

Número: 366/2007

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS
ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

JEAN CARLO MARI FANTON

**NOVAS GIMNOSPERMAS E POSSÍVEL ANGIOSPERMA DA PALEOFLORA CRATO,
EOCRETÁCEO DA BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL.**

Dissertação apresentada ao Instituto de Geociências como parte
dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Geociências,
Área de Geologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Fresia Soledad Ricardi-Branco

Co-orientadora: Profa. Dra. Mary Elizabeth Cerruti Bernardes-de-Oliveira

CAMPINAS - SÃO PAULO

Fevereiro – 2007

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP
Bibliotecário: Helena Joana Flipsen – CRB-8ª / 5283

F218n Fanton, Jean Carlo Mari.
Novas Gimnospermas e possível Angiosperma da Paleoflora
Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil /
Jean Carlo Mari Fanton. -- Campinas, SP : [s.n.], 2007.

Orientadores: Fresia Soledad Ricardi-Branco, Mary
Elizabeth Cerruti Bernardes-de-Oliveira.
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Geociências.

1. Gimnospermas. 2. Geologia - Araripe, Bacia do.
I. Ricardi-Branco, Fresia Soledad. II. Bernardes-de-Oliveira,
II. Bernardes-de-Oliveira, Elizabeth Cerruti. III. Universidade
Estadual de Campinas. Instituto de Geociências. IV> Título.

Título e subtítulo em inglês: New Gymnosperms and ? Angiosperm from the
Crato Palaeoflora, Early Cretaceous of Araripe Basin, Northeastern Brazil.

Palavras-chave em inglês (Keywords): Gymnosperms, Geology - Araripe Basin.

Área de Concentração: Geologia e Recursos Naturais.

Titulação: Mestre em Geociências.

Banca examinadora: Alexandre Campanhe Vidal, Tania Lindner Dutra.

Data da Defesa: 26-02-2007.

Programa de Pós-Graduação em Geociências.



UNICAMP

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM
GEOCIÊNCIAS
ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

AUTOR: JEAN CARLO MARI FANTON

NOVAS GIMNOSPERMAS E POSSÍVEL ANGIOSPERMA DA PALEOFLORA
CRATO, EOCRETÁCEO DA BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL.

ORIENTADORA: Profa. Dra. Frésia Soledad Ricardi Torres Branco

CO- ORIENTADORA: Profa. Dra. Mary Elizabeth Cerruti Bernardes-de-Oliveira

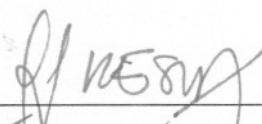
Aprovada em 26 / 02 / 2007

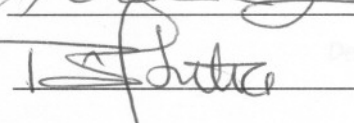
EXAMINADORES:

Profa. Dra. Frésia Soledad Ricardi Torres Branco

Prof. Dr. Alexandre Campanhe Vidal

Profa. Dra. Tânia Lindner Dutra

 - Presidente



Campinas, 26 de fevereiro de 2007

200725830

Dedicatória

.....

*Dedico a presente
dissertação
ao meu Avô
Jair Mari, pelo legado da
observação do Natural
e ao meu pai
Carlos Dimas Fanton, pelo
legado de como históriá-lo.*

Agradecimentos

.....

Pra começar, queria agradecer especialmente à pessoa que apresentou diante dos meus olhos a possibilidade de caminhar profissionalmente investigando a vida pré-histórica. Recordo-me de que durante um semestre inteiro do ano de 2003, a minha maior preciosidade infantil já esquecida (uma coleção de cartões ilustrados da vida mesozóica, de uma certa marca de chocolate mais um livro ilustrado da vida na terra, de um certo museu de História Natural) afluía do fundo do baú e da memória, culminando no que, para mim foi uma grande surpresa: a tentativa de me tornar um paleontólogo. Então agradeço à *Profa. Dra. Fresia Ricardi-Branco*, excelente profissional da Paleontologia Brasileira, que desde o início orientou-me e me incentivou a observar, investigar, coletar, medir, fotografar (com escala), discutir, viajar, interpretar e concluir nesse ramo da ciência biogeológica. Também agradeço especialmente à *colega Fresia*, que em mim depositou confiança, expectativas e responsabilidades, colaborando na formação de meu caráter profissional.

Em um segundo momento, gostaria de agradecer às pessoas que sempre ou mais recentemente tiveram seus caminhos entrelaçados aos meus, muito intimamente, pelo menos em pensamento e apesar da distância geográfica, em especial à minha família: minha *Mãe Iara*, minhas irmãs *Marjorie* e *Mariette*, minha sobrinha *Camile* e minha *Avó Ruth Mari*, todas mulheres de fibra (exceto a *Camile*, menininha-de-fibra) que compartilharam de minhas vitórias pessoais e profissionais, incentivando-me a trilhar e me assegurando o caminho dos estudos acadêmicos. Sei que todos os meus parentes e possíveis futuros parentes próximos (meus tios, tias e primos da cidade de São Paulo, e também colegas de Campinas, a família *Hildebrand: Renato, Evani, Matheus e Nathália*) torceram e continuam torcendo por mim, muito obrigado.

E mais, especiais agradecimentos aos colegas/ amigos de longa e curta data, que freqüentemente vejo ou que há quase meia década não os vejo (por este motivo tenho saudades), que tornam e que tornaram minha vida mais azul, listados por ordem cronológica e não segundo uma hierarquia de importância: *Ibeto (Humberto Rinaldi)* e *Vinha (Thiagus Leonel Souza)*, meus amigos lá de Jaú (sem eles não conseguiria imaginar como seriam os meus tempos de colégio lá na Fundação); aos colegas de Universidade, lá da Biologia e de outros institutos: *Bruno Buzatto (Buzas, historiador natural inato)*, *Bruno do Carmo (Barrinho, Barróza, especial, trucoso, que pude conviver mais proximamente durante os últimos anos do curso e numa tentativa fracassada mas ímpar, de morarmos juntos numa república de 5 integrantes mais agregados, com um único banheiro!!!!)*, *Leonardo Meirelles (Botânico, Léo Áquilla da Bot. , crítico e incentivador dos meus trabalhos)*, *Leonardo Tremeschin* e *Eduardo Bittar (Anjinho)*, colegas de república que me ajudaram a escrever resumos de congresso em inglês, *Mariella de Araújo (Marigrella, peculiar e linda, e toda trucosa, deve estar escalando algum paredão nesse momento)*, *Patrícia Torres (a Patinha, garota da pele dourada, outrora estressadinha comigo)*, *Júlia Badur (Julinha Babadeira)*, *Isabel Martins (a Bél carinhosa demais comigo)*, *Flávia Rosa (idem anterior, mas que não vejo desde o Pleistoceno)*, *Gilberto Basseto (Gilbertina, Tina da Química)*, *Sandro M. Guizo (que tanto bem faz ao meu coração e tanta paciência, afinal de contas: “O senhor é Santo!”)* e *Alexandre Alencar (o Alê, diversidade)*; aos colegas de profissão (“Balada e Bancada”, como disse uma vez o *Rafa*): *Rafael Faria (Rafa, Mineiro, biólogo, paleobotânico e discutidor de interpretações paleobotânicas, da língua inglesa e de outros assuntos extra-ordinários)* e *Carmela Pereira (trucosa, geóloga, atualmente contratada, “Cicarelli” e “Coisa horrorosa”, que me apresentou à Ruth Lemos, musa inspiradora e nutricionista; e às versões dubladas do Batman & Robyn, “Você é apenas um menino...”)*.

Além dos colegas aqui do convívio do DGRN e do IG: as secretárias *Helena, Edinalva e Valdirene* (não me imagino defendendo essa dissertação sem a prontidão, eficiência e amizade da *Val*), os Técnicos de informática *Paulo, Ricardo e Moacir Cornetti* (muito grato por me ensinar a mexer nos

programas Autocad e Corel e solucionar problemas de impressão e outros) aos Professores Drs. *Vidal, Sueli* e *Giorgio* pela presteza em me solucionar dúvidas-de-corredor de depto. e pela amizade oferecida.

Não poderia deixar de agradecer também ao meu mentor/ iniciador científico *Prof. Dr. Glauco Machado* e também *Prof. Dr. Wesley Silva* dos primórdios do meu curso de Biologia (IB/ UNICAMP).

Agradeço também à co-orientadora da presente dissertação, *Dra. Mary E.C. Bernardes-de-Oliveira* (IGc/ USP) e à bióloga, *Maria Cristina de Castro-Fernandes* pelo convite de compor o grupo de pesquisa do projeto FAPESP nº 03/09407-4, intitulado “*Estudo paleoflorístico do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil*” (parte da presente dissertação é uma contribuição ao projeto), bem como agradeço à FAPESP pelos subsídios fornecidos via mesmo projeto: diárias e transporte (que proporcionaram a oportunidade ímpar de conhecer a Chapada do Araripe e os professores *D.L. Dilcher* e *D. Pons*) e sessões de MEV (IGc/ USP), que proporcionaram as belas estampas anatômicas.

Agradeço aos Senhores *Antonio Celso de Arruda Campos* (Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP), *José Artur Ferreira Gomes de Andrade* (Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe, Museu do Crato, DNPM, Crato, CE) e *Dr. Alexandre Magno Feitosa Sales* (Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, URCA, CE) pela hospitalidade e facilidades de acesso ao material fitofossilífero emprestado, bem como pelo material doado.

Agradeço ao *Prof. Dr. David Leonard Dilcher* (University of Florida) que tive o prazer de conhecer durante viagem ao Cariri, que me ensinou como bem fotografar, analisar e interpretar um fóssil e que me alertou a respeito da aparente similaridade morfológica não significar necessariamente afinidades, contribuindo atenciosamente nesse manuscrito.

Agradeço muito ao *Prof. Dr. João Semir* (Depto. Botânica, IB/ UNICAMP) pela boa vontade em sugerir interpretações e investigar os fitofósseis, pela disponibilidade e atenciosidade durante a arguição do projeto inicial de pesquisa de Mestrado, pelos importantes conhecimentos transmitidos durante curso ministrado sobre Monocotiledôneas e também pela divertida amizade compartilhada.

Aos professores doutores do Departamento de Botânica (IB/ UNICAMP): *Ana Maria Tozzi, Angela B. Martins, George J. Shepherd, Luíza S. Kinoshita, Marília de Moraes Castro, Maria do Carmo do Amaral, Sandra M.C. Guerreiro* e *Washington Ferreira Neto* pela atenção durante minhas consultorias à respeito de normas nomenclaturais, interpretações morfológicas e anatômicas, entre outras e por contribuírem na minha formação botânica.

À anatomista vegetal *Dra. Margarita Torres-de-Ricardi* (Centro Jardín Botânico, FC/ULA, Mérida, Venezuela), que de modo muito tranquilo propagou conhecimentos essenciais em anatomia vegetal e permitiu que as estruturas fossem apropriadamente descritas e interpretadas.

Agradeço profundamente aos membros da banca examinadora da presente dissertação, *Dra. Tania Lindner Dutra* (UNISINOS, RS) e *Dr. Alexandre C. Vidal* (IG/ UNICAMP, SP) que contribuíram de forma excepcional na revisão do manuscrito, aprimorando-o em termos de coesão, coerência e lançando questões intrigantes das potencialidades desse estudo.

Sem me esquecer da CAPES, pela bolsa de estudos concedida.

...Você,
precisa aprender Inglês,
precisa aprender o que eu sei,
e o que eu não sei mais,
e o que eu não sei mais,

Eu sei,
comigo vai tudo azul,
contigo vai tudo em paz,
vivemos na melhor cidade,
da América do Sul,
da América do Sul,

Você precisa, você precisa...

.....

...You know,
it's time now to learn Portuguese
it's time now to learn what I know
And what I don't know
And what I don't know

I know,
With me everything is fine
It's time now to make up your mind
We live in the biggest city
of South America
of South America

You must, you must...

(Os Mutantes, 1968)

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Histórico & Relevância científica	1
1.2. Objetivos	2
CAPÍTULO 2. LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA	3
2.1. Área de estudo	3
CAPÍTULO 3. CONTEXTO GEOLÓGICO DA BACIA DO ARARIPE	7
3.1. Evolução tectônica	7
3.2. Arcabouço estrutural	15
3.3. Seqüência tectônica & Andares locais	20
3.4. Seqüência Pós-Rifte	20
3.5. Estratigrafia & Sedimentologia	21
3.6. Seqüências sedimentares, Mapeamento geológico & Idades	25
3.7. Litologia da Formação Santana	29
3.8. Paleoambiente deposicional do Membro Crato	33
CAPÍTULO 4. MATERIAIS & MÉTODOS	39
4.1. Espécimes & Procedimentos	39
4.2. Análise laboratorial dos macrofitofósseis	40
4.3. Terminologia descritiva & Morfometria	44
CAPÍTULO 5. REGISTRO PALEOFLORESTICO DO MEMBRO CRATO	47
5.1. Registro Microflorístico	48
5.2. Registro Macroflorístico	55
CAPÍTULO 6. RESULTADOS	71
6.1. Sistemática paleontológica & Descrição	71
6.1.1. <i>Cratopteris fertilis</i> gen. et sp. nov.	71
6.1.2. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov.	92
6.1.3. <i>Iara ipaguassu</i> gen. et sp. nov.	124
CAPÍTULO 7. DISCUSSÃO	143
7.1. <i>Cratopteris fertilis</i> (Caytoniaceae, Caytoniales)	143
7.2. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> (Ephedraceae, Gnetales)	146
7.3. <i>Iara ipaguassu</i> (<i>Incertae sedis</i> , ? Gnetales/ ? Angiospermae)	148
7.4. Estimativas de Diversidade taxonômica da Paleoflora Crato	150
7.5. Contexto paleoflorístico global & Distribuição fitogeoprovincial	153
7.6. Relações com outras paleofloras eocretáceas	158
7.7. Implicações paleoambientais, paleoclimáticas & tafonômicas	163
CAPÍTULO 8. CONCLUSÕES	169
CAPÍTULO 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	171

ÍNDICE DAS FIGURAS & TABELAS

FIGURA 2. Localização geográfica da área de estudo	5
FIGURA 3.1. Localização geográfica da Bacia do Araripe & bacias Interiores do NE	9
FIGURA 3.2. Fases da fragmentação do Gondwana durante o Mesozóico	13
FIGURA 3.3. Esquema da separação da Am. do Sul e África, durante o Aptiano/Albiano	17
FIGURA 3.4. Arcabouço estrutural da Bacia do Araripe: lineamentos & falhas	17
FIGURA 3.5. Histórico das propostas de nomenclatura estratigráfica da Bacia do Araripe	23
FIGURA 3.6. Mapa geológico da Bacia do Araripe: seqüências sedimentares	27
FIGURA 3.7. Quadro-resumo da coluna cronolitoestratigráfica da Bacia do Araripe	31
FIGURA 3.8. Modelo de lago salino estratificado: paleoambiente deposicional do Mb. Crato	35
FIGURA 3.9. Reconstrução do sistema deposicional & distribuição paleoflorística do Mb. Crato	35
FIGURA 4. Vistas dos afloramentos, Lajeiro “Pedreira Triunfo”, entre N.Olinda e S.do Cariri	41
TABELA 5.1. Registro microflorístico da Paleoflora Crato: lista sistematicamente organizada	49
FIGURA 5.1. Palinomorfos característicos ocorrentes na micropaleoflora Crato	53
FIGURA 5.2. Zonas hipotéticas de distribuição da Paleoflora Crato por dados palinológicos	53
TABELA 5.2. Registro macroflorístico da Paleoflora Crato: lista sistematicamente organizada	56
FIGURA 5.3. Pteridófitas filicaleanas e Gimnospermas coniferalenas da macropaleoflora Crato	59
FIGURA 5.4. Gimnospermas gnetaleanas da macropaleoflora Crato	65
FIGURA 5.5. Angiospermas da macropaleoflora Crato	69
FIGURA 6.1. <i>Cratopteris fertilis</i> gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales), Holótipo MPMA.30-0028.95	73
FIGURA 6.2. Folhagem de <i>Cratopteris fertilis</i> gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales)	75
FIGURA 6.3. Ramificações de <i>Cratopteris fertilis</i> gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales)	77
FIGURA 6.4. Ramos férteis <i>Cratopteris fertilis</i> gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales)	79
FIGURA 6.5. Reconstrução artística de <i>Cratopteris fertilis</i> gen. et sp. nov.	81
TABELA 6.1. Comparações morfológicas e morfométricas de <i>C. fertilis</i> com a literatura	85
FIGURA 6.6. Reconstruções de outras pteridospermas mesozóicas comparadas à <i>C. fertilis</i>	87
FIGURA 6.7. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales), Parátipo GP3E/6037a	97
FIGURA 6.8. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales), Parátipo GP3E/5805	99
FIGURA 6.9. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales), Holótipo GP3E/0004	101
FIGURA 6.10. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov. Parátipos GP3E/0002a,b; GP3E/0003	103
FIGURA 6.11. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov.: Caracteres anatômicos I	107
FIGURA 6.12. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov.: Caracteres anatômicos II	109
FIGURA 6.13. <i>Araripephedra papiliofoliata</i> gen. et sp. nov.: Caracteres anatômicos III	111
TABELA 6.2. Comparações morfológicas e morfométricas de <i>A.papiliofoliata</i> com a literatura	115
FIGURA 6.14. Reconstruções de outras gnetaleanas efedróides comparadas à de <i>A.papiliofoliata</i>	117
FIGURA 6.15. Caracteres epidérmicos da atual espécie <i>Ephedra foliata</i> Boss: comparações anatômicas	121
FIGURA 6.16. <i>Iara ipaguassu</i> gen. et sp. nov. (<i>Incertae sedis</i> ,?Gnetales/?Angiospermae), Holótipo GP3E/9106	127
FIGURA 6.17. Detalhes morfológicos de <i>Iara ipaguassu</i> gen. et sp. nov., Holótipo GP3E/9106	129
FIGURA 6.18. <i>Iara ipaguassu</i> gen. et sp. nov., Parátipos: GP3T/2431, 2432, 2433, 2434 e MPSC/PL955	131
FIGURA 6.19. Comparações morfológicas de <i>Iara ipaguassu</i> com a atual erva alismataleana <i>Ruppia</i>	139
FIGURA 7. Evolução do fitogeoprovincialismo durante o Eocretáceo	155



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS
ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Novas Gimnospermas e possível Angiosperma da Paleoflora Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.

RESUMO

Dissertação de Mestrado

Jean Carlo Mari Fanton

Fitofósseis inéditos excelentemente preservados na forma de impressões/ substituições são descritos e revelam novas espermatófitas da Paleoflora Crato, proveniente dos calcários laminados do Membro Crato, Formação Santana, Cretáceo Inferior, Aptiano da Bacia do Araripe, Ceará, Nordeste do Brasil. Importantes lacunas taxonômicas da paleoflora deverão ser preenchidas a partir de três novos táxons, com designações já sugeridas e que futuramente serão erigidos através de publicações: *Cratopteris fertilis*, uma gimnosperma basal (pteridosperma mesozóica), afim da família Caytoniaceae, ordem Caytoniales, preservada como um galho portador de folhagem composta com padrão reticulado típico e de ramificações férteis (cupuladas e sinangiadadas) organicamente conectadas, fato inusitado na literatura do grupo; *Araripephedra papiliofoliata*, uma gimnosperma derivada, afim da família Ephedraceae, ordem Gnetales, preservada na forma de caules articulados, ramificações caulinares opostas estéreis de folhas amplas, opostas e férteis com estróbilos solitários pedunculados, abundantes raízes, além de excepcionais detalhes anatômicos externos e internos preservados. As partes vegetativas e reprodutivas compõem uma planta completa, fato inédito na literatura do grupo. Alguns desses caracteres revelam profundas semelhanças com o atual gênero *Ephedra* L., confirmando as afinidades efedráceas da nova espécie; *Iara ipaguassu* (*Incertae sedis*), possível gnetaleana ou ainda uma monocotiledônea alismataleana, preservada como um eixo articulado e lenhoso, com sucessivos verticilos de ramificações tubulares a cilíndricas, áfilas, delgadas e flexíveis. Tais espermatófitas distribuíam-se em habitats distintos ao redor do sistema lacustre do Membro Crato: *Cratopteris fertilis* foi um arbusto/ arvoreta que habitava áreas não inundáveis, compondo estratos intermediários do dossel de florestas dominadas por gimnospermas; *Araripephedra papiliofoliata* foi um sub-arbusto de porte muito reduzido, rasteiro, caracteristicamente xerófilo, desenvolvendo-se em moitas devido à propagação vegetativa, fortemente ancorado ao substrato poroso de áreas secas expostas à radiação solar e vivendo sob tufo de outras gimnospermas xerófitas; *Iara ipaguassu*, de design sugestivamente hidrodinâmico e muito similar às atuais ervas aquáticas alismataleanas, foi possivelmente uma hidrófila que vivia submersa em ambientes aquáticos do amplo sistema lacustre, influenciados por deltas/ estuários que garantiam condições físico-químicas não adversas até o período de estiagem. Caracteres morfológicos e anatômicos (por exemplo os tipicamente xeromórficos) e as implicações tafonômicas e paleoecológicas aportadas a partir da análise dos espécimes permitiram sugerir a grande variedade de paleohabitats existentes ao redor do paleoambiente deposicional e corroborar assim condições climáticas predominantemente quentes, de altas taxas de evaporação, porém marcadamente sazonais, com ciclos úmidos a secos.



