suprabasal; sete ou oito veias actinódromas do tipo ninfealeano, com uma central de calibre um pouco maior, atravessam a lâmina, dicotomizando-se várias vezes a partir da área mediana, com secundárias e terciárias que se estendem até a margem, formando *loops* broquidódromos festonados, pecíolo de 34 mm de comprimento por 1,5 mm de largura no ponto de inserção e 3 mm, na extremidade basal, com estrias longitudinais. Na superfície abaxial, observam-se impressões de mesófilo foliar com lacunas de ar. Apresenta, ao acaso, perfurações tróficas polilobadas (DT05) >5 mm de diâmetro (Figura 4Dl).

Essas três folhas assemelham-se às de *Aquatifolia fluitans*, descrita por Wang & Dilcher (2006), da Formação Dakota, Albiano do Kansas-EUA, nas seguintes feições: contorno laminar, venação primária actinódroma basal, tornando-se broquidódroma festonada e veias que se afinam da base para a margem, formando malhas poligonais grandes, na área laminar central, e menores, próximo à margem, em ângulos quase ortogonais e presença de lacunas de ar na superfície abaxial. Diferem nas feições: ausência do órgão flutuador, que poderia ter sido perdido antes da preservação; número maior de veias primárias basais; delicadeza do calibre das veias primárias. O Taxon A estaria relacionado ao ramo mais primitivo das Nymphaeaceae (Mohr *et al.*, 2008).

5. ASSOCIAÇÃO ENTRE AS ESTRUTURAS OBSERVADAS E POSSÍVEIS CAUSADORES

Na introdução, foi ressaltado que a correlação entre o organismo causador do dano e o próprio é muito difícil. Por outro lado, na paleoentomofauna da Formação Crato, entre os insetos que poderiam afetar a vegetação aquática com sinais de herbivoria estão coleópteros, dípteros, himenópteros e apenas cinco espécies de microlepidópteros (Maisey, 1991; Menon & Martill, 2007). Dentre estes, como consumidores de ninfeáceas atuais estão lepidópteros: Pyralidae e Noctuidae, coleópteros: Chrysomelidae (Donaciinae e Galerucinae), Curculioninae, e hemípteros: Aphididae, conforme Center *et al.*, 2002. Todavia, os lepidópteros encontrados na Formação Crato não pertencem a essas famílias mencionadas, mais evoluídas e tardiamente documentadas no registro fóssil, mas apenas a cinco espécies de microlepidópteros (Grimaldi & Engel, 2005; Menon & Martill, 2007). Os microlepidópteros são fortes candidatos a possuírem pequenas larvas, capazes de se alojar dentro dos tecidos foliares das espécies ninfealeanas, pois os adultos possuem entre 2,3 a 5 mm de comprimento. Como se alojam dentro do tecido foliar, sob a cutícula, as larvas devem ser extremamente delgadas (Herrera & Pellmyr, 2002; Gillot, 2005). Tipos de danos como DT41 (Figura 4Ac) podem ter sido realizados pela fase larval desse tipo de inseto.

Dentre os coleópteros, somente membros dos crisomelídeos e dos curculionídeos estão presentes, mas nenhum deles corresponde a subfamílias atuais. Todavia, danos DT05, similares aos causados atualmente por Chrysomelidae-Galerucinae, em folhas de ninfeáceas (Center *et al.*, 2002:178) podem ser vistos em MPSC-PL 637 (Figuras 4D, 4D1) e danos semelhantes aos causados por curculionídeos (Center *et al.*, 2002:42-43) são observáveis em GP/3E 7481 (Figuras 4Ab1, 4Ab2).

Os hemípteros da família dos afídeos não foram detectados anteriormente no Crato, contudo sua presença é sugestiva sobre a folha GP/3E 7553 a-b (Figuras 4Bf, 4Bg1, 4Bj), principalmente nas proximidades de veias. A Figura 4Bg2 é passível de interpretação como oviposição do tipo DT72.

Embora os danos observados sejam mais sugestivos de origem entomogênica por sua morfologia e magnitude, não é possível descartar completamente a probabilidade de terem sido causados por outros organismos aquáticos, tais como gastrópodes e peixes.

6. AGRADECIMENTOS

Os autores são agradecidos ao Instituto de Geociências (IGc-USP) e ao Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (URCA) pela concessão dos fósseis utilizados neste estudo. Ao Departamento Nacional de Produção Mineral de Crato (CE) pela autorização de transporte do espécime cedido pelo Museu. Agradecem também ao professor Elcio Macias de Mello pelo trabalho fotográfico. À FAPESP e ao CNPq, pelas bolsas de pesquisa concedidas: de Mestrado (FAPESP 08/02242-3), de Doutorado (CNPq 142624/2009-8) e de Produtividade em Pesquisa (CNPq 304265/2009-8), sem as quais este estudo teria sido impossível.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMI-RODRIGUES, K.; SOUZA, P.A.; IANNUZZI, R. & PINTO, I.D. 2004. Herbivoria em floras gonduânicas do Neopaleozóico do Rio Grande do Sul: Análise quantitativa. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 93-102.
- ASKEVOLD, I.S. 1990. Reconstructed phylogeny and reclassification of the genera of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Quaestiones Entomologicae*, 26: 601-664.
- BRAZ, F.F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. & UTIDA, G. 2009. Observações preliminares sobre marcas de atividades de insetos em folhas de angiospermas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Brasil. In: PALEO SP 2009, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia (Núcleo São Paulo). *Boletim de Resumos*, Guarulhos, UNG, p. 46.
- BRAZ, F.F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; MOHR, B. & UTIDA, G. 2010. Sinais de herbivoria e de outras estruturas de danos por insetos, em folhas angiospérmicas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEOBOTÂNICA E PALINOLOGIA, 13. *Boletim de Resumos*, Salvador-BA, p. 79.