UNICAMP

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS
ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

New Gymnosperms and ? Angiosperm from the Crato Palaeoflora, Early Cretaceous of Araripe Basin, Northeastern Brazil.

ABSTRACT

Master degree dissertation

Jean Carlo Mari Fanton

Unknown phytofossils well-preserved as impressions-replacements are described and reveal new spermatophytes from the Early Cretaceous Crato Palaeoflora, which is preserved in the Crato Member laminated limestones, Santana Formation, Aptian, Araripe Basin, Ceará State in the northeastern of Brazil. Three new *taxa* are proposed: *Cratopteris fertilis*, *Araripephedra papiliofoliata* and *Iara ipaguassu*. These taxonomic novelties will be submitted to publication in specific journals. *Cratopteris fertilis* is a basal gymnosperm (mesozoic seed fern) related to the Caytoniaceae family, Caytoniales order, preserved as a twig bearing of compound foliage with typical reticulate venation and fertile branches (bearing cupules and synangia), organically connected, that is reported for the first time in the group literature. *Araripephedra papiliofoliata* is a derived gymnosperm, related to the Ephedraceae family, Gnetales order, preserved as articulated stems with sterile and fertile opposite branches. The sterile ones bear large opposite leaves, and the fertile, with non-compound pedunculate strobili. The roots are dense. Furthermore, exceptional anatomic details (external and internal) are exhibited. All these parts are attached, in a whole plant. This fact is totally new in the literature. Some of these features reveal deep similarities with extant genus *Ephedra* L. supporting the fossil ephedracean affinity. *Iara ipaguassu* (*Incertae sedis*), a possible gnetalean or an alismatalean monocot, is preserved as a wood articulated axis with successive whorls of tubular to cylindrical, flexible, thin, leafless branches. Such plants possibly inhabited distinct habitats around Crato lacustrine system. *Cratopteris fertilis* was probably a shrub or a small tree which inhabited non-flooded areas compounding the intermediate strata in the canopy gymnosperm forests. *Araripephedra papiliofoliata* was a sub-shrub, with caulinar branches erect or prostrate, typically xerophyllous, and that grew like bush formations due to the vegetative propagation. This underbrush was strongly stucked to the porous substrate in dry areas exposed to sun light, and living under the xeromorphic gymnosperms tufts. *Iara ipaguassu* of hydrodynamic design and very similar to the extant alismatalean aquatic herbs, might have been a hydrophyll which lived submerged in aquatic environments of wide lacustrine system with delta/ estuarine influence. Morphological and anatomical characters from studied specimens and their taphonomic and palaeoecological implications allowed to suggest a diversity of palaeohabitats around the depositional palaeoenvironment, and confirmed mostly warm climatic conditions with high evaporation rates, although pronounced seasonal with cycles from moisture to dry ones.

Capítulo 1. INTRODUÇÃO

1.1. Histórico & Relevância científica

Desde o século 19, a Bacia do Araripe, localizada no interior da região nordestina, já despertava profundo interesse científico nos naturalistas vindos da Europa e da América do Norte. Tais naturalistas pioneiramente tiveram contato com o maior legado que a “Chapada do Araripe”, a partir daquela data ofereceria: o seu inestimável registro paleontológico. Provém da Chapada do Araripe o primeiro registro fóssil em terras brasileiras, publicado na “*Reisen in Brasilien*” pelos ilustres Spix & Martius (1828-31). O fóssil, identificado como um exemplar de peixe, pertencia à peculiar ictiofauna contida nos nódulos calcários do Membro Romualdo os quais, alguns anos mais tarde, se tornariam célebres a partir da análise cuidadosa de, entre outros, Agassiz (1841).

A partir da sucessão de excepcionais descobertas fósseis da fauna, tais como insetos, crustáceos, peixes, anfíbios, tartarugas, crocodilos, dinossauros, pterossauros, e da flora, tais como plantas espermatófitas e não-espermatófitas, o termo “a mais célebre ocorrência paleontológica brasileira” ficou definitivamente cunhado a partir das últimas décadas do século 20.

Mundialmente reconhecidas por contar com não apenas um, mas dois *fossil-lagerstätten* (os membros Crato e Romualdo, empilhados na Formação Santana) e assim oferecer excepcionais preservações faunística e florística, em termos de abundância, altíssima biodiversidade e de qualidade (Maisey, 1991, 1993; Martill 1990, 1993; Martil *et al.* 2005), tais rochas sedimentares da Bacia do Araripe têm proporcionado magníficas contribuições ao conhecimento da vida pretérita, especialmente do Eocretáceo.

O registro paleoflorístico relativo aos estratos do Cretáceo Inferior é considerado relativamente raro no hemisfério Sul (Dilcher, 2001), inclusive no Brasil. A importância dos atributos da paleobiota do Membro Crato vai além da sua rara ocorrência e beleza, tangenciando o contexto decisivo da época na qual essas plantas e animais se desenvolveram. O Eocretáceo foi um tempo crucial para as floras globais, com implicações na configuração atual das mesmas (Wing & Sues, 1992; Selden & Nudd, 2005).

Ao contrário do presente e prodigioso domínio das angiospermas, o documentário revela que as gimnospermas reinaram absolutas até o início do Cretáceo, quando ocorreram as primeiras

grandes irradiações das plantas com flores (Crane & Lidgard, 1989). A partir desse intervalo, gradativamente esse grupo expandiu-se e se diversificou (Crane *et al.*, 1995; Dilcher, 2000). Adicionalmente, a distribuição paleogeográfica das primeiras linhagens de angiospermas sugere que as terras tropicais inseridas no domínio equatorial árido foram o possível cenário evolutivo inicial do grupo e globalmente tais ocorrências paleoflorísticas são escassas (Hickey & Doyle, 1977; Vakhrameev, 1984, citado em Meyen, 1987; Lupia *et al.* 1999). A ocorrência da Paleoflora Crato coincide com esse panorama em tempo e espaço: durante o Eocretáceo, a porção nordeste das terras gondwânicas brasileiras (e africanas) estavam proximamente posicionadas e localizadas nesse cinturão árido.

Apesar do considerável potencial paleobotânico da Paleoflora Crato, a mesma não vinha sendo investigada com a devida atenção até a década passada, sobretudo pelos pesquisadores nacionais. Parte do presente estudo é uma contribuição ao projeto FAPESP (nº 03/09407-4), intitulado “Estudo Paleoflorístico do Membro Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil”, coordenado pela Dra. Mary E.C. Bernardes-de-Oliveira, credenciada à Universidade de São Paulo.

1.2. Objetivos

A principal meta visada pelo presente trabalho foi o estudo paleobotânico profundo de três inéditos *taxa* de espermatófitas selecionadas da Paleoflora Crato, de possíveis afinidades gimno e angiospérmicas. A análise taxonômica propiciou a detalhada descrição morfológica e anatômica dos espécimes, incluindo-os numa proposta sistemática. As considerações tafonômicas, tidas como complementares ao objetivo principal, permitiram gerar interpretações do paleoambiente de vida e do paleoambiente deposicional, levando-se em conta os processos preservacionais que determinaram as características dos fitofósseis. Interpretações paleoclimáticas, paleoecológicas e evolutivas, decorrentes das outras análises, também constituíram os objetivos da atual pesquisa.

Capítulo 2. LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA

2.1. Área de estudo

Os macrofósseis selecionados para o presente trabalho provêm das camadas basais do Membro Crato, unidade inferior da Formação Santana da Bacia do Araripe, região nordeste do país. Tais estratos afloram ao longo do flanco da Chapada do Araripe, na região do Vale do Cariri, entre os centros urbanos de Santana do Cariri e Nova Olinda, sul do estado do Ceará (CE) caracterizando assim a área de estudo (**Figura 2**).

Entidade geomorfológica da Bacia do Araripe, a Chapada homônima ressalta-se como uma superfície tabular elevada, alongada no sentido leste-oeste, com cerca de 6,2 mil km². De relevo monotonamente plano e limitada por escarpas íngremes e erosivas, a chapada tem cotas altimétricas variando de 800 a 1.000 m de altitude. Apenas as rochas sedimentares da unidade estratigráfica mais superior (Formação Exu) constituem este visível platô que se estende pela depressão periférica do Vale do Cariri ao norte e a nordeste, onde afloram as rochas sedimentares mais antigas da bacia (Assine, 1990).

O Vale do Cariri cuja altitude média é de 500 m, insere-se no domínio semi-árido do nordeste brasileiro, denominado de Caatinga. A fisionomia vegetal dominante dos sertões secos corresponde à vegetação xerofítica endêmica, de porte arbustivo e distribuição esparsa devido ao característico contexto regional climático e hidrológico. De clima muito quente e sazonalmente seco, as temperaturas médias atingem 25-30 °C nos meses de novembro a dezembro e os cursos de água são sazonais, caracterizando rios intermitentes periódicos (Ab'Sáber, 2003).

Embora situado no contexto semi-árido, o Vale do Cariri apresenta índice de precipitação maior que o da média regional, além da presença de expressivos aquíferos, propiciando uma região de microclima úmido o que justifica o elevado contingente demográfico, ressaltando-se cidades como Juazeiro do Norte e Crato, no estado do Ceará.

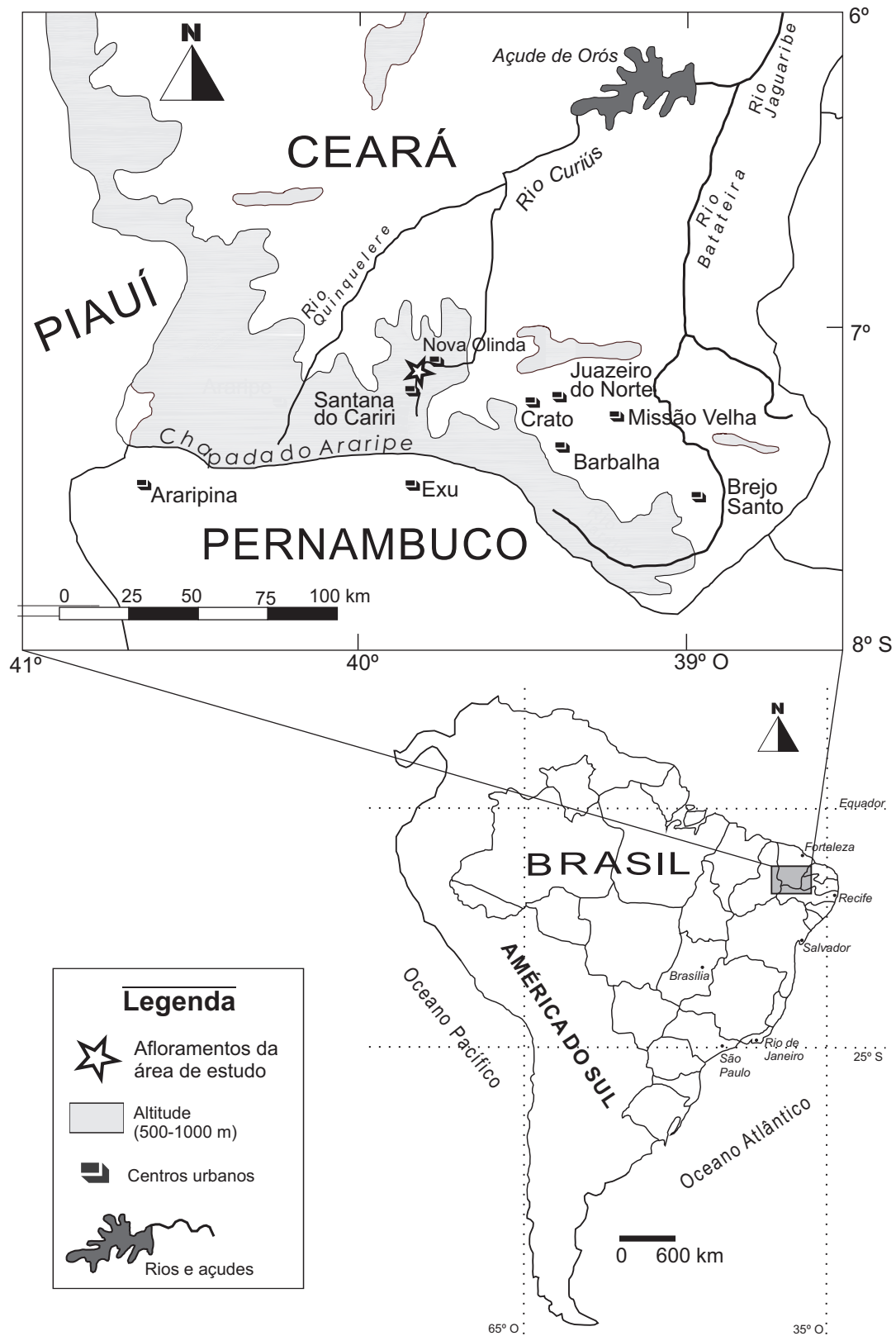


Figura 2. Localização geográfica da área de estudo: O Vale do Cariri e a Chapada do Araripe, sul de estado do Ceará (NE do Brasil). Modificado de Weiszflög (2002).

Capítulo 3. CONTEXTO GEOLÓGICO DA BACIA DO ARARIPE

O presente capítulo sumariza o contexto geológico na qual a paleobiota do Membro Crato (Formação Santana, Bacia do Araripe) está inserida, descrevendo os aspectos tectônico-estruturais, sedimentológicos, estratigráficos e paleontológicos.

A Bacia do Araripe (07°00' e 08°00' de latitude Sul e 38°30' e 41°00' de longitude Oeste) localiza-se no interior da região nordeste brasileira (**Figura 3.1**), cobrindo uma área de aproximadamente 9 mil km², com formato aproximadamente retangular, na região limítrofe dos estados: Piauí (PI), Ceará (CE), Pernambuco (PE) e Paraíba (PB), (Assine, 1990).

Insere-se num conjunto de pequenas a médias bacias, tradicionalmente referidas como Bacias Interiores do Nordeste (**Figura 3.1**), do qual fazem parte também as bacias de Rio do Peixe, Iguatu e Icó, entre outras. De todas é a mais extensa e estudada, além de ser considerada a mais complexa, por sua evolução poli-histórica (Ghignone *et al.* 1986; Assine, 1990, 1992; Brito-Neves, 1990).

Localizadas entre as bacias Potiguar, do Parnaíba e do Tucano-Jatobá as bacias Interiores do Nordeste têm a sua evolução histórica nítida e intimamente relacionada aos eventos tectônicos que culminaram na fragmentação do Gondwana e na abertura do Oceano Atlântico Sul ao longo do Mesozóico (Almeida, 1967; Assine, 1990; Berthou, 1990; Brito-Neves, 1990).

3.1. Evolução tectônica

Os arranjos paleogeográficos e as rotas migratórias das terras Gondwânicas que resultaram em sua fragmentação e na gênese do Oceano Atlântico Sul estão resumidos a seguir. Tal discussão é necessária já que contextualiza a América do Sul (e por consequência a região nordestina do Brasil) em relação aos eventos tectônicos maiores.

Posteriormente, é apresentada a caracterização do arcabouço estrutural da Bacia do Araripe, salientando-se a seqüência sedimentar de idade aptiana-albiana (Cretáceo Inferior). Nesta seqüência estão inseridas as camadas da Formação Santana, que contém o *fossil-lagerstätte* “Membro Crato”, do qual são provenientes os fitofósseis objetos deste estudo.

Contudo, não é do propósito do capítulo discutir em profundidade toda a evolução tectônica da bacia. Para uma explanação mais detalhada, recomenda-se consultar Assine (1990,

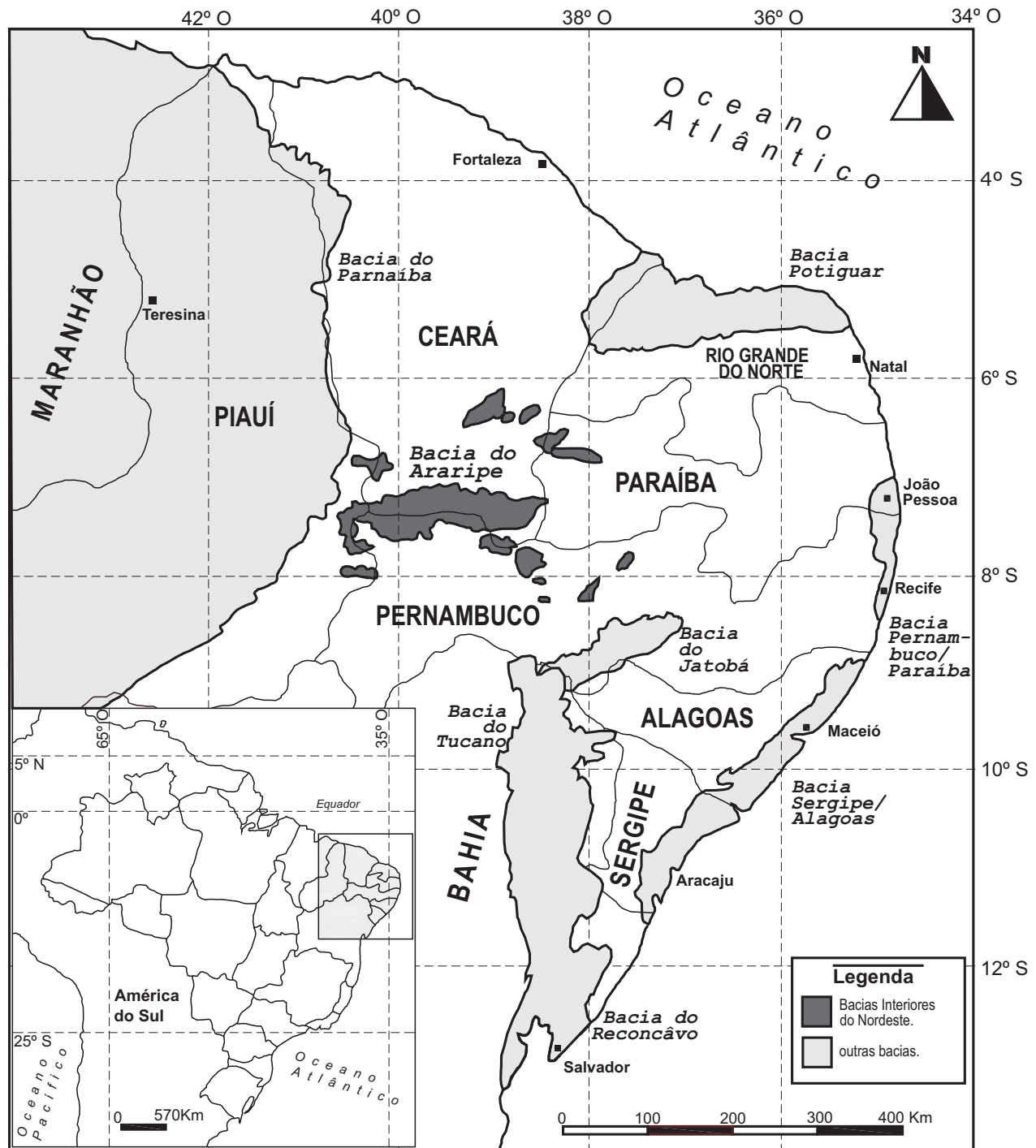


Figura 3.1. Localização geográfica da Bacia do Araripe inserida do conjunto das Bacias Interiores do Nordeste Brasileiro (modificado de Assine, 1990).

1992, 1994), Berthou (1990), Brito-Neves (1990), Ghignone *et al.* (1986), Pitman III *et al.* (1993), Ponte & Appi (1990) e Ponte & Ponte-Filho (1996).

A história da fragmentação do *Gondwana* (**Figura 3.2**) remonta à quebra do *Pangea*, que se estendeu do Neotriássico ao Eojurássico, resultando na separação dos super-continentes *Laurasia* (América do Norte e Eurásia) e *Gondwana* (América do Sul, África, Índia, Antártica e Austrália). Tais intervalos de tempo foram caracterizados por intensa atividade vulcânica, deriva e atenuação da litosfera continental (Dewey *et al.* 1973).

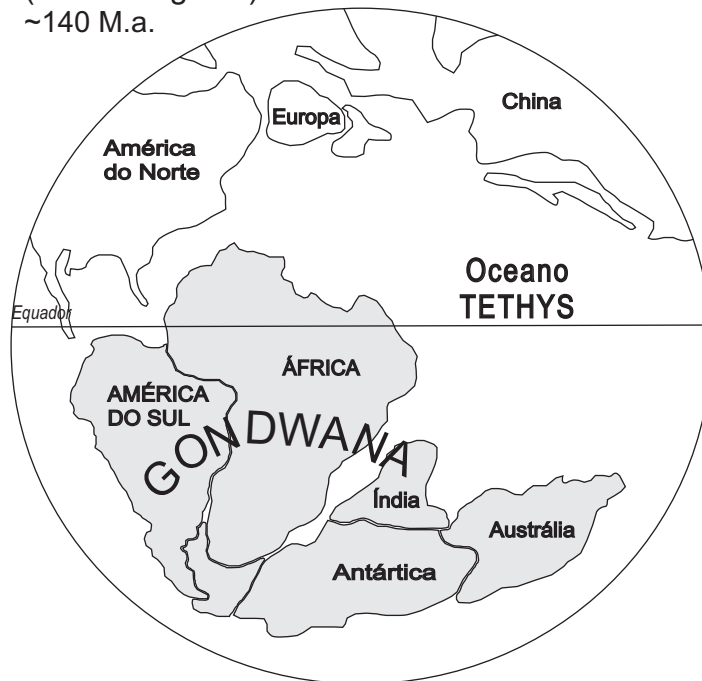
A etapa seguinte que se desenrolou durante o Neojurássico caracterizou-se por um sistema de *rifte* que destacou Índia e Antártica das massas continentais Africana e Sul-Americana (Norton & Sclater, 1979), contudo se manteve a conexão entre as Américas do Norte e Sul. O início da abertura do Oceano Atlântico Sul ocorreu nessa época, iniciando-se pela porção meridional do *Gondwana* e evoluindo progressivamente em direção norte (Pitman III *et al.* 1993; Scotese *et al.* 1999).

Na seqüência, no Eocretáceo, durante o Valanginiano (mais precisamente há 135 Ma) a América do Norte separou-se por completo da América do Sul. O Atlântico Sul continuava a se abrir em direção boreal até a depressão *Benoue*, mantendo-se ainda intacta a conexão entre América do Sul e África, a norte desta depressão (Rabinowitz & LaBrecque, 1977; Rabinowitz, 1979; Pitman III *et al.* 1993; Scotese *et al.* 1999).

As lineações magnéticas e as zonas de fratura do atual Atlântico Sul descrevem uma abertura simples entre a América do Sul e África. Durante o Eocretáceo, provavelmente a África sofreu considerável extensão ao longo da depressão *Benoue* (**Figura 3.3**) e por este motivo, por um breve tempo, a mesma comportou-se como duas placas rígidas (Pindell & Dewey, 1982). Durante o Aptiano iniciou-se a separação da porção nordeste da América do Sul em relação à porção noroeste da África, até que no Albiano, mais precisamente há 106 Ma (Rabinowitz, 1979) os dois continentes já haviam se afastado o suficiente para o estabelecimento do recente assoalho oceânico (**Figura 3.3**) e finalmente ambos estavam separados por completo (Pitman III *et al.* 1993).

Uma visão alternativa, embora não amplamente aceita, sobre uma separação muito mais complexa da América do Sul e da África é apresentada por Popoff (1988). O autor propõe que a placa Sul-Americana consistiria em pelo menos três sub-placas, as quais foram seqüenciais e sobrepostas ao invés de sincrônicas. De acordo com o modelo, durante a separação, movimentos

Neojurássico
(Kimmeridgiano)
~140 M.a.



Intervalo Eo-Neocretáceo
(Albiano-Cenomaniano)
~ 96 M.a.

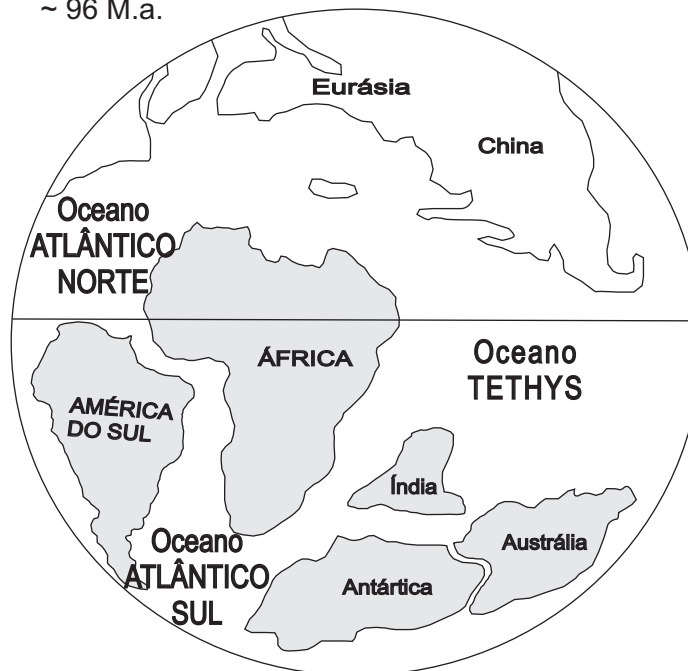


Figura 3.2. A fragmentação do Gondwana e a abertura do Oceano Atlântico Sul: Fases inicial (Neojurássico) e final (final do Eocretáceo). *Adaptado de Rabinowitz (1979) e Scotese et al. (1999).*

rotacionais da América do Sul devem ter ocorrido ao longo de um eixo situado na região cearense (Szatmari *et al.* 1987). Tal rotação produziria compressões ao norte dos dois continentes, possivelmente resultando em conexões secundárias efêmeras, representadas talvez por ilhas ou pontes de terra e que podem ter sido mantidas durante considerável espaço de tempo até o estabelecimento do nascente assoalho oceânico (Maisey, 1993).

3.2. Arcabouço estrutural

A Bacia do Araripe localiza-se na parte central da Província Estrutural Borborema (Brito-Neves, 1975, Almeida *et al.* 1977, Almeida & Hasui, 1984) e está assentada sobre o embasamento cristalino do Sistema de Dobramentos Piancó-Alto Brígida (Cordani *et al.* 1984; Brito-Neves *et al.* 1990). Trata-se de uma bacia intracratônica pertencente à depressão Araripe-Potiguar (Mabesoone *et al.* 1994), com rochas paleozóicas e mesozóicas.

Os atuais blocos do Embasamento Proterozóico no Brasil incluem grandes áreas que formavam uma contínua, porém fraturada região megacratônica que precedeu a abertura do Oceano Atlântico Sul durante o Mesozóico (Almeida, 1967, Almeida *et al.*, 1976, 1977 e Brito-Neves, 1975).

Este embasamento cristalino continha numerosas mega-falhas que foram posteriormente reativadas, especialmente durante o Eocretáceo e que se tornariam locais propícios à sedimentação, tais como as bacias marginais brasileiras e angolanas. Essas bacias tornaram-se preciosos registros da abertura e evolução do Atlântico Sul durante o Mesozóico. As similaridades litoestratigráficas e paleontológicas encontradas em bacias marginais mesozóicas do Brasil e Angola (Brito & Campos, 1982, 1983; Campos *et al.* 1990) corroboram a separação da América do Sul e África.

As descontinuidades estruturais do embasamento preexistentes e a deriva continental em processo nessa etapa evidenciam o conceito de *rifte* de litosfera ativada. A resultante distensional NE-SW, responsável por um grande número de *riftes* do Nordeste Oriental, na Bacia do Araripe e fora dela, tem como causa a transmissão lateral de energia mecânica e como efeito, as reativações promovidas em antigas suturas do embasamento, de direção NW-SE principalmente, conforme **Figura 3.4** (Crepani, 1987; Brito-Neves, 1990).

Outros fatores, como ausência de vulcanismo e inexistência de domos precedendo o rifteamento, permitem caracterizar esta etapa como *rifte* de litosfera ativada. O verdadeiro foco

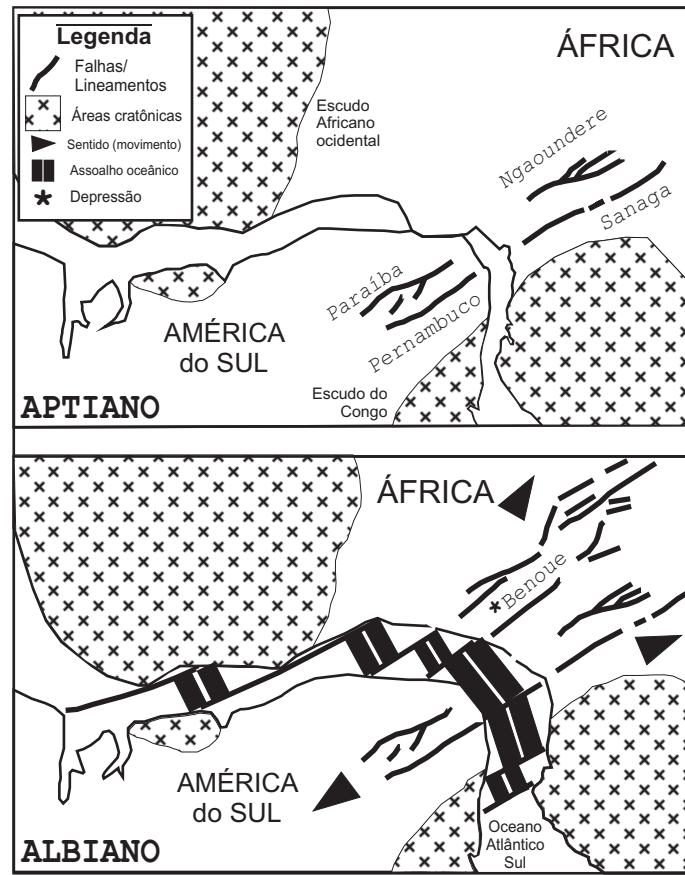


Figura 3.3. Esquema da separação do nordeste da América do Sul e borda ocidental da África, durante o Eocretáceo: Acima, um sistema de *rifte* dominado pela reativação de antigas megafalhas. Abaixo, o assolho oceânico nascente. Modificado de Berthou (1990).

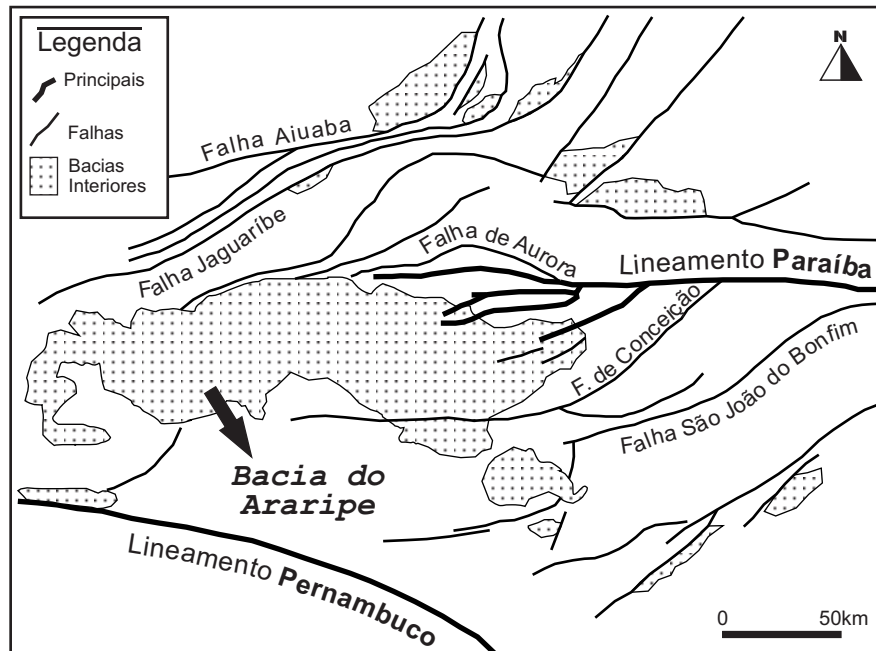


Figura 3.4. Esquema dos principais lineamentos e falhas na região das bacias interiores do NE Brasileiro. Os lineamentos Paraíba e Pernambuco (antigas fraturas do megacrátón Brasileiro) delimitam estruturalmente a Bacia do Araripe e são contínuos às falhas transformantes do atual assolho oceânico Atlântico Sul. Modificado de Brito-Neves (1990).

de ativação mantélica estava distante, na crista meso-oceânica nascente, com registros que adentram o Nordeste. A Bacia do Araripe é tida como resposta remota, no interior da placa continental, dos precursores da porção oceânica da litosfera e da separação dos continentes, resposta esta sujeita ao substrato herdado (Brito-Neves, 1990).

Apesar da escassez de registros de rochas ígneas mesozóicas na Bacia do Araripe, uma série de afloramentos de basalto extrusivo pode ser observada no estado do Maranhão, vestígios de uma extensa província basáltica de idade jurássica superior a cretácica inferior (Fodor *et al.* 1990). Tais registros ígneos estão alinhados com a Bacia do Araripe e com o Sistema Transpressional de Patos-Seridó que constitui uma das maiores estruturas controladoras da morfologia da Bacia do Araripe (Corsini *et al.* 1991).

O processo de separação da porção nordeste brasileira do continente africano estendeu-se durante todo o Eocretáceo. Desta maneira, a separação da parte nordeste Sul-Americana da borda ocidental Africana ocorreu durante o Aptiano, com um *rifte* dominado por amplos sistemas fluviais. Sucessivamente, durante o Albiano o assoalho oceânico começou a se estabelecer, apesar de escassa evidência desta atividade vulcânica extrusiva no registro da Bacia do Araripe (Berthou, 1990).

Falhas transformantes presentes no assoalho oceânico atual podem ter sido originadas pela reativação de antigas fraturas nos blocos cratônicos. No escudo brasileiro, os lineamentos de Pernambuco e Paraíba (ou falha Patos) são bem correlacionados às zonas de falha de *Sanaga* e *Ngaoundere* (**Figuras 3.3**) do centro-oeste Africano (Berthou, 1990; Brito-Neves, 1990).

A Bacia do Araripe é nitidamente delimitada por falhas, sobretudo pelos lineamentos Paraíba e Pernambuco, ambas fraturas pré-cretácicas reativadas durante a fase de abertura do Atlântico Sul (**Figura 3.4**) que condicionaram seu arcabouço estrutural (Brito-Neves, 1990). O amplo mapeamento das falhas nos sedimentos antigos das bacias interiores nordestinas sugere falhamentos reativados durante o Neojurássico e início do Eocretáceo. Contudo se for acompanhada a sucessão de movimentos ao longo destas falhas (principalmente em alguns afloramentos sobrepostos ao Lineamento Paraíba) constata-se que aparentemente pouco movimento ocorreu após o final do Albiano ou início do Cenomaniano, correspondendo a um momento de calma tectônica (Berthou, 1990).

3.3. Seqüência tectônica & Andares locais

A evolução tectônica da Bacia do Araripe foi elucidada a partir da análise do poço de sondagem 2-AP-1-CE (Araripe, CE) perfurado pela empresa PETROBRAS S.A. Ponte Filho (1992) e Ponte & Ponte-Filho (1996) ofereceram uma reconstituição detalhada da geohistória da Bacia do Araripe, identificando três seqüências sucessivas de evolução tectônica e seus respectivos andares locais: **1. Pré-Rifte** (Andar Dom João), **2. Sin-Rifte** (Andar Rio da Serra) e **3. Pós-Rifte** (Andar Alagoas). Em sua evolução, a Bacia do Araripe comportou-se como uma *bacia Interior Simples*, formada por efeito de estiramento crustal durante a seqüência 1; como uma bacia tipo *Rifte Intra-continental* durante a seqüência 2 e como *bacia Interior Simples* durante a seqüência 3. A Seqüência Pós-Rifte é de particular interesse e será referida a seguir já que as camadas do Membro Crato foram depositadas durante tal seqüência tectônica.

3.4. Seqüência Pós-Rifte

Conforme Ponte & Ponte-Filho (1996) a seqüência Pós-Rifte trata do último ciclo sedimentar transgressivo/ regressivo (T/R) que corresponde às unidades litoestratigráficas do **Grupo Araripe**, detalhada a seguir.

Durante o Neoptiano foram depositados os sedimentos flúvio-lacustres da Formação Rio da Batateira, preenchendo as rasas depressões formadas sobre os *riftes* neocomianos, então já assoreados e submetidos à erosão.

No final do **Neoptiano** e até a passagem do **Aptiano** para o **Albiano**, a inundação prosseguiu formando um extenso lago que ultrapassava os limites dos citados *riftes*. Gradualmente, a sedimentação passou a se fazer sob ambiente lacustre, dando origem às camadas do **Membro Crato**, da **Formação Santana**, depositadas sobre plataformas distais mais rasas.

Durante o Mesoalbiano, uma episódica ingressão marinha deixou como registro as camadas evaporíticas do Membro Ipubí, as camadas de ambiente marinho-raso do Membro Romualdo e as camadas de ambiente transicional litorâneo da Formação Arajara. A partir daí, inicia-se a fase regressiva, dando espaço à sedimentação fluvial da Formação Exu, já no final do Albiano, ou talvez, início do Cenomaniano.

3.5. Estratigrafia & Sedimentologia

A estratigrafia da Bacia do Araripe foi extensivamente analisada desde o início do século 20 por inúmeros trabalhos (Small, 1913; Beurlen, 1962, 1963, 1971; Moraes *et al.*, 1962; Lima 1979a; Silva, 1986; Assine, 1990, 1992; Berthou, 1990; Ponte & Appi, 1990; Ponte-Filho, 1992; Martill, 1993), contudo ainda hoje permanece em discussão dado que sua nomenclatura é objeto de divergência entre vários autores. A **Figura 3.5** resume os vários esquemas estratigráficos propostos para a seqüência sedimentar da Bacia do Araripe.

Históricos dos estudos estratigráficos da Bacia do Araripe foram publicados por Brito (1990) e Maisey (1991), enquanto mudanças na nomenclatura estratigráfica foram propostas por Silva (1986), Martill (1993) e Neumann & Cabrera (1999), embora não amplamente aceitas.

A tradicional nomenclatura, proposta pioneiramente por Small (1913) e incrementada por autores posteriores (Beurlen, 1962, 1963, 1971 e outros) classificava a Bacia do Araripe segundo apenas critérios litoestratigráficos. Para Martill (1993), infelizmente tal sistema “simplista” falhava por não refletir a complexa e dinâmica história tectônica da bacia, bem como a diversidade de paleoambientes representados.

A nomenclatura estratigráfica adotada nesta dissertação está de acordo com a revisão da coluna estratigráfica proposta por Ponte & Appi (1990), **Figura 3.5**, tectonicamente embasada a partir do trabalho de Ponte & Ponte-Filho (1996), anteriormente mencionado.

Esta seqüência estratigráfica proposta por Ponte & Appi (1990) vem sendo amplamente aceita na literatura geológica nacional, inclusive em trabalhos gerados pela empresa PETROBRAS S.A. Contudo, mudanças na nomenclatura estratigráfica foram propostas por pesquisadores estrangeiros e estas vêm sendo largamente adotadas na literatura geológica internacional (p. ex., Neumann *et al.* 2003, Martill *et al.* 2005, entre outros).

A principal mudança diz respeito à atribuição de categoria de “Formação” aos habituais membros da Formação Santana, como pode ser visualizado na **Figura 3.5**. Conforme Martill (1993), estudos na bacia revelaram diferenças litológicas dentro de cada antigo Membro e que estes por sua vez requerem *status* de Formação, uma vez que refletiriam mais apropriadamente a complexa história sedimentológica da Bacia do Araripe.