- BRITO, I.M.; CAMPOS, D.A. & BERTINI, R.J. 1984. Nota Preliminar Sobre os Insetos da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33 Anais*. Rio de Janeiro. p. 530-535.
- CENTER, T.D.; DRAY JR, F.A.D.; JUBINSKY, G.P. & GRODOWITZ, M.J. 2002. *Insects and Other Arthropods That Feed on Aquatic and Wetland Plants*. United States Department of Agriculture/ Agricultural Research Service Technical, 200 p. (Bulletin 1870).
- COSTA LIMA, A. 1950. Ninfa de Efemerideo fóssil do Ceará. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 22(4): 419-420.
- DUARTE, L. 1985. Vegetais Fósseis da Chapada do Araripe. *In: CAMPOS, D.A. et al.* (eds.). *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*. Série Geologia. Brasília, p 557-563.
- FANTON, J.C.M.; RICARDI-BRANCO, F.; DILCHER, D. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E. 2006. *Iara iguassu*, a New Taxon of Aquatic Angiosperm from the Crato Palaeoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). *Geociências*, Universidade Estadual Paulista (UNESP), 25(2):211-216.
- GALLO, D.; NAKANO, O.; NETO, S.S.; CARVALHO, R.P.L; BAPTISTA, G.C.; BERTI FILHO, E.; PARRA, J.R.P; ZUCCHI, R.A; ALVES, S. B.; VENDRAMIM, J.D.; MARCHINI, L.C.; LOPES, J.R.S. & OMOTO, C. 2002. *Entomologia Agrícola*. vol 10. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz. 920 p.
- GILLOT, C. 2005. *Entomology*. 3rd. Ed. Springer, Canadá. 831 p.
- GRIMALDI, D.A. 1991. The Santana Formation Insects. *In: MAISEY, J.G.* (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications: New Jersey, p 379-406.
- HERRERA, M.C. & PELLMYR, O. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford, 313 p.
- HORN, M.Y.; ADAMI-RODRIGUES, K. & ANZÓTEGUI, L.M. 2011. Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el Neógeno del Noroeste de La Argetina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(1): 87-92.
- KENRICK, P. & DAVIS, P. 2004. *Fossil Plants: The Living Past Series*. Natural History Museum. London-England, 216 p.
- LABANDEIRA, C.C.; WILF, P.; JOHNSON, K.R. & MARSH, F. 2007. *Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossil*. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 25p.
- MAISEY, J.G. 1991. *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*, 459 p.

- MARTINS-NETO, R.G. 1996. New mayflies (Insecta, Ephemeroptera) from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Revista Española de Paleontología*, 11(2): 177-192.
- MARTINS-NETO, R.G. 2006. Insetos fósseis como Bioindicadores em Depósitos Sedimentares: um Estudo de Caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil). *Revista Brasileira de Zoociências*, 8(2): 151-157.
- MENON, F. & MARTILL, D.M. 2007. Taphonomy and preservation of Crato Formation Arthropods. Cap 7. In: MARTILL, D.M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R.F. *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, p.79-96.
- MERRITT, R.W. & CUMMINS, K.W. 1984. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 2nd. Ed. Kendall/Hunt Publishing Company, 722 p.
- MOHR, B.A.R. & FRIIS, E.M. 2000. Early angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brasil), a preliminary report. *International Journal of Plant Sciences*, 161(6):155-167.
- MOHR, B.A.R. & RYDIN, C. 2002. *Trifurcatia flabellate* n. gen. n. sp., a Putative Monocotyledon Angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Geowiss. Reihe*, 5: 335-344.
- MOHR, B.A.R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. & TAYLOR, D.W. 2008. *Pluricarpellatia*, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). *Taxon*, 57(4):1147-1158.
- MOHR, B.A.R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; BARALE, G. & OUAJA, M. 2006. Paleogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, an early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. *Cretaceous Research*, 27: 464-472.
- SCHNEIDER E.I. & MOORE, L.A. 1977. Morphological studies of the Nymphaeaceae In: VII Floral Biology of *Nymphaea lutea* subsp. *macrophylla*, Brittonia, 29: 88-99.
- TAYLOR, T.N.; TAYLOR, E.L. & KRINGS, M. 2009. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Elsevier, Oxford, 1230 p.
- WANG, H. & DILCHER, D.L. 2006. Aquatic Angiosperms from the Dakota Formation (Albian, Lower Cretaceous), Hoisington III Locality, Kansas, USA. *International Journal of Plant Sciences*, 167(2): 385-401.
- WAPPLER, T. & BEN-DOVE, Y. 2008. Preservation of armoured scale insects on angiosperm leaves from the Eocene of Germany. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53(4): 627-634.