Desta maneira, os usuais membros Crato e Ipubí foram elevados à categoria de “Formação” e adicionalmente foram erigidos novos membros dentro de cada uma destas formações, sendo eles em ordem ascendente: membros *Nova Olinda*, *Barbalha* e *Jamacaru*

Small (1913)	Moraes et al. (1962)	Beurlen (1962)		Beurlen (1963)	Beurlen (1971)	Lima (1979)	Silva (1986)	Assine (1990, 1992)		Berthou (1990)	Ponte & Appi (1990)		Martill (1993)
Arenitos Superiores	Arenito Superior	Formação Exu		Formação Exu	Formação Exu	Fm. Exu	Fm. Exu	Fm. Exu	Sup. Inf.	Fm. Exu	Fm. Exu Fm. Arajara		Fm. Exu
Calcáreo Santa Ana	Calcário Santana	Formação Santana	Calcários sup.	Formação Santana	Formação Santana	Mb. Ro- mualdo Mb. Ipubí Mb. Crato	Fm. Santana Fm. Ara- ripina	Fm. Santana Fm. Crato	-	Fm. Santana Mb. Crato	Mb. Ro- mualdo Mb. Ipubí Mb. Crato	Fm. Santana Mb. Crato	Fm. Santana Mb. Crato
			Gipsita										
			Calcários inf.	Formação Crato									
Arenitos Inferiores	Arenito Inferior	Formação Missão Velha		Formação Missão Velha	Formação Missão Velha	Fm. Sergi	Fm. Sergi	Fm. Barbalha Fm. Abaiara		Sup. Inf.	Fm. Rio da Batateira Fm. Abaiara Fm. Missão Velha	Gr. Araripe Gr. Vale do Cariri	Fm. Batateiras
					Fm. Brejo Santo	Fm. Aliança	Fm. Aliança	Fm. Brejo Santo	Fm. Brejo Santo	Fm. Brejo Santo	Fm. Brejo Santo		Fm. Missão Velha
Conglome- rado Basal	Arenito Conglome- rático	Formação Cariri		Formação Cariri	Formação Cariri	Fm. Tacaratu	-	Formação Cariri	Formação Cariri	Formação Cariri	Formação Mauriti		Fm. Cariri

Mb. Romualdo
Mb. Araporanga
Mb. Pedra Branca
Mb. Jamacaru
Mb. Barbalha
Mb. Nova Olinda

Figura 3.5. Propostas de nomenclatura estratigráfica para as unidades sedimentares da Bacia do Araripe, ao longo do século 20. Encontra-se destacada a proposta de Ponte & Appi (1990) adotada na presente dissertação.

delimitados na *Formação Crato* e membros não nomeados delimitados na Formação Ipubí. O antigo “Membro Romualdo” segundo a proposta de Martill (1993) delimita a nova “Formação Santana”, sendo erigidos novos membros e restringido o termo “Membro Romualdo” para a seqüência particular que contém concreções carbonáticas com abundantes e excelentes preservações de peixes. Então, em ordem ascendente, têm-se os membros Pedra Branca, Araporanga e Romualdo delimitados dentro da Formação Santana (Martill, 1993).

Apesar de ser desconhecida a exata localização estratigráfica dos fitofósseis objetos do presente estudo, é sabido que os mesmos foram prospectados de níveis inferiores do Membro Crato, ao longo da faixa aflorante no flanco da Chapada do Araripe, entre os municípios de Nova Olinda e Santana do Cariri (CE). Dessa forma, para fins estratigráficos, tais fitofósseis são provenientes do correspondente “*Membro Nova Olinda*” da “*Formação Crato*” de Martill (1993).

3.6. Seqüências sedimentares, Mapeamento geológico & Idades

As seqüências sedimentares podem ser visualizadas no mapa geológico da Bacia do Araripe através da **Figura 3.6**.

De acordo com Berthou (1990), Ponte & Appi (1990) e Assine (1992), relevante fase da sedimentação da Bacia do Araripe ocorreu a partir do Neojurássico (durante o Oxfordiano, Kimmeridgiano e Tithoniano ?) até o Eocretáceo (durante o Berriasiano e Valanginiano ?, idades inseridas no usual andar Neocomiano). Tal intervalo de sedimentação define a Seqüência Jurássico Superior-Valanginiano ? para as rochas sedimentares do Grupo Vale do Cariri.

A sedimentação durante o Eocretáceo é retomada a partir do Aptiano e segue continuamente até o Albiano, delimitando a **Seqüência Aptiano-Albiano**, para as rochas sedimentares das formações Rio da Batateira, **Santana** e Arajara, pertencentes ao Grupo Araripe.

A próxima seqüência, denominada de Seqüência Pós-Albiano-Cenomaniano ? é representada pela Formação Exu que constitui a unidade mais superior da bacia, também pertencente ao Grupo Araripe.

Apenas as camadas mais basais da bacia constituem a Seqüência Paleozóica (Siluriano-Devoniano ?), representadas pela Formação Mauriti.

De acordo com tal divisão, o Grupo Araripe é delimitado dentro do Cretáceo Inferior, ao passo que a Formação Santana fica contida no intervalo Aptiano/ Albiano, idade corroborada por várias investigações palinológicas (Lima, 1978, 1979a,b; Pons *et al.* 1990, 1996). Já em relação

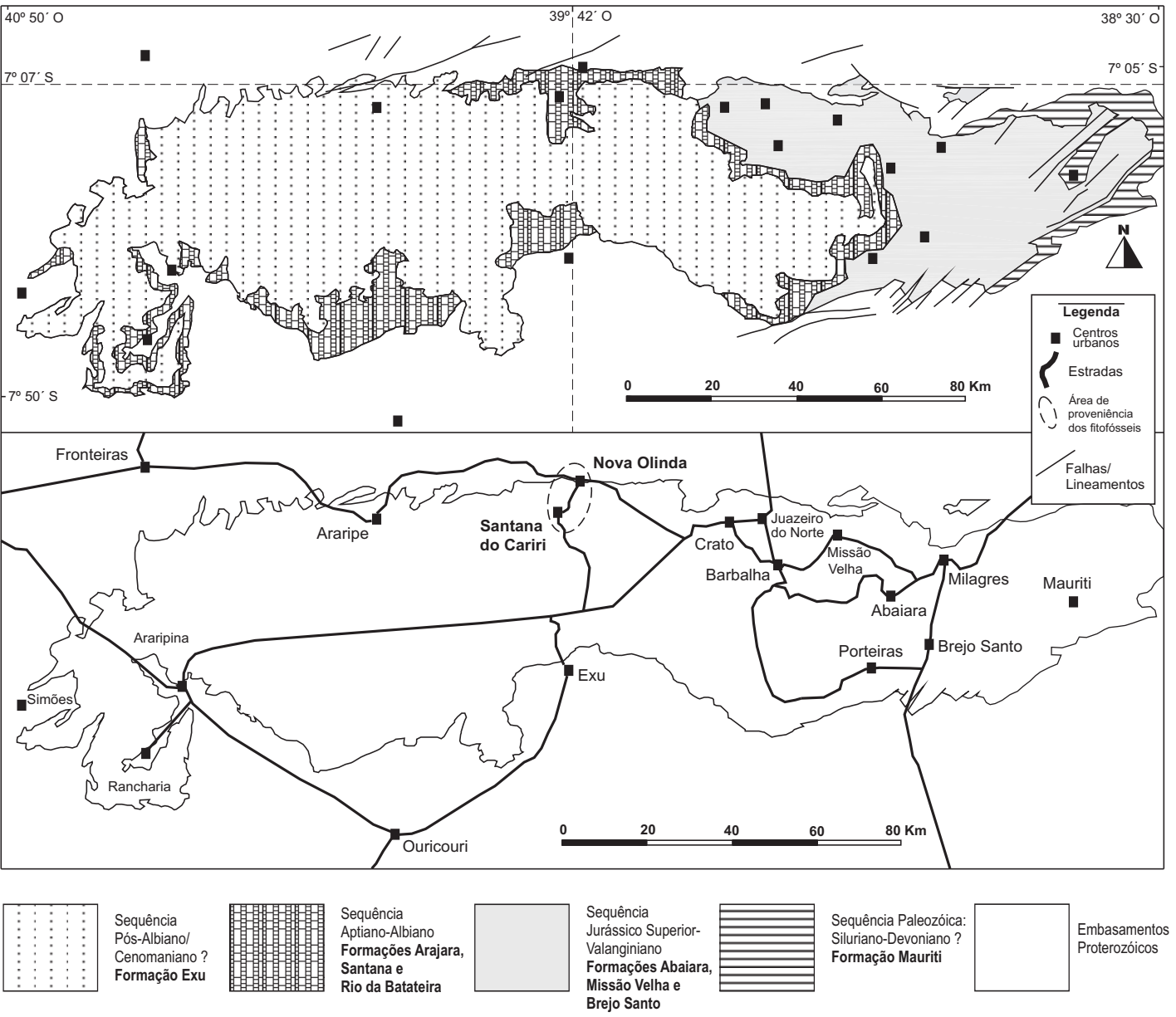


Figura 3.6. Mapa geológico da Bacia do Araripe: A Formação Santana e seu Membro Crato, unidade mais basal dessa formação, estão encerrados na Sequência Aptiano-Albiano da bacia. A área da qual os fitofósseis objetos deste estudo foram prospectados pode ser visualizada entre os centros urbanos de Nova Olinda e Santana do Cariri, sul do estado de Ceará. *Modificado de Ponte & Appi, 1990; Assine, 1992 e Ponte e Ponte-Filho, 1996.*

ao Membro Crato, Berthou (1990) e Pons *et al.* (1990, 1996) consideram que o mesmo pertence ao intervalo Aptiano Superior/ Albiano e que está alocado na *Zona palinológica 5* de Muller *et al.* (1987); contudo esses autores adotaram o *status* de “Formação” para a unidade Crato.

Por outro lado, Ponte & Appi (1990), Arai *et al.* (1999) e Coimbra *et al.* (2002) atribuem idade aptiana superior ao Membro Crato, localizando-o no andar local “Meso-Alagoas”, correspondente à Ostracozona *Cytheridae? ssp. 201/218 (NRT-011)* e à parte superior da Palinozona *Sergipea variverrucata (P270)*, conforme nova síntese bioestratigráfica para a Bacia do Araripe proposta pelos últimos autores. As unidades estratigráficas, suas idades estimadas e biozonas podem ser visualizadas na **Figura 3.7**.

3.7. Litologia da Formação Santana

Conforme a proposta estratigráfica de Beurlen (1971) a **Formação Santana** é subdividida em três seções (superior, intermediária e inferior), descritas litologicamente a seguir (e visualizadas na **Figura 3.7**). As seções correspondem respectivamente aos membros: Romualdo, Ipubí e Crato que podem atingir a espessura total de 177 metros segundo a profundidade delimitada no furo de sondagem 2-AP-1-CE (Ponte & Ponte-Filho, 1996).

A seção superior (Membro Romualdo), que pode atingir a espessura máxima de 60 metros, compreende os folhelhos calcíferos esverdeados ou amarelados, ricos em ostracodes e constituídos de abundantes concreções carbonáticas, que encerram o célebre jazigo da ictiofauna marinha da Bacia do Araripe além de outros vertebrados como dinossauros, tartarugas, crocodilos e pterossauros, bem como uma série de invertebrados e plantas. As concreções são constituídas por calcário micrítico argiloso finamente laminado, concordante com o acamamento dos folhelhos nos quais estão alojados.

A seção intermediária (Membro Ipubí) é representada por camadas evaporíticas em associação com folhelhos verdes e/ ou pirobetuminosos. Tais evaporitos apresentam-se pouco diversos, sob a forma de gipsita laminada primária com cristais colunares dispostos em paliçadas. Ocorrem também pseudomorfos de gipsita lenticular, anidrita laminada e nodular. As camadas de gipsita atingem até 78 metros de espessura sendo lenticulares e lateralmente contíguas a folhelhos cinza-esverdeados, carbonatos ou mesmo arenitos.

A seção inferior (**Membro Crato**), conforme descrição de Assine (1990, 1992), é constituída de folhelhos papiráceos calcíferos, interestratificados com calcários micríticos

Unidades Cronoestratigráficas		Sequências tectônicas	Idade (Ma)	Unidades Litoestratigráficas		Biozonas		Ambiente deposicional	Lito-logia		
Internacional	Local					Ostra-codes	Palino-morfos				
Cretáceo Inferior	Ceno-maniano	Alagoas	Pós-Rifte	94	Fm. Exu		Grupo Araripe	?	?	Fluvial	
	Aptiano/Albiano			100	Fm. Arajara			?	Cicatricosisporites avimelechi	Transicional	
					Mb. Romualdo	Fm. Santana		Cytheridae ? spp. 201/218		Marinho raso	
				112	Mb. Ipubi					Transicional	
	Aptiano Superior				Mb. Crato				Sergipea variverrucata	Lacustre	
	Neo-coniano	Rio da Serra	Sin-Rifte	118	Fm. Rio da Batateira		Grupo Vale do Cariri	Paracypridea obovata P.brasiliensis Cypridea sellata	Sergipea variverrucata	Fluvial Lacustre	
Jurássico Superior ?	Titthoniano ?	Dom João	Pré-Rifte	138	Fm. Abaiara				Dicheiropollis etruscus	Fluvial Lacustre	
				141	Fm. Missão Velha				Dicheiropollis sp. A	Fluvial Aluvial	
					Fm. Brejo Santo	Sup.		Bisulcocypis pricei	-	Fluvial Lacustre	
	Oxfordiano/Kimmeridgiano ?			165	Fm. Brejo Santo	Inf.		Leptolepidites spp.	Fluvial Lacustre		
Siluriano?				420 ?	Fm. Mauriti			?	?	Fluvial	



Arenito



Arenito argiloso



Marga + concreções



Gipsita



Folhelho carbonático



Folhelho vermelho

Figura 3.7. Quadro-resumo do contexto geológico do Membro Crato da Formação Santana. Neste, constam informações crono-estratigráficas, tectônicas, biozonais, deposicionais e litológicas, em relação à coluna estratigráfica da Bacia do Araripe proposta por Ponte & Appi (1990), em destaque. (modificado de Ponte & Ponte-Filho, 1996 e Coimbra et al., 2002).

laminados, formando extensos bancos com espessuras de até 39 metros. Constitui-se também por folhelhos pirubetuminosos com teores de até 25% de carbono orgânico total e frequentemente calcíferos devido à abundância de carapaças de ostracodes, além do rico registro paleontológico de conchostráceos, plantas e seus palinomorfos, insetos (p. ex., Martins Netto, 2003, 2005; Martins Netto *et al.* 2006) e outros invertebrados e pequenos peixes (p. ex., Martill, 1993; Davis & Martill, 1999).

O Membro Crato teve a sua seção-tipo estabelecida por Beurlen (1971) a partir de afloramentos situados próximos ao município de Crato (CE). Seções adicionais estão localizadas ao longo da linha de afloramentos que se estendem pelo flanco da Chapada do Araripe, passando pelas numerosas minas e lajeiros de calcário do Vale do Cariri, incluindo os localizados entre os municípios de Nova Olinda e Santana do Cariri (CE), **Figura 3.6**.

Martill (1993) define a entidade estratigráfica como “*Membro Nova Olinda*” da “*Formação Crato*”, a partir da área-tipo situada no Rio Jacu e em lajeiros adjacentes entre os já citados municípios, caracterizando-a como uma proeminente escarpa formada por mais de seis metros de lâminas de calcário de escala milimétrica, entre 2 a 3 km ao sul de Nova Olinda, nas quais fósseis são abundantes e diversos: especialmente o comum peixe Goniorhynchiforme *Dastilbe* sp., além de outros vertebrados, plantas espermatófitas e outras e artrópodes que exibem excelentes detalhes anatômicos preservados, devido à substituição tipo calcificação, limonitização e göethitização.

Atualmente, os calcários laminados do Membro Crato são explorados comercialmente pela indústria de rochas ornamentais (revestimentos e pisos), de cimento ou ainda para usos agrícolas (fosfatos).

3.8. Paleoambiente deposicional do Membro Crato

Na literatura geológica da Formação Santana é consenso que a seqüência de calcários laminados do Membro Crato desenvolveu-se num sistema essencialmente lacustre (Beurlen, 1962, 1971; Lima, 1979a,b; Silva, 1986; Assine, 1990, 1992; Berthou, 1990; Ponte & Appi, 1990; Martill, 1993; Neumann, 1999; Neumann *et al.* 2002, 2003), ver **Figuras 3.8 e 3.9**.

Conforme os modelos clássicos de deposição em ambiente lacustre (Twenhofel, 1932; Picard & High Jr., 1972), constituem generalidades do sistema: a baixa energia (águas relativamente tranquilas); a distribuição de estruturas sedimentares dependentes da evolução das

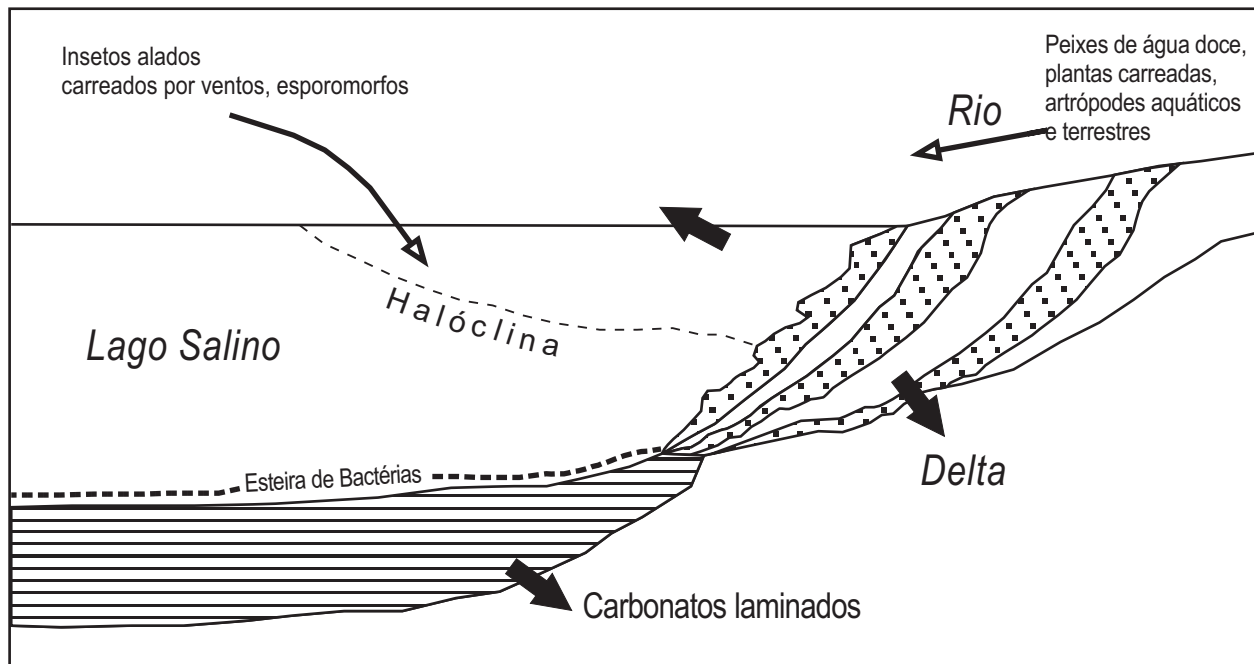


Figura 3.8. Modelo do lago salino estratificado: a linha “halóclina” separa a região marginal e superficial do lago de baixa salinidade e alta oxigenação. Ao fundo, esteiras de bactérias anóxicas desenvolvem-se sobre as lâminas de carbonato depositado. Restos de organismos transportados por rios e ventos alcançam o ambiente deposicional e uma comunidade aquática sobreviveria próxima à água doce (adaptado de Martill, 1993).

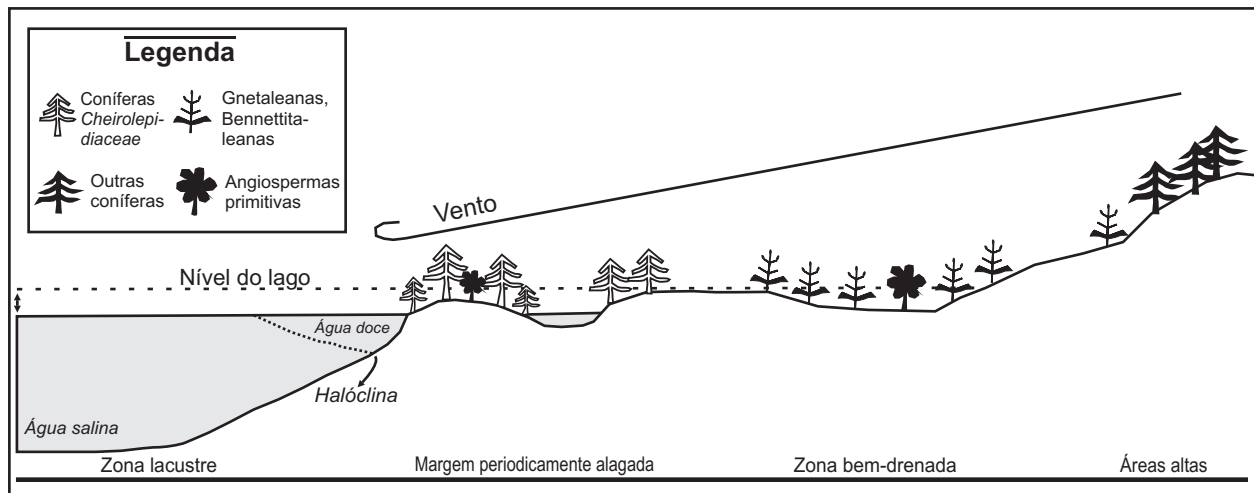


Figura 3.9. Reconstrução hipotética do sistema deposicional lacustre do Membro Crato em relação à distribuição paleoflorística hipotética a partir de análises das associações palinológicas em assembléias (adaptado de Neumann et al. 2003).

características físico-químicas (por exemplo, camadas depositadas durante fases acentuadamente alcalinas ou salinas podem exibir pouca ou nenhuma influência de atividade biológica); a deposição de delgadas laminações que exibem fina granulação dos sedimentos e a baixa taxa de sedimentação, necessitando-se de um longo intervalo de tempo de existência (alguns milhões de anos) para depósitos relativamente espessos. A distinção de um depósito lacustre em clástico ou químico é baseada em características paleoclimáticas pelas quais o lago foi influenciado, conforme classificação apresentada por Reineck & Singh (1975).

Silva (1986) considerou o ambiente deposicional como um grande lago dulcícola que evoluiu progressivamente para salino. A ausência de organismos bentônicos autóctones e a ocorrência de pseudomorfos de calcita entre os níveis calcários suportariam a hipótese do aumento gradativo da salinidade. Segundo o autor, uma fase predominantemente doce, se presente, teve curta duração, sendo representada apenas pelos níveis mais inferiores do Membro Crato.

Conforme Martill (1993), este lago salino foi provavelmente estratificado (**Figura 3.8**) em termos de temperatura, salinidade e oxigenação. Esse autor compartilha das razões apresentadas por Silva (1986) e ainda ressalta a completa ausência de bioturbação e ocasionalmente a presença de texturas típicas (*“ripple-like”*) atribuídas às esteiras de bactérias bentônicas que apenas se desenvolveriam na ausência de organismos bentônicos pastadores, tais como gastrópodes. Estes moluscos teriam sido possivelmente excluídos deste ambiente devido aos reduzidos teores de oxigênio e à elevada salinidade.

Ainda conforme Martill (1993), a água doce proveniente de um extenso delta alcançava este lago salino e permitia a sobrevivência de uma comunidade superficial e marginal de organismos aquáticos até que o incremento das condições anóxicas e da salinidade resultassem em eventos massivos de mortalidade. A variação do nível da água devido a sazonalidade paleoclimática (ciclos secos-úmidos alternados) influenciaria nas condições de salinidade e oxigenação.

O ambiente deposicional para o Membro Crato sugerido por Neumann (1999) e Neumann *et al.* (2002) foi um conjunto interdigitado de corpos carbonáticos e terrígenos, sendo os depósitos carbonáticos os mais destacados, definidos por seis episódios principais de sedimentação lacustre carbonatada, relacionada geneticamente com fácies detríticas de origem fluvial e deltaica. A extensão atual dos depósitos lacustres na Bacia do Araripe é, segundo

Neumann (1999) de cerca de 6 mil km² (expressão mínima do desenvolvimento real), com espessuras variáveis de 10 m nas margens e até 60 m nas porções mais centrais.

Neumann *et al.* (2003) definiram a sequência do Membro Crato como um sistema lacustre raso que evoluiu num cinturão tropical de condições áridas à semi-áridas, possivelmente caracterizado pela precipitação sazonal e alternância de ciclos úmidos a secos. Esta sazonalidade controlou a variação do nível da água e o aporte detrítico do sistema. O sistema lacustre relativamente raso foi estratificado quanto à salinidade e oxigenação, caracteristicamente um sistema fechado e de baixa energia.

As condições climáticas foram sugeridas a partir de dados paleobotânicos: Uma reconstrução hipotética da composição paleoflorística em relação ao paleoambiente deposicional do Membro Crato foi proposta por Neumann *et al.* (2003), conforme **Figura 3.9**.

A associação palinológica consistia de abundantes coníferas (famílias Cheirolepidiaceae, Araucariaceae e Cupressaceae), e com relativa presença de gnetaleanas, bennettitaleanas, pteridófitas e angiospermas basais. Tal configuração florística reflete tipicamente a situação das floras gondwânicas do Eocretáceo dominadas por coníferas Cheirolepidiaceae adaptadas às condições áridas a semi-áridas (Neumann *et al.* 2003).

Capítulo 4. MATERIAIS & MÉTODOS

4.1. Espécimes & Procedimentos

Coleções depositárias & Visitas técnicas. A maior parte dos espécimes fósseis objetos do presente estudo encontra-se depositada na coleção científica de paleobotânica “*Murilo Rodolfo de Lima*” sob os auspícios do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (IGc/ USP). Os espécimes foram catalogados na coleção de estudo, sob numeração GP3E/. Futuramente, na ocasião de sua publicação científica em periódicos especializados, quando de fato os materiais terão o seu valor taxonômico estabelecido, os espécimes serão catalogados na coleção de publicação, sob numeração GP3T/.

A coleção científica de paleobotânica “*Murilo Rodolfo de Lima*” é resultado de doações de coletores amadores e profissionais, bem como de doações de outras instituições científicas. Todos os espécimes foram prospectados nos inúmeros lajeiros de calcário situados na faixa aflorante do Membro Crato, no flanco nordeste da Bacia do Araripe (ver capítulo anterior, **Figura 3.6**).

Outros espécimes foram emprestados e/ ou doados na ocasião das visitas técnicas ao *Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe*, coordenado pelo Sr. José Artur Ferreira Gomes de Andrade, no *Museu do Crato* (Departamento Nacional de Produção Mineral, DNPM) e ao *Museu de Paleontologia de Santana do Cariri* (Universidade Regional do Cariri, URCA) coordenado pelo Dr. Alexandre Magno Feitosa Sales. Tais instituições estão localizadas ao sul do estado do Ceará, nos municípios de Crato e Santana do Cariri, respectivamente. As visitas técnicas anteriormente citadas corresponderam à etapa inicial do Projeto FAPESP nº 03/09407-4 (“Estudo paleoflorístico do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil”, coordenado pela Dra. Mary E.C. Bernardes-de-Oliveira, IGc/ USP, com a colaboração de outras instituições nacionais e internacionais), visando contatar as instituições depositárias do acervo fitofossilífero da Formação Santana.

Paralelamente, um belíssimo espécime foi emprestado para estudo pelo *Museu de Paleontologia de Monte Alto*, município de Monte Alto, estado de São Paulo, coordenado pelo Sr. Antonio Celso de Arruda Campos. O espécime encontra-se depositado no acervo científico do referido museu sob numeração de catálogo MPMA/.

Procedimentos de campo & Coleta de dados geológicos-geográficos. Em adição, na ocasião das visitas técnicas às cidades do estado do Ceará, pretendeu-se realizar coletas na faixa aflorante do Membro Crato (lajeiros de calcário) localizada ao norte e nordeste da Bacia do Araripe, faixa que geograficamente cobre os limites dos municípios de Nova Olinda, Santana do Cariri, Crato e Barbalha (CE). O resultado da coleta de fitofósseis em campo não foi muito significativo. Os procedimentos de campo permitiram a coleta de dados geológicos e geográficos a respeito da faixa aflorante, com a realização de observações bioestratinômicas e sedimentológicas dos níveis fossilíferos do Membro Crato bem como a localização geo-referenciada dos mesmos. Cabe ressaltar que o principal lajeiro “*Pedreira Triunfo*”, sob as coordenadas Lat S 07°07′14,4″/ Long W 39° 42′ 01.0″, (ilustrado a partir de fotografias do local, na **Figura 4**) e localizado na beira da rodovia CE 166, é provedor da maioria dos fósseis do Membro Crato e atualmente permanece em franca exploração.

Os espécimes apresentam-se preservados como substituições e também impressões em calcários finamente laminados. No caso das substituições, os tecidos vegetais foram delicadamente substituídos por óxidos de ferro (*goethita*) e parcialmente permineralizados por calcita (Martill, 1993; Viana, 1999), propiciando a rica preservação de detalhes morfológicos e anatômicos. Os calcários laminados freqüentemente possuem coloração amarelada a creme e encontram-se geralmente associados aos macrofósseis abundantes filamentos de origem controversa (Srivastava, 1999).

Os processos preservacionais, a coloração, a granulometria fina e a associação de abundantes filamentos confirmam que todas amostras provavelmente foram coletadas nos níveis inferiores dos folhelhos carbonáticos lacustres do Membro Crato (que corresponde ao Membro Nova Olinda, da Formação Crato *sensu* Martill, 1993), ao longo da faixa aflorante situada no flanco nordeste da Bacia do Araripe, entre os lajeiros de calcário das cidades de Nova Olinda e Santana do Cariri, ao longo da rodovia CE 166.

4.2. Análise laboratorial dos macrofitofósseis

Preparação mecânica da superfície. Com o intuito de se ampliar o contorno das feições morfológicas e de se aperfeiçoar a qualidade de visualização da superfície dos espécimes, os



Figura 4. Vistas dos afloramentos no Lajeiro “*Pedreira Triunfo*”(exploração calcária), situado na faixa aflorante do Membro Crato, flanco nordeste da Chapada do Araripe, entre os centros urbanos de Nova Olinda e Santana do Cariri, ao longo da beira da rodovia CE166, sul do estado do Ceará, NE do Brasil. Na foto inferior, ao fundo, parte da *Chapada do Araripe* pode ser visualizada. (fotos próprias: J.C.M. Fanton, 2005 e D.L. Dilcher, 2005).

mesmos foram preparados mecanicamente a partir do uso de mini-talhadeiras, martelos, agulhas descartáveis de óxido de etileno (paredes finas, trifacetado 0,5 x 25 mm), utensílios odontológicos e pincéis de cerdas finas (nº 266). Tais ferramentas permitiram a liberação de pequenas frações da matriz que parcialmente ocultavam os fitofósseis. Atentou-se para a tradicional sucessão de etapas na preparação de superfícies de macrofósseis (técnica *dégagement*) descrita por Fairon-Demaret *et al.* (1999).

Exame óptico morfológico. Os espécimes foram observados e estudados sob estereomicroscópio marca CARL ZEISS (*Stemi SV6*), com iluminação artificial de sistema de fibra óptica com filtros polarizadores da marca C. ZEISS (KL 1500 LCD), pertencentes ao Laboratório de Paleobotânica e Hidrogeologia do Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências (DGRN/ IG), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). Vasta iconografia foi produzida em câmara lúcida, com a finalidade de se documentar detalhadamente os dados morfométricos bem como as feições morfo-anatômicas observadas.

Exame microscópico eletrônico de varredura (MEV). A observação da anatomia externa (epidérmica) e interna (mesófilos, tecidos vasculares, córtex) dos espécimes fósseis e atuais ocorreu sob microscópio eletrônico de varredura (MEV) com alto e baixo vácuo. As técnicas de preparação para observação em MEV descritas por Collinson (1999) tais como a limpeza, extração dos fragmentos, secagem e adesão em *stubs* foram rigorosamente seguidas e após, as amostras foram metalizadas com ouro (Au). As amostras metalizadas foram analisadas em MEV alto vácuo marca LEO a partir de sessões complementares em dois laboratórios: Laboratório de Análise em MEV da Central Analítica, Instituto de Química (IQ/ UNICAMP) e Laboratório de Análises em MEV do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, Instituto de Geociências (IGc/ USP). A análise em MEV baixo vácuo ocorreu no Laboratório de Análise em MEV da Central Analítica, Instituto de Química (IQ/ UNICAMP). As análises em MEV geraram vasto material que permitiu a documentação dos espécimes.

Documentação gráfica. A documentação fotográfica foi feita a partir do uso de câmera digital marca Pentax Optio 555, de 5.0 *megapixels* (78-39mm smc Pentax *macro-lens*), acoplada

em suporte vertical estável e com iluminação artificial adequada (sistema de fibras óptica), conforme técnicas para documentação macrofotográfica recomendadas por Rowe (1999). A documentação sob estereomicroscópio deu-se a partir do uso de câmera digital marca Pixelink C. ZEISS (PL - A662, *color camera, release 3.2*) diretamente acoplada no estereomicroscópio C. ZEISS (*Stemi SV6*), com interface (via cabo) PC de sistema operacional *Win 2000 xp.*, do Laboratório de Paleobotânica e Hidrogeologia do Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências (DGRN/ IG), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).

4.3. Terminologia descritiva & Morfometria

Concomitantemente à minuciosa observação dos espécimes, foram identificadas as feições morfológicas decisivas na delimitação sistemática. Com intuito descritivo, tais feições foram caracterizadas e mensuradas a partir do uso de paquímetro (dimensões fornecidas em milímetros, mm), na obtenção de dados morfométricos que pertinentemente foram analisados e comparados.

Os caracteres morfológicos identificados estão conforme a moderna terminologia botânica descritiva compilada por Stearn (1992). A seguir, constam os caracteres morfológicos identificados e os dados morfométricos que foram mensurados:

- Quanto aos caules e suas ramificações:

Comprimento e largura da base do caule; níveis de ramificação; filotaxia (ou arranjo) das ramificações (oposta, verticilada, etc...); articulação: número de nós; comprimento e largura dos nós; comprimento dos entre-nós; caracterização da superfície do caule (lisa, estriada, sulcada, etc...);

- Quanto às raízes e seu sistema:

Comprimento e largura de raízes; número de raízes; largura do feixe vascular central da raiz; presença de raízes secundárias; comprimento e largura de raízes secundárias;

- Quanto às folhas:

Comprimento e largura das folhas; forma plana da folha (oblonga, ovalada, elíptica, etc...); pecíolo; base; ápice; margem; divisão da folha (simples, composta, etc...); filotaxia (ou arranjo); venação.

- Quanto às estruturas reprodutivas:

De acordo com as peculiaridades de cada unidade reprodutiva, como por exemplo: Ramificação do eixo reprodutivo; comprimento e largura de tais eixos; presença, forma e inserção de brácteas; comprimento e largura de brácteas; presença de pedículos ou pedicelos; comprimento e largura de pedículos ou pedicelos; forma, simetria, orientação e quantidade de cúpulas (no caso de gimnospermas pteridospermas); comprimento e largura de cúpulas; quantidade, forma, número de lóculos e inserção de sinângios (no caso de pteridospermas); comprimento e largura de sinângios; organização, inserção e forma de estróbilos/ cones (no caso de gimnospermas gnetaleanas); número, forma, ápice e arranjo de brácteas.

Além da análise de feições morfológicas, feições anatômicas externas e internas, obtidas a partir da análise em MEV, foram identificadas e mensuradas, conforme terminologia anatômica descritiva compilada por Esau (1976) e Fahn (1990).

Capítulo 5. REGISTRO PALEOFLORÍSTICO DO MEMBRO CRATO

O presente capítulo discorre sobre a maior parte dos estudos paleobotânicos (micro e macroflorísticos) a respeito da Paleoflora Crato. A partir da revisão destes trabalhos na literatura, foram confeccionadas as **Tabelas 5.1 e 5.2**, que contêm as ocorrências e descrições formais (micro e macroflorísticas, respectivamente) dos *taxa* pertencentes à paleoflora, organizadas no formato de listas sistemáticas com a citação da fonte.

Há quatro décadas sabia-se da existência do registro fitofossilífero do Membro Crato, sendo que estudos palinológicos estavam sendo conduzidos desde a década de 70 do século passado, incentivados pelas pesquisas na área de petróleo. Contudo, escassos foram os estudos taxonômicos e sistemáticos publicados em relação aos macrofósseis que representavam espécies ainda desconhecidas da ciência.

Especialmente nas duas últimas décadas, inúmeros foram os trabalhos reportando o imenso potencial paleobotânico e evolutivo dessa flora (Maisey, 1991; Martill, 1993; Crane, 1996; Crane & Maisey, 1991; Mohr & Friis, 2000). A partir dessa demanda, nos últimos anos foram sendo publicados mais intensamente os resultados da análise detalhada da paleoflora, com a descrição de novas espécies e a caracterização dos grupos (p. ex., Mohr & Eklund, 2003; Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004; Bernardes-de-Oliveira *et al.* 2006a, entre outros).

Em linhas gerais, a grande diversidade de grupos e de espécies vegetais é notada, em ambos os registros micro e macroflorístico. Estão incluídos desde representantes do domínio *Bacteria* e eucariotos do grupo “*Algae*”, como por exemplo, as esteiras de cianobactérias em estromatólitos preservados, os corpos vegetativos filamentosos de *Rhodophytas* e os gyrogonites de *Charophyceae*; até o inestimável registro de grupos de plantas terrestres (embriófitas).

Dentre as embriófitas não-espermatófitas, aparecem registros de briófitas, licófitas (ordem Isoetales), esfenófitas (ordens Sphenophyllales e Equisetales) e pteridófitas, sendo o último grupo representado principalmente pela ordem Filicales (diversos e abundantes registros de esporos além de macrofósseis).

Dentre as espermatófitas, opulento e variado é o registro das gimnospermas, vastamente representado tanto por grãos de pólen (registros de bennettitaleanas, cycadaleanas, pteridospermas, coniferaleanas e gnetaleanas) quanto por macrofósseis (estruturas vegetativas e reprodutivas preservadas). Outro grupo de espermatófitas relativamente expressivo e tão

importante quanto o anterior, são as angiospermas, representadas por grãos de pólen, estruturas vegetativas e reprodutivas preservadas. Os fitofósseis são atribuídos a elementos desconhecidos de linhagens basais do clado Magnoliids, do clado ‘ANITA’, bem como de linhagens basais não descritas dos clados Monocots e Eudicots.

As ocorrências dos grupos vegetais anteriormente citadas serão devidamente discutidas a seguir.

5.1. Registro Microflorístico

Estudos palinológicos revelaram a presença de distintas assembléias paleoflorísticas ao longo da sucessão vertical dos calcários laminados do Membro Crato (Lima, 1978; Pons *et al.* 1996; Coimbra *et al.* 2002; Neumann *et al.* 2003). A lista sistematicamente organizada, na qual consta a totalidade de espécies de palinomorfos registrados/ descritos para a Paleoflora Crato até o momento, pode ser visualizada na **Tabela 5.1**.

Pons *et al.* (1996) analisaram amostras provenientes da pedreira “IBACIP” (Barbalha, CE), ao longo de dez níveis sucessivos do furo de sondagem “FD 419” e concluíram que em termos de porcentagem relativa, o gênero de pólen gimnospérmico *Classopolis* (Cheirolepidiaceae, Coniferales, Gymnospermae) predominava, com oscilações de 15 a 80%, conforme o nível da sessão. Os pólenes gnetaleanos poliplicados (*Cornetipollis*, *Equisetosporites*, *Gnetaceapollenites*, *Regalipollenites*) atingiram de 5 a 45%, sendo o segundo grupo mais expressivo após as coníferas Cheirolepidiaceae, seguido pelo gênero angiospérmico *Afropollis* (Magnoliid basal, Angiospermae), que oscilou de 2 a 45%. Os próximos *taxa* selecionados constituíram o restante dos agrupamentos mais significativos nas amostras, variando de 0 a 10%, sendo eles, em ordem decrescente de expressividade: Esporos triletes lisos e ornamentados (Pteridophyta), *Crybelosporites* (Marsileaceae, Filicales, Pteridophyta), *Cycadopites* (Cycadales, Gymnospermae), *Eucommiidites* (?Erdtmanithecales ou ?Gnetales, Gymnospermae), *Araucariacites* (*A. australis* e *A. guianensis*, Araucariaceae, Coniferales, Gymnospermae), *Balmeopsis limbatus* (Coniferales, Gymnospermae), *Stellatopollis* (Magnoliid basal, Angiospermae), *Penetetrapites incipiens* (triporado, Eudicot, Angiospermae) e outras angiospermas.

Neumann *et al.* (2003) distinguiram 6 principais facies e as caracterizaram palinologicamente, ressaltando as diferenças na composição das seis distintas assembléias

Microfóssil (Nome taxa)	Microfóssil (Nome taxa)
<u>SPORITES TRILETES</u>	(...) Pteridophyta
Briophyta	(...) Schizeaceae
Saphagnaceae	<i>Ischyosporites granulosus</i>
<i>Stereisporites psilatus</i>	<i>Klukisporites scaberis</i>
<i>Cingutritetes</i> sp.	<i>Klukisporites floveolatus</i>
Hepáticas	<i>Contignisporites glebulentus</i>
<i>Aequitriradites baculatus</i>	<i>Distaltriangulisporites perplexus</i>
<i>Aequitriradites insolitus</i>	<i>Distaltriangulisporites irregularis</i>
<i>Couperisporites complexus</i>	<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. sellingii</i>
<i>Rouseisporites reticulatus</i>	<i>Appendicisporites tricomitatus</i>
Lycophyta	<i>Schizaeisporites minor</i>
Sellaginellaceae	Gleicheniaceae
<i>Cingulatisporites psilatus</i>	<i>Gleicheniidites senonicus</i>
<i>Cingulatisporites verrucatus</i>	<i>Gleicheniidites apilobatus</i>
<i>Cingulatisporites problematicus</i>	Matoniaceae
<i>Laevizonosporites werlensis</i>	<i>Matonisporites silvae</i>
Lycopodiaceae	Marsileales
<i>Lycopodiumsporites</i> sp.	Marsileaceae
<i>Reticulatisporites arcuata</i>	<i>Petrotrilites pseudoreticulatus</i>
<i>Sestrosporites pseudoalveolatus</i>	<i>Petrotrilites caperatus</i>
<i>Camazonosporites insignis</i>	<i>Crybelosporites striatus</i>
<i>Camazonosporites rudis</i>	<i>Crybelosporites berberoides</i>
Pteridophyta	<i>Crybelosporites brenneri</i>
Filicales	<i>Crybelosporites mamelonatus</i>
Osmundaceae	<i>Crybelosporites truncatus</i>
<i>Todisporites cinctus</i>	Marattiales
<i>Biretisporites deltoidus</i>	Marattiaceae
<i>Biretisporites potoniaei</i>	<i>Punctatosporites scabratus</i>
Outras Filicales	<u>POLLENITES</u>
<i>Apiculatisporites laevis</i>	Gymnospermae
<i>Concavisporites variverrucatus</i>	Bennettitales
<i>Deltoidospora hallii</i>	<i>Bennettitaepollenites minimus</i>
<i>Deltoidospora psilostoma</i>	<i>Bennettitaepollenites regalia</i>
<i>Deltoidospora juncta</i>	<i>Bennettitaepollenites</i> sp.
<i>Deltoidospora</i> sp. cf. <i>D. nana</i>	? <i>Eucommiidites troedssonii</i>
<i>Deltoidospora tenuis</i>	Cycadales
<i>Equinatisporites longechinus</i>	Cycadaceae
<i>Faveotritetes</i> sp.	<i>Cycadopites minimus</i>
<i>Leptolepidites verrucatus</i>	<i>Cycadopites deterius</i>
<i>Leptolepidites major</i>	<i>Cycadopites nitidus</i>
<i>Leptolepidites psarosus</i>	<i>Cycadopites scabratus</i>
<i>Leptolepidites equatibosus</i>	<i>Cycadopites</i> sp. 1
<i>Pilosporites</i> sp.	<i>Cycadopites</i> sp. 2
<i>Tigrisporites halleinis</i>	<i>Cavamonocolpites punctatus</i>
<i>Uvaesporites glomeratus</i>	Pteridospermales
Cyatheaceae ou Dicksoniaceae	Caytoniaceae
<i>Cyathidites australis</i>	<i>Vitreisporites pallidus</i>
<i>Cyathidites crassiangulatus</i>	<i>Vitreisporites microsaccus</i>
<i>Cyathidites minor</i>	Corystospermaceae
<i>Cyathidites punctatus</i>	<i>Alisporites</i> sp.
<i>Cyathidites mesozoicus</i>	Coniferales
Cyatheaceae	<i>Balmeopsis limbatus</i>
<i>Cardianguilina elongata</i>	<i>Protoconiferus</i> sp.
Schizaeaceae ?	Cupressaceae
<i>Undulatisporites undulapolus</i>	<i>Spheripollenites scabratus</i>
<i>Undulatisporites</i> aff. <i>U. sinuosis</i>	Podocarpaceae
Schizaeaceae	<i>Zonalapollenites dampieri</i>
<i>Cicatricosisporites dorogensis</i>	<i>Zonalapollenites trilobatus</i>
<i>Cicatricosisporites brevilaesuratus</i>	<i>Zonalapollenites lucidus</i>
<i>Cicatricosisporites purbeckensis</i>	<i>Zonalapollenites segmentatus</i>
<i>Cicatricosisporites nuni</i>	<i>Podocarpidites</i> sp. cf. <i>P. epistratus</i>
<i>Cicatricosisporites avnimelechi</i>	Taxodiaceae
<i>Cicatricosisporites</i> sp. cf. <i>C. venustus</i>	<i>Properinopollenites</i> sp.
<i>Cicatricosisporites</i> sp. cf. <i>C. aralica</i>	Pinaceae
<i>Cicatricosisporites</i> sp. cf. <i>C. subrotundus</i>	<i>Cerebropollenites carlylensis</i>
<i>Cicatricosisporites</i> sp. 1	<i>Laricoidites magnus</i>
<i>Cicatricosisporites</i> sp. 2	<i>Protopinus</i> sp.
<i>Chomotritetes fragilis</i>	Araucariaceae
<i>Chomotritetes almegrensis</i>	<i>Araucariacites limbatus</i>
<i>Ischyosporites arkellii</i>	<i>Araucariacites guianensis</i>
<i>Ischyosporites variegatus</i>	<i>Araucariacites australis</i>
	<i>Callialasporites dampieri</i>

Tabela 5.1. Lista palinológica (microfósseis) sistematicamente organizada das espécies registradas e descritas assinaladas para a Paleoflora Crato (Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe). *Continua na próxima página.*

(...) continuação da Tabela 5.1

Microfóssil (Nome taxa)	Microfóssil (Nome taxa)
(...) Coniferales	(...) Gnetales
Cheilepodiaceae	<i>Steevesipollenites</i> sp. 1
<i>Classopollis alexi</i>	<i>Steevesipollenites</i> sp. 2
<i>Classopollis brasiliensis</i>	<i>Steevesipollenites</i> sp. 3
<i>Classopollis classoides</i>	?Erdtmanithecales/ ?Gnetales
<i>Classopollis torosus</i>	<i>Eucommiidites minor</i>
<i>Classopollis</i> sp. cf. <i>C. intrareticulatus</i>	<i>Eucommiidites troedssonii</i>
<i>Circulina parva</i>	<i>Eucommiidites</i> sp. 1
<i>Circulina meyeriana</i>	<i>Eucommiidites</i> sp. 2
Gnetales	<i>Eucommiidites</i> sp. 3
<i>Equisetosporites acicularis</i>	Angiospermae
<i>Equisetosporites albertensis</i>	Angiospermas basais-Magnoliids
<i>Equisetosporites ambiguus</i>	<i>Afropollis</i> aff. <i>jardinus</i> (Gimnosperma?)
<i>Equisetosporites concinnus</i>	<i>Brenneripollis peroreticulatus</i>
<i>Equisetosporites costaliferous</i>	<i>Brenneripollis reticulatus</i>
<i>Equisetosporites crenulatus</i>	<i>Clavatipollenites hugesii</i>
<i>Equisetosporites dudarensis</i>	<i>Clavatipollenites rotundus</i>
<i>Equisetosporites elegans</i>	<i>Clavatipollenites tenellis</i>
<i>Equisetosporites elongatus</i>	<i>Dejapollenites microfaveolatus</i>
<i>Equisetosporites evidens</i>	<i>Retimonocolpites dividius</i>
<i>Equisetosporites fragilis</i>	<i>Retimonocolpites fragilis</i>
<i>Equisetosporites hugesii</i>	<i>Retimonocolpites</i> sp.
<i>Equisetosporites irregularis</i>	<i>Stellatopollis araripensis</i>
<i>Equisetosporites lanceolatus</i>	<i>Stellatopollis barghoornii</i>
<i>Equisetosporites laticostatus</i>	<i>Stellatopollis bituberensis</i>
<i>Equisetosporites leptomatus</i>	<i>Stellatopollis dubius</i>
<i>Equisetosporites luridus</i>	<i>Stellatopollis</i> sp. 1
<i>Equisetosporites maculosos</i>	<i>Stellatopollis</i> sp. 2
<i>Equisetosporites minutocostatus</i>	'ANITA grade'
<i>Equisetosporites ovatus</i>	Nymphaeales
<i>Equisetosporites procerus</i>	Nymphaeaceae
<i>Equisetosporites reyrei</i>	<i>Echimonocolpites ruedae</i>
<i>Equisetosporites</i> sp. 1	<i>Echimonocolpites</i> sp.
<i>Equisetosporites</i> sp. 2	Monocots
<i>Equisetosporites strigatus</i>	Liliaceae
<i>Equisetosporites subcircularis</i>	<i>Liliacidites textus</i>
<i>Gnetaceaepollenites barghoornii</i>	Arecaceae
<i>Gnetaceaepollenites boltenhagenii</i>	<i>Palmaepollenites labiatus</i>
<i>Gnetaceaepollenites chlatratus</i>	<i>Trichotomosulcites</i> sp.
<i>Gnetaceaepollenites creadis</i>	<i>Trichotomosulcites subgranulatus</i>
<i>Gnetaceaepollenites fissuratus</i>	Eudicots
<i>Gnetaceaepollenites jansonii</i>	<i>Dicotetradites</i> sp.
<i>Gnetaceaepollenites mollis</i>	<i>Foveotricolpites</i> sp.
<i>Gnetaceaepollenites oreadis</i>	<i>Penetetrapites incipiens</i>
<i>Gnetaceaepollenites ornatus</i>	<i>Psilatricolpites psilatus</i>
<i>Gnetaceaepollenites perforatus</i>	<i>Psilatricolpites tetradus</i>
<i>Gnetaceaepollenites retangularis</i>	<i>Retitricolpites geranioides</i>
<i>Gnetaceaepollenites santosii</i>	<i>Retitricolpites</i> sp.
? <i>Gnetaceaepollenites</i> sp.	<i>Retitricolpites vulgaris</i>
<i>Gnetaceaepollenites uesuguii</i>	<i>Rousea</i> sp.
<i>Gnetaceaepollenites undulatus</i>	<i>Striatopollis reticulatus</i>
<i>Regalipollenites amphoriformis</i>	<i>Tricolpites pachyexinus</i>
<i>Sergipea naviformi</i>	<i>Tricolpites vulgaris</i>
<i>Sergipea simplex</i>	<i>Tricolpopollenites micromunus</i>
<i>Sergipea variverrucata</i>	<i>Tricolpopollenites retiformis</i>
<i>Singhia acicularis</i>	OUTROS:
<i>Singhia crenulata</i>	"Algae" <i>Botryococcus</i> sp. (Algas verdes)
<i>Singhia elongata</i>	<i>Deflandrea minor</i>
<i>Singhia minima</i>	<i>Gonyaulacysta palla</i>
<i>Singhia montanaensis</i>	<i>Gonyaulacysta</i> sp.
<i>Singhia multicostata</i>	<i>Olisgosphaeridium</i> sp.
<i>Singhia punctata</i>	<i>Schizoporis parvus</i>
<i>Steevesipollenites binosus</i>	Microplâncton <i>Acritarches</i>
<i>Steevesipollenites cupuliformis</i>	<i>Cyamathiosphaera</i> cf. <i>S. delicata</i>
<i>Steevesipollenites dayani</i>	Foraminifera <i>Rhodonascia bonte</i>
<i>Steevesipollenites grambasti</i>	
<i>Steevesipollenites patapscoensis</i>	
<i>Steevesipollenites pygmeus</i>	

Fontes: Regali *et al.* (1974), Lima (1978), Pons *et al.* (1990, 1996); Dino (1994), Coimbra *et al.* (2002) e Neumann *et al.* (2003).

florísticas. As facies 1 e 2 continham pólenes de Araucariaceae e Cupressaceae, como por exemplo, *Callialasporites sp.* e *Araucariacites australis* (**Figura 5.1**), coníferas de porte arbóreo, além de palinórmfos de Gnetales, Bennettitales, como por exemplo, *Bennettitaepollenites regalii* (**Figura 5.1**) e pteridófitas. A facies 3 foi caracterizada pela alta variedade de palinórmfos, particularmente os de afinidades gnetaleanas (*Gnetaceaepollenites jansonii* e *Sergipea variverrucata*, **Figura 5.1**, além de *Equisetosporites sp.* e *Steevesipollenites sp.*) bem como pelas pteridófitas (esporos das famílias filicaleanas: Schizaeaceae, Cyatheaceae e Klukiaceae, como por exemplo *Cicatricosisporites avnimelechi*, **Figura 5.1**), que alcançaram sua diversidade máxima na facies 3. Os maiores registros de pólenes de angiospermas foram notados também nas facies 2 e 3 (como por exemplo *Afropollis jardinus*, **Figura 5.1**).

Na facies 4, tanto a quantidade quanto a variedade de palinórmfos oscilaram em queda, ainda assim, os registros gnetaleanos e coniferaleanos permaneceram expressivos. Em todas as facies anteriormente descritas, o pólen das coníferas Cheirolepidiaceae (*Classopolis sp.*) prevaleceu consideravelmente em termos de quantidade relativa nas amostras, como já havia sido notado por Lima (1978) e Pons *et al.* (1996). Particularmente a espécie de pólen *Classopolis classoides* (**Figura 5.1**) foi encontrada em todas as facies, exceto na facies 1, exibindo grande predomínio nas facies 5 e 6, nas quais os palinórmfos representantes dos outros grupos foram inexpressivos.

Este fato sugere que a conífera Cheirolepidiaceae produtora destes grãos de pólen foi ubíqua no paleoambiente do Crato durante todo o intervalo de tempo analisado e que seus restos orgânicos (grãos de pólen ou outras estruturas) eram facilmente transportados por ventos até o sítio deposicional (Neumann *et al.* 2003).

A partir dos dados palinológicos aportados, Neumann *et al.* (2003) delimitaram quatro principais zonas hipotéticas de distribuição da Paleoflora Crato: a zona lacustre (correspondente ao próprio paleoambiente deposicional, com mudanças no nível da água), a zona marginal (periodicamente inundada, formadora de pântanos), a zona pouco elevada (acima da planície inundável) e a zona muito elevada (áreas pouco drenadas), conforme **Figura 5.2**. Conforme os autores, as angiospermas e gimnospermas estariam distribuídas (em termos de abundância) inversamente ao longo do perfil horizontal das zonas hipotéticas: em direção ao sistema lacustre as angiospermas abundavam ao passo que, em direção oposta (às áreas elevadas) as gimnospermas estariam presentes em grande quantidade.

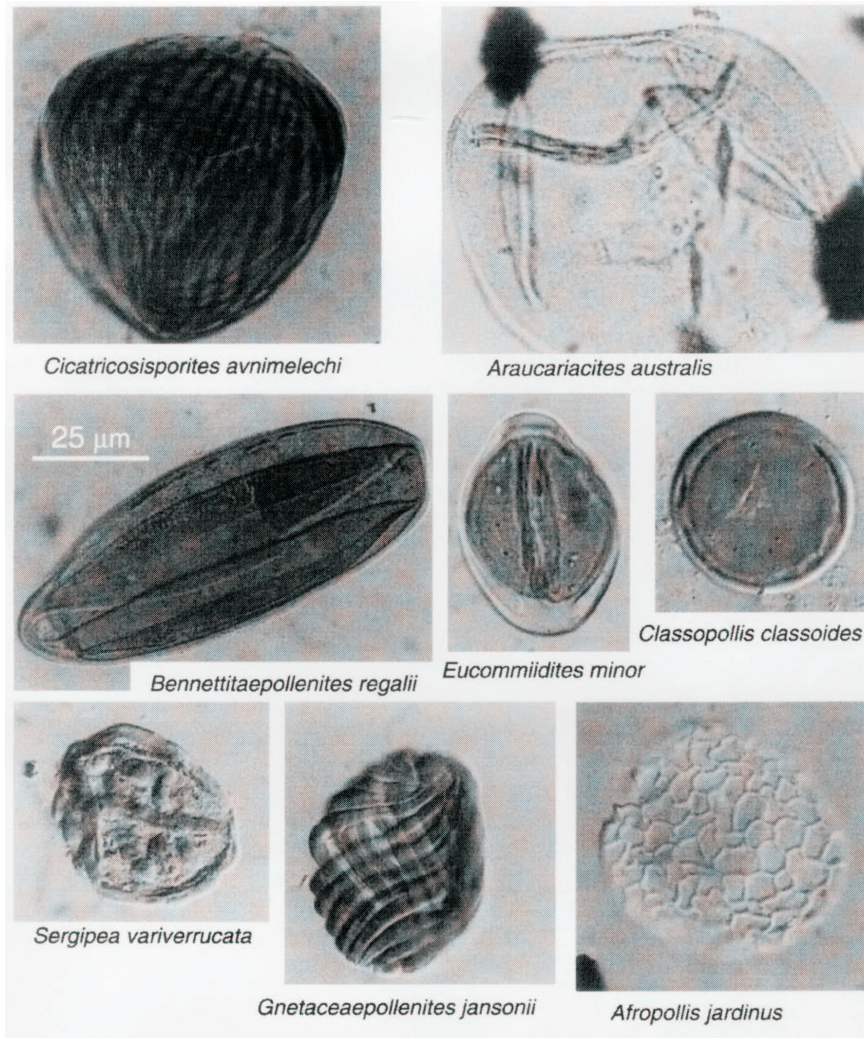


Figura 5.1. Esporos e grãos de pólen mais característicos do registro microfloreológico da Paleoflora Crato (Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe). Reproduzido de Neumann et al. (2003).

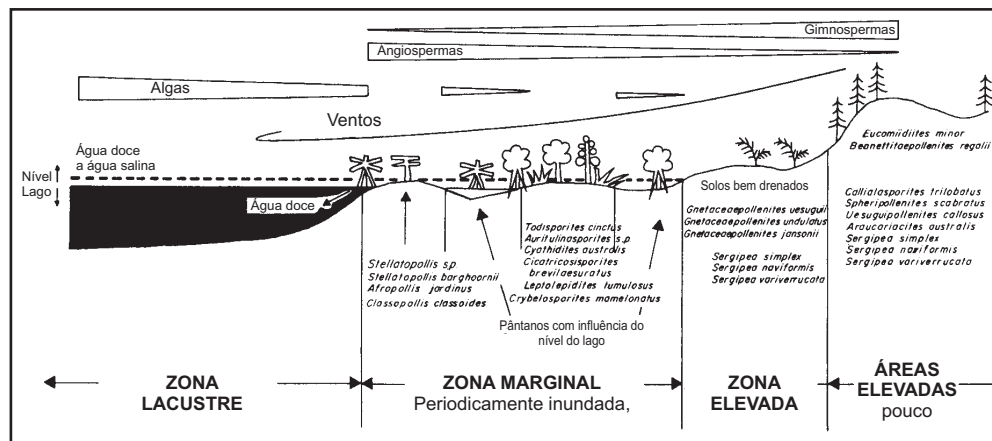


Figura 5.2. Principais zonas hipotéticas de distribuição paleoflorística a partir de dados palinológicos das assembleias pertencentes à Paleoflora Crato (Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe). Reproduzido e modificado de Neumann et al. (2003).

5.2. Registro Macroflorístico

A macropaleoflora Crato compartilha das tendências do registro microflorístico, contudo a diversidade taxonômica macroflorística comparativamente é menor (ver **Tabelas 5.1 e 5.2**). A lista sistematicamente organizada contendo a maior parte dos registros macroflorísticos do Membro Crato (disponibilizada na **Tabela 5.2**) reúne informações do registro apenas reportado ou do *taxon* formalmente descrito, além do tipo de material preservado e da citação da fonte.

Em termos taxonômicos, a macroflora compreende registros de espermatófitas gimnospermas (Pteridospermales, Cycadales, Bennettitales, Coniferales e Gnetales) além de angiospermas. Ocorrem registros pontuais de Licophyta, Sphenophyta e expressivos, mas pouco diversos registros de Pteridophyta (Filicales).

A diversidade total taxonômica da macropaleoflora Crato foi cautelosamente estimada por Mohr & Friis (2000) a partir da análise de mais de 800 espécimes depositados nos Museus de História Natural de Berlin (Alemanha) e de Estocolmo (Suécia) além de algumas centenas de fotografias analisadas de material de coleções européias, principalmente.

As autoras estimaram cerca de 70 a 80 espécies, das quais aproximadamente 30 (Mohr *et al.* 2006b), são prováveis angiospermas. Isto confere uma proporção relativamente alta representada pelas plantas com flores, correspondendo a cerca de 25% da diversidade taxonômica total da macroflora. Os 75% restantes da diversidade taxonômica se distribuiriam predominantemente entre as gimnospermas coniferaleanas e gnetaleanas, seguidas pelas pteridófitas filicaleanas. Ainda conforme Mohr & Friis (2000), apesar da alta proporção de angiospermas na diversidade taxonômica total, as mesmas apenas comporiam de 1 a 3 % das assembléias macroflorísticas e assim representariam escasso componente da macroflora.

A maior parte dos *taxa* representam elementos terrestres embora algumas espécies aquáticas já tenham sido formalmente reportadas ou descritas. O gênero *Isoetes*, uma licófito da ordem Isoetales (Lycophyta) e os gêneros *Schizoneura* (Sphenophyllales) e *Equisetites* (Equisetales), ambos do phylum Sphenophyta, constituem registros pontuais de embriófitas não-espermatófitas, **Tabela 5.2**. Embora ocorra o micro-registro de esporos de briófitas e hepáticas, os mesmos ainda não foram identificados na macroflora.

Taxon/ Registro	Macrofóssil		Referência
Domínio Bacteria			
Cyanobacteria	Estromatólitos	(estratiformis, domais e colunares)	16
Domínio Eukarya			
“Algae”			
Phaeophyta/ Rhodophyta	Indeterm. (?)	Corpos vegetativos filamentosos	14
Chrolophyta			
Charophyceae	Chara sp.	Gyrogonites	16
Plantae			
Lycophyta			
Isoetales	tipo “Isoetes” sp. ou Isoetites	Caules e micrófilos estéreis e férteis, bulbo e esporófilos	19,23,25,28,38
Sphenophyta			
Sphenophyllales	Schizoneura sp.	Morfogênero	15,19,23,38
Equisetales			
Equisetaceae	Indeterm.		21
	Equisetites sp.		23,25
Pteridophyta			
Filicales			
Schizaeaceae	Anemia sp. = Ruffordia goeppertii	Rizoma, frondes estéreis e férteis	4,12,21,23,26,28,38,47
Spermatophyta			
Gymnospermae			
Incertae sedis	Indeterm.	Eixos com folhas opostas, de venação dicot./retic. cúpulas e sementes conectadas	21
Cycadales	Indeterm. (?)	Folhas isoladas, folíolos, frondes, cones	21,24,37
Bennettitales ou Cycadeoidales	Indeterm. (?)	Folhas isoladas	2,21,24
Ginkgoales			
Ginkgoaceae	Ginkgo antarctica (?)	Folhas isoladas	15
	Indeterm.	Folhas isoladas	37
Pteridospermales			
Caytoniaceae	tipo “Sagenopteris” sp.	Folhas	6
Coniferales			
Cheirolepidiaceae	? Brachyphyllum obseum	Ramos folhosos estéreis	1,8,15,21,23,24,26,36,38
	Brachyphyllum castilhoi	Ramos folhosos estéreis	1,8,15,21,23,24,26,36,38
	Brachyphyllum insigne	Estróbilo isolado	8
	Frenelopsis sp.	Ramos folhosos estéreis	38,44
	Tomaxellia biforme	Ramos folhosos estéreis	38,44,46
Podozamitaceae	Podozamites lanceolatus	Folhas isoladas	1,15,23,26,38
Incertae sedis	Lindleycladus sp.	Ramos folhosos, morfogênero	30,38
Araucariaceae			
	Araucarites vulcanoi	Megaesporófilos isolados	2,8,26
	Araucaria cartellei	Folhas isoladas	8,26
	Araucaria sp.	Cones femininos e escamas isoladas	30
	Araucariostrobus sp.	Cones imaturos	30
	Brachyphyllum obesum	Ramos folhosos estéreis	30
	Indeterm.	Ramos folhosos, escamas e folhas isoladas	3,7,21,23,37,38
	Indeterm.	Exudato de resina, canais	36
		Resiníferos, clastos de âmbares, cones feminino e masculino e ramos folhosos estéreis tipo “Agathis”	
Taxodiaceae	tipo “Sequoiadendron” sp. (?)	Folhas isoladas	15
Podocarpaceae	Indeterm. (?)	Ramos folhosos	21
	Indeterm.	Brácteas trilobadas	19,23
Gnetales			
Ephedraceae	Indeterm.	Ramos com frutificações,ramos estrobilares, ramos estéreis, ramos com folhas,brácteas e sementes	5,6,9,18,19,21,23,24,26,29,38
	Indeterm. (3 taxa = 1 monóico + 2 dióicos)		29
	Indeterm.	Planta lenhosa rasteira completa, raízes, caules, folhas e estróbilos	40
Welwitschiaceae			
	Cratonya cotyledon	Plântula com cotilédones e raiz	27,29
	Welwitschiella austroamericana	Plântula com cotilédones e Epicótilo	31,38
	Welwitschiophyllum brasiliense	Folhas isoladas	31,38
	Welwitschiostrobus murili	Eixos com cones masculinos	31,38
	Indeterm.	Plântulas, folhas, eixos com cones, sementes aladas	11,18,19,23,26,29,34,38
	Indeterm. (Outras linhagens desconhecidas que não as atuais)		21,29,33,42

Tabela 5.2. Lista macroflorística sistematicamente organizada das espécies reportadas e formalmente descritas, assinaladas para a Paleoflora Crato (Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe): nela constam informações dos *taxa*, tipo de preservação e citação das fontes. Os itens marcados com (?) referem-se aos registros apenas reportados e não formalmente descritos, ou ainda *taxa* não validados devido a publicação em resumos. (*Continua na próxima página*).

(...) continuação da Tabela 5.2

Angiospermae

<i>Incertae sedis</i>			
'ANITA grade'	<i>Choffatia franchetti</i>	Aquática: caules, folhas e radicelas	1,15,23,26
Nymphaeales			
	Nymphaeaceae		
	<i>Nymphaeites choffati</i>	Aquática: caules e folhas	1,15,23,26
	Indeterm. (2 taxa)	Aquáticos: rizoma, raízes e folhas	21,38,48
	Cabombaceae		
	Indeterm.	Aquáticos	21,39,48
Magnoliids			
	Indeterm.	Fruto monocarpelar, frutos e flores foliculares, ramos folhosos e folhas Isoladas, herbácea (Ranunculales)	17,20,21,23,24,28,48
	Família desconhecida (Magnoliales-Laurales)		
	<i>Arapia florifera</i>	Ramos folhosos férteis	25,38,39,48
	Família desconhecida (Magnoliales/ Eupomatiaceae)		
	<i>Endressinia brasiliana</i>	Ramos folhosos férteis	28,38,39,48
Monocots			
	Família desconhecida		
	<i>Nymphaeites choffati</i> = <i>Trifurcatia flabellata</i> = = <i>Klitzschophyllites flabellatus</i>	Caules com folhas	1,15,23,24 38,39,45,48
	Protanaceae (Poales/ Bromeliaceae)		
	<i>Protananas lucenae</i>	Inflorescências com brácteas	35,39
	? Família desconhecida (? Alismatales)		
	<i>Iara sp.</i>	Aquática: caules e folhas filamentosas e estruturas reprodutivas	32,41,43
	Indeterm. (?)	Fragmentos de folhas	8
Eudicots			
	Proteales (?)		
	Indeterm. (?)		48
	Fabaceae		
	Indeterm. (?)	Fruto e vagem	13
	Indeterm. (?)	Flores e frutos	38,39
	Indeterm.	Sementes e frutos alados, ramos folhosos estéreis e férteis, folhas isoladas, ervas completas com raiz, caule, folhas e frutos, agrupamento de pétalas, estruturas reprodutivas foliculares.	5,10,19,21,22,23,38

Fonte de dados, referências: 1: Duarte (1985); 2: Duarte (1989); 3: Crane & Maisey (1991); 4: Lima & Oliveira-Babinski (1991); 5: Pons *et al.* (1992); 6: Martill (1993); 7: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (1993); 8: Duarte (1993); 9: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (1996); 10: Lima *et al.* (1996); 11: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (1999a); 12: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (1999b); 13: Cristalli *et al.* (1999); 14: Saraiva *et al.* (1999); 15: Saraiva & Saraiva (1999); 16: Srivastava (1999); 17: Barreto *et al.* (2000); 18: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2000); 19: Dilcher *et al.* (2000); 20: Mandarim-de-Lacerda *et al.* (2000); 21: Mohr & Friis (2000); 22: Barreto *et al.* (2001); 23: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2002); 24: Mohr & Rydin (2002); 25: Mohr & Eklund (2003); 26: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2003); 27: Rydin *et al.* (2003); 28: Mohr & Bernardes-de-Oliveira (2004); 29: Mohr *et al.* (2004); 30: Kunzmann *et al.* (2004); 31: Dilcher *et al.* (2005); 32: Fanton *et al.* (2005a); 33: Fanton *et al.* (2005b); 34: Kerkhoff *et al.* (2005); 35: Leme *et al.* (2005); 36: Martill *et al.* (2005); 37: Sucerquia *et al.* (2005); 38: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2006a); 39: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2006b); 40: Fanton *et al.* (2006a); 41: Fanton *et al.* (2006b); 42: Fanton *et al.* (2006c); 43: Fanton *et al.* (2006d); 44: Kunzmann *et al.* (2006); 45: Mohr *et al.* (2006a); 46: Sucerquia & Bernardes-de-Oliveira (2006); 47: Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2006c); 48: Mohr *et al.* (2006b).

As Pteridófitas filicaleanas. Diferentemente dos grupos anteriormente citados, as pteridófitas compõem significativa parcela das assembléias micro e macroflorísticas, muito embora haja o predomínio marcante das frondes das filicaleanas no registro da macroflora, especialmente da espécie *Ruffordia goeppertii* (antes identificada desacertadamente como *Anemia*), pertencente à família Schizaeaceae (Filicales, Pteridophyta), **Tabela 5.2**.

O registro microflorístico de Pteridophyta é muito mais diverso, no qual foram observados mais de 60 *taxa*, incluídos em pelo menos oito distintas famílias das ordens Filicales, Marattiales e Marsileales (Filicales: Osmundaceae, Cyatheaceae, Dicksoniaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae e Schizaeaceae; Marattiales: Marattiaceae; Marsiliales: Marsiliaceae), **Tabela 5.1**.

Ruffordia goeppertii ocorre no Membro Crato (**Tabela 5.2**), conforme descrição de Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2006c) como um feto de porte relativamente reduzido, com rizomas prostrados (arrastando-se sobre o substrato ou sobre outras plantas) e de hábito ereto (**Figura 5.3, A-B**). As frondes são triangulares, dimórficas, parcialmente férteis e estéreis, atingindo até 60 cm de comprimento, com pecíolos dísticos estendendo-se de 12-15 cm. As raques são imparipinadas, alternas, estreitando-se da base ao ápice. As pínulas são geralmente catadrômicas, muito dissecadas, com os segmentos terminais sub-rômbicos e de veias dividindo-se sempre aos pares. Quando a lâmina é fértil, os segmentos férteis são proximais em relação ao pecíolo, compreendendo até 6 pínulas.

As Gimnospermas. As gimnospermas estão representadas além do expressivo documentário coniferaleano e gnetaleano, por registros esporádicos de folhas destacadas, frondes ou ramos incompletos de Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales e Pteridospermales, conforme **Tabela 5.2**. Contudo, até a presente dissertação, nenhuma espécie dentre esses grupos havia sido formalmente descrita para a macropaleoflora Crato.

O registro microflorístico dessas linhagens na paleoflora é moderadamente diverso, com aproximadamente 12 *taxa* (incluindo o característico pólen *Bennettitaepollenites regalii*), conforme **Tabela 5.1**.

As extintas Pteridospermas mesozóicas. A primeira referência a respeito da presença de pteridospermas na Paleoflora Crato decorre de dados palinológicos. Lima (1978) reportou a ocorrência das famílias Caytoniaceae e Corystospermaceae na bacia do Araripe a partir da

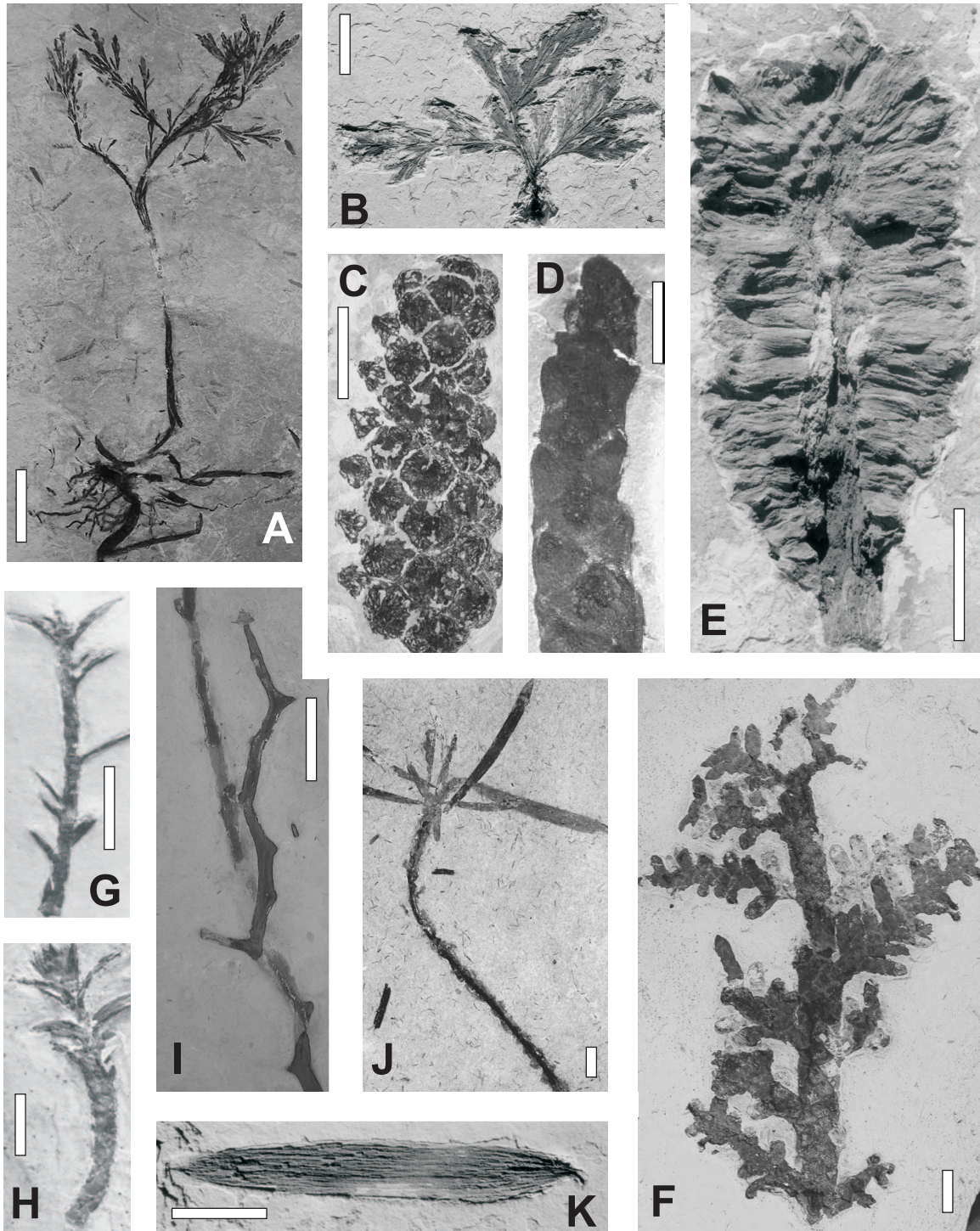


Figura 5.3. Fósseis destacados da Paleoflora Crato. **A-K: Pteridófitas (Pteridophyta) e Gimnospermas coniferales (Coniferales).** **A-B:** Frondes e rizoma de *Ruffordia goepertii* (Schizaeaceae, Filicales, Pteridophyta), um feto de porte reduzido, de rizoma prostrado e de hábito ereto. As frondes triangulares têm as raques estreitando-se em direção ao ápice. **C-F:** Coníferas da família **Araucariaceae**. **C.** Estróbilo masculino. **D.** Detalhe de um ramo coberto densamente por folhas coriáceas, levemente quilhadas e convexas, dispostas espiraladamente. **E.** Estróbilo feminino. **F.** Ramos folhosos de *Brachyphyllum obesum*. **G-I:** Coníferas da família **Cheirolepidiaceae**. **G-H.** Ramos heterófilos de *Tomaxellia biforme*. **I.** Ramos caducos de *Frenelopsis* sp. **J-K:** **Outras coníferas.** **J.** *Lindleycladus* sp. (*Incertae sedis*). **K.** Folha isolada de *Podozamites lanceolatus* (Podozamitaceae). barras de escala = 10 mm. Créditos: fotos próprias (F. Ricardi-Branco, 1999 e J.C.M. Fanton, 2005) e reproduções de publicações, tais como **C, D, F e J** (Martill *et al.* 2005); **G e H** (Kunzmann *et al.* 2006).

presença dos gêneros de grãos de pólen *Vitreisporites* e *Alisporites*, respectivamente. O primeiro está representado na micropaleoflora Crato pelas espécies *V. pallidus* e *V. microsaccus* (ver **Tabela 5.1**). O gênero *Cycadopites* descrito por Lima (1978) e citado na **Tabela 5.1** como pertencente à família Cycadaceae (ordem Cycadales) pode vir a ter afinidades pteridospérmicas conforme Balme (1995) que atribuiu o grão de pólen à família Peltaspermaceae, outro grupo de pteridospermas mesozóicas.

Na literatura palinológica, o gênero *Vitreisporites* (Caytoniaceae) é descrito como um grão de pólen bissacado portador de um sulco distal aonde presumivelmente ocorre a germinação. As paredes são lateralmente tectadas-alveoladas e com grandes cavidades. Os sacos exibem uma extensa rede de endoreticulações que se projetam ao interior do lúmen dos mesmos (Zavada & Crepet, 1985; Osborn, 1994).

A primeira referência macroflorística sobre a ocorrência de pteridospermas na Paleoflora Crato foi a de Martill (1993), que em sua breve lista sobre tal flora reportou a presença de fitofósseis tipo ‘*Sagenopteris*’ sp. (**Tabela 5.2**). O autor não apresentou descrições formais nem detalhes a respeito do tipo de material preservado. Presumivelmente, o material referido tratava-se de folhas com feições morfológicas preservadas do tipo ‘*Sagenopteris*’.

As Coniferales. Expressivos macroregistros gimnospérmicos acrescidos de descrições formais são os do grupo das Coniferales. Microfloristicamente, o grupo está representado por 25 distintos *taxa*, distribuídos em pelo menos seis famílias, dentre eles o ubíquo e abundante pólen *Classopolis classoides*, da família Cheirolepidiaceae (**Tabela 5.1**).

Na macropaleoflora Crato, as mais representativas e expressivas coniferales são as das famílias Cheirolepidiaceae e Araucariaceae (**Tabela 5.2**).

Estão presentes as espécies *Brachyphyllum castilhoi* (Duarte 1985), *Frenelopsis* sp. e *Tomaxellia biforme* (Kunzmann *et al.* 2006) pertencentes à família Cheirolepidiaceae. Enquanto *Araucaria* sp. e *Brachyphyllum obesum* (Kunzmann *et al.* 2004) são representantes da família Araucariaceae, representados na forma de estróbilos masculinos (**Figura 5.3. C**), estróbilos femininos (**Figura 5.3. E**) e ramos folhosos (**Figura 5.3. D**). Uma outra conífera de afinidades incertas, *Lindleycladus* sp. (**Figura 5.3. J**) está presente, talvez também afim de Araucariaceae (Kunzmann *et al.* 2004). A família Podozamitaceae ocorre na forma de folhas isoladas de

Podozamites lanceolatus (**Figura 5.3. K**) e a família Podocarpaceae ocorre como possíveis ramos folhosos, embora essa ocorrência não tenha sido confirmada (**Tabela 5.2**).

As extintas Coníferas Cheirolepidiáceas. Nas últimas décadas, evidências paleobotânicas reunidas têm sugerido que o grupo da extinta família de coníferas Cheirolepidiaceae experimentou extraordinária irradiação evolutiva e também incremento da dominância em muitos ecossistemas terrestres durante o Eocretáceo, particularmente nas baixas paleolatitudes do Gondwana boreal e Laurasia meridional (Watson, 1988; Axsmith, 2006).

Anteriormente, alguns de seus membros foram desacertadamente atribuídos à família Cupressaceae, e atualmente é mais evidente que seus representantes alcançaram notável variedade de formas, hábitos e habitats (Watson, 1988). O caráter mais conspícuo da família é a morfologia característica do grão de pólen denominado *Classopolis* (antigos sinônimos: *Circulina* e *Corollina*) ao passo que o hábito de crescimento, morfologia e tamanho das folhas e cones bem como caracteres anatômicos variam substancialmente (Kunzmann *et al.* 2006).

A espécie *Tomaxellia biforme* compõe o registro da macropaleoflora Crato e conforme descrição de Kunzmann *et al.* (2006), aparece preservada na forma de ramúsculos heterófilos, de folhas decorrentes a parcialmente decorrentes, carnosas e arranjadas espiraladamente. As folhas curtas ocorrem na base enquanto folhas longas ocorrem em direção ao topo, no qual é visível uma gema apical (**Figura 5.3. G-H**).

A espécie *Frenelopsis sp.* (Kunzmann *et al.* 2006) integra também o registro cheirolepidiáceo da macropaleoflora Crato, na forma de galhos caducos de ramificação esparsa, com os ramúsculos de até 3ª ordem emergindo de modo dicotômico e alinhados num mesmo plano. Os segmentos de galhos portam verticilos de 1-2 folhas escamiformes lateralmente fundidas ou ainda folhas livres opostas ou decussadas, evidentemente estriadas (estrias paralelas a curvas), (**Figura 5.3, I**).

Os ramos folhosos estéreis descritos como *Brachyphyllum*, representados pelas espécies *B. castilhoi* e *B. obesum*, que vinham sendo considerados expressivos componentes da Paleoflora Crato não haviam tido definição a respeito de suas afinidades, citados como relacionados a Cheirolepidiaceae ou ainda a Araucariaceae. Kunzmann *et al.* (2006), por exemplo, assumiram que apenas parte do material de Duarte (1985) descrito como *B. castilhoi* pertenceria à família Cheirolepidiaceae, enquanto *B. obesum* foi considerado pertencente à família Araucariaceae. O

estróbilo isolado da espécie *B. insigne* (Duarte, 1993) foi considerado pertencente a um representante da família Araucariaceae, bem como o estróbilo juvenil de *Araucariostrobus sp.* e o cone feminino de *Araucaria sp.* (Kunzmann *et al.* 2004).

Morfologicamente, a espécie *Brachyphyllum obesum* (**Figura 5.3. F**) ocorrente na Paleoflora Crato foi descrita por Duarte (1985) e revisada por Kunzmann *et al.* (2004) como ramos de até quatro ordens de ramificação, ambas as ordens densamente cobertas por folhas delicadamente imbricadas de arranjo espiralado, e densamente cobertas por almofadas foliares romboidais. Os ramos das últimas ordens emergem opostamente do eixo principal, alinhados num mesmo plano horizontal. As folhas das últimas ordens geralmente possuem a parte livre adpressa, o ápice agudo e a base da lâmina arredondada. As lâminas foliares são levemente quilhadas, convexas e de margem denticulada.

As Gnetaleanas. Outro expressivo macroregistro gimnospérmico na Paleoflora Crato é o das Gnetales. Tal grupo carece de descrições formais já que notadamente corresponde a importante parcela em ambas as assembléias (micro e macro) paleoflorísticas do Membro Crato.

Até o momento, microfloristicamente foram reportados e descritos aproximadamente 66 *taxa* diferentes (**Tabela 5.1**) em sua grande maioria grãos de pólen de morfologia poliplicada (correspondendo a cerca de 64% da diversidade total das assembléias microflorísticas).

Macrofloristicamente, alguns trabalhos reportaram brevemente a presença gnetaleana na paleoflora, sobretudo pela presença indubitável das famílias Ephedraceae e Welwitschiaceae (**Tabela 5.2**), contudo sem debruçar-se de modo formal sobre as descrições das novas espécies do grupo. Alguns autores sugeriram inclusive a existência de possíveis linhagens gnetaleanas desconhecidas, representantes do “*stem group*”, que não se incluíam dentre as três linhagens atuais remanescentes, do “*crown group*” de Gnetales (Mohr & Friis, 2000; Mohr *et al.* 2004; Rydin *et al.* 2006a).

As publicações de Rydin *et al.* (2003) e Dilcher *et al.* (2005) erigiram novos *taxa* baseadas em estruturas vegetativas e reprodutivas selecionadas, e que certamente corresponderiam a elementos de membros da família Welwitschiaceae durante o Eocretáceo da Paleoflora Crato (**Tabela 5.2**). O registro de uma plântula portadora de dois cotilédones mais a região do hipocótilo foi denominada *Welwitschiella austroamericana* (**Figura 5.4. B**), enquanto *Cratonya cotyledon* (**Figura 5.4. A**) corresponde também a uma plântula de dois cotilédones e

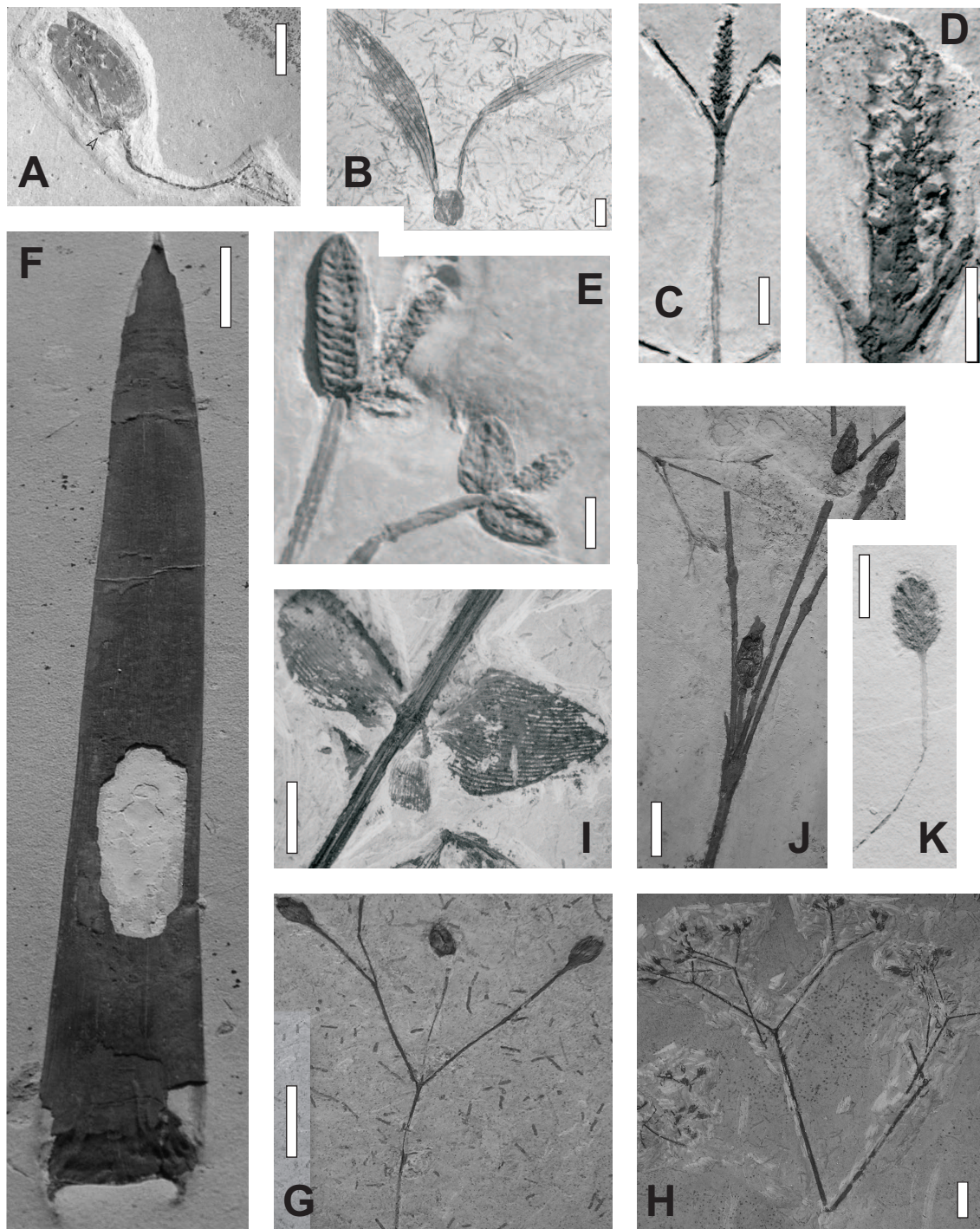


Figura 5.4. Fósseis destacados da Paleoflora Crato: **A-K: Gimnospermas gnetaleanas (Gnetales).** **A-F:** Família **Welwitschiaceae**. **A.** *Cratonya cotyledon*, Plântula com dois cotilédones e raízes. **B.** *Welwitschiella austroamericana*, plântula com cotilédones e primórdios foliares. **C-E.** *Welwitschiostrobus murili*, cones masculinos de escamas estriadas e decussadas, que emergem terminal ou axilarmente de eixos estriados e delgados. **F.** *Welwitschiophyllum brasiliense*, longa folha isolada triangular, de base curva. **G-K: Gnetales** não descritas, de afinidades não determinadas, talvez ephedróides. **G.** Eixo articulado de ramificação oposta, portador de cones terminais dilatados. **H.** Eixo articulado, opostamente e amplamente ramificado, portador de cones terminais com escamas de ápice agudo, muito similar ao gênero de Gnetales do Cretáceo chinês, *Liaoxia*. **I.** Eixo estriado e articulado, portador de folhas romboidais opostas, de venação paralela. **J-K.** Outros eixos reprodutivos gnetaleanos. barras de escala = 10 mm. Créditos: fotos próprias (F. Ricardi-Branco, 1999; J.C.M. Fanton, 2005; D.L. Dilcher, 2005) e reproduções de publicações, tais como **A** (Rydin et al. 2003), **B, C, D e E** (Dilcher et al. 2005).

raízes lateralmente ramificadas, mas de hipocótilo inconspícuo. Há o registro de longas folhas isoladas que foi denominado de *Welwitschiophyllum brasiliense* (**Figura 5.4. F**) e o registro de eixos com cones masculinos que por sua vez foi denominado de *Welwitschiostrobus murili* (**Figura 5.4. C-E**). Outros materiais ainda não descritos ilustram a presença largamente diversa das gnetaleanas na Paleoflora Crato (**Figura 5.4. G-K**).

Até então, nenhum representante da família “Ephedraceae” fora formalmente apresentado ou descrito, apesar de que autores como Bernardes-de Oliveira *et al.* (1996, 2000), Mohr *et al.* (2004) e Rydin *et al.* (2006a) vêm anunciando a presença de ramos reprodutivos e outros materiais ainda não descritos pertencentes a plantas efedróides na Paleoflora Crato. Este material poderá compor também o quadro da diversidade avantajada de Gnetales durante o Eocretáceo.

As Angiospermas. O grupo das angiospermas representa proporcionalmente o registro mais conhecido e descrito da paleoflora. Dos 20 a 30 *taxa* estimados (Mohr & Friis, 2000; Mohr *et al.* 2006b), diversidade taxonômica esta considerada relativamente alta, aproximadamente um quarto já fora descrito, sendo erigidos representantes afins do clado ‘ANITA’, do clado Magnoliids (a maior parte dos *taxa* parece compartilhar afinidades magnoliídeas) e também de linhagens basais dos clados Eudicots e Monocots (**Tabela 5.2**).

Dentre os representantes do clado ‘ANITA’, estão materiais ainda não descritos (Mohr & Friis, 2000; Mohr *et al.* 2006b), angiospermas caracteristicamente aquáticas, possivelmente afins da ordem Nymphaeales (famílias Nymphaeaceae e Cabombaceae), **Tabela 5.2**.

Dentre as magnoliídeas (**Tabela 5.2**) foram descritas: *Araripia florifera* (Mohr & Eklund, 2003) que compartilha afinidades magnolialeanas-lauraleanas, sendo portadora de ramos férteis com folhas trilobadas irregulares, de venação primária pinada, com flores caracteristicamente multipartidas, com longas tépalas de arranjo espiralado (**Figura 5.5. A-C**); além de *Endressinia brasiliiana* (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004), mais afim de Magnoliales-? Eupomatiaceae, portadora de folhas simples, alternas, ovadas a obovadas, de margem inteira, de pecíolo curto ou ausente. As flores são também multipartidas, diminutas, terminais, compostas de tépalas, fileiras de estaminódios e folículos apocárpicos centrais, todos arranjados espiraladamente e assentados num receptáculo (**Figura 5.5. D-E**). As duas espécies citadas anteriormente possivelmente deveriam atingir porte arbustivo a arbóreo, a julgar pelo crescimento secundário dos galhos férteis destacados.

Dentre as monocotiledôneas (**Tabela 5.2**), foram descritas *Nymphaeites choffati* (Duarte, 1985) e *Trifurcatia flabellata* (Mohr & Rydin, 2002; Bernardes-de-Oliveira *et al.* 2006b, Mohr *et al.* 2006a) ambas sinônimas de *Klitzschophyllites flabellatus* (Mohr *et al.* 2006a). Esta espécie representa uma monocotiledônea bizarra composta de eixos trifurcados, com nós e entrenós evidentes, cada eixo com uma folha flabelada terminal, de bainha curta, de margens serradas e dentículos marginais (**Figura 5.5. F-H**), adaptada a viver em condições extremas que oscilam entre estiagens a ambientes hipersalinos, conforme Mohr *et al.* (2006a). Outra possível monocotiledônea é *Protananas lucenae* (Leme *et al.* 2005), preservada na forma de uma inflorescência elipsoidal com escapo floral recoberto por inúmeras brácteas conspícuas (**Figura 5.5. I**), possivelmente uma nova família do clado Monocots afim de Poales-Bromeliaceae.

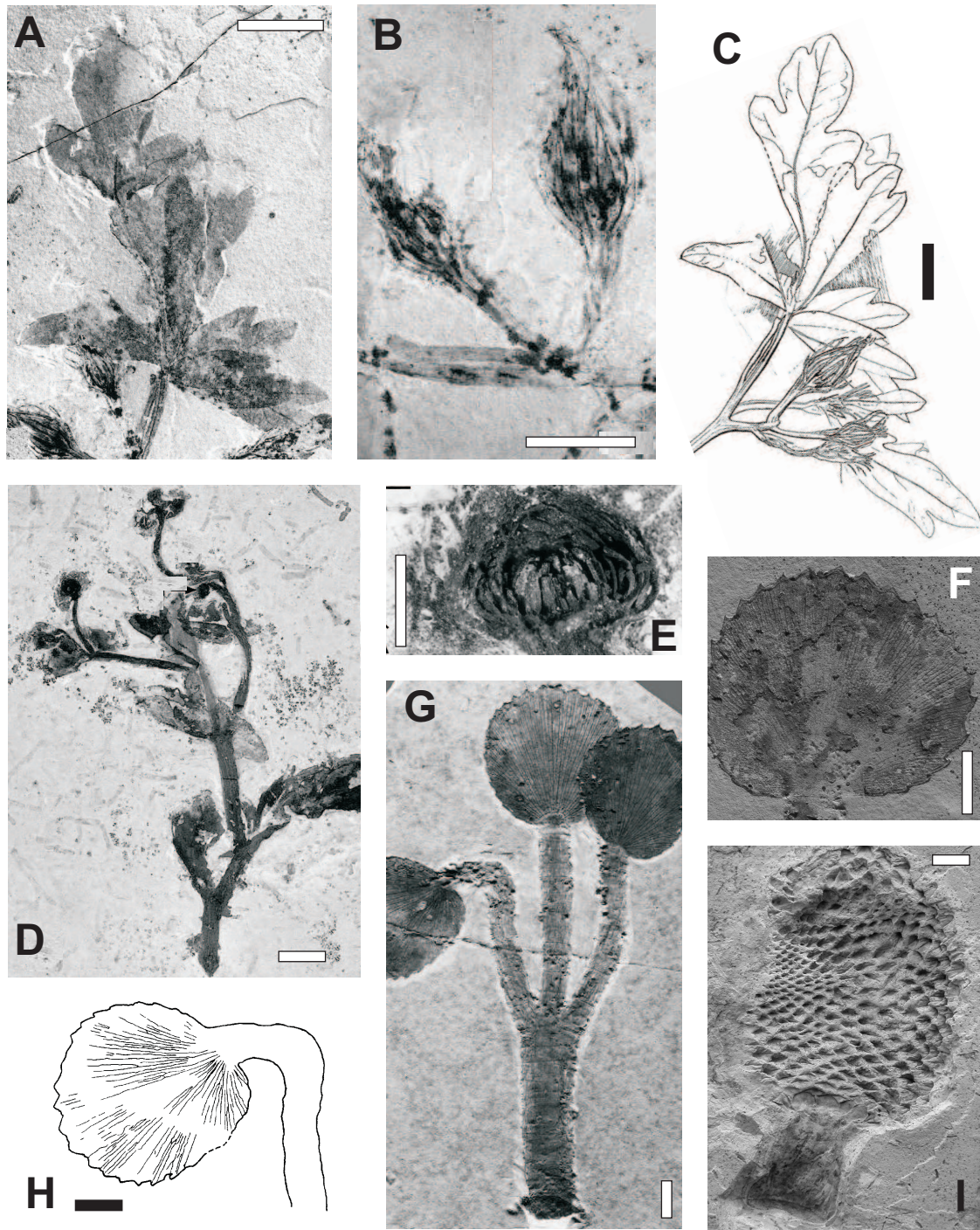


Figura 5.5. Fósseis destacados da Paleoflora Crato. **A-I: Angiospermas.** **A-E: Clado Magnoliids.** **A-C.** *Araripia florifera* (**Magnoliales-Laurales**), ramo fértil portador de folhas irregulares trilobadas (venação primária pinada), portador de flores multipartidas de longas tépalas arranjadas espiraladamente. **D.** *Endressinia brasiliana* (**Magnoliales-Eupotamatiaceae**), ramo fértil portador de folhas simples, alternas, ovadas a obovadas e de pecíolo curto ou ausente. **E.** As pequenas flores multipartidas são terminais, compostas de tépalas, fileiras de estaminódios e folículos apocárpicos centrais, de arranjo espiralado e assentados num receptáculo. **F-I: Monocots.** **F-H.** *Klitzchophyllites flabellatus* (*incertae sedis*, **Monocots**), eixo trifurcado com nós e entre-nós, em cada eixo uma única folha oval, de bainha curta e margem serrada de denticulos terminais. **I.** *Protananas lucenae* (**Protananaceae**, **Monocots**), inflorescência elipsoidal, 'estrobilada', com escapo floral recoberto de inúmeras brácteas, inclusive com conspícuas brácteas ao redor da base. barras de escala = 10 mm. Créditos: fotos próprias (Fanton, 2005 e Dilcher, 2005) e reproduções de fotos e ilustrações de publicações, tais como **A, B e C** (Mohr & Eklund, 2003), **D e E** (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004), **G e H** (Mohr et al. 2006).

Capítulo 6. RESULTADOS

6.1. Sistemática paleontológica & Descrição

A classificação sistemática para a divisão das traqueófitas, adotada na presente sessão, foi a sugerida por Stewart & Rothwell (1993). Em adição, optou-se por sugerir nomes às entidades taxonômicas inéditas aqui estudadas, que possivelmente serão mantidos nas publicações em periódicos especializados futuramente, ocasião na qual as entidades erigidas terão valor taxonômico formalmente estabelecido.

6.1.1. *Cratopteris fertilis* gen. et sp. nov.

Divisão: Tracheophyta

Classe: Gymnospermae

Subclasse: Pteridospermae

Ordem: Caytoniales

Família: Caytoniaceae Thomas 1925

Gênero: *Cratopteris* gen. nov.

Diagnose genérica: Eixo lenhoso distalmente ramificado, portador de folhagem na porção proximal. Folhas compostas paripinadas, dois pares de folíolos oblanceolados e peciolados, de margens inteiras, ápices agudo-obtusos e bases cuneadas. Padrão de nervura reticulado com veia central conspícua ausente e veias laterais que divergem centrifugamente em dicotomias e anastomoses. Eixo central lenhoso que se divide alternadamente em ramos costelados de 2ª ordem e opostamente em ramúsculos, também costelados, de 3ª e 4ª ordens, com brácteas ensiformes inseridas axilarmente e portadores de eixos delgados férteis, masculinos e femininos.

Etimologia: Palavra derivada da combinação de “*Crato*”, que nomeia a unidade litoestratigráfica homônima com “*pteris*”, palavra grega que remete à fronde típica dos fetos, conforme tradicionalmente adotado às folhas das pteridospermas.

Espécie-tipo: *C. fertilis* sp. nov.

Cratopteris fertilis sp. nov.

Figuras 6.1, 6.2, 6.3, 6.4, 6.5.

Diagnose específica: Caracteres vegetativos como os do gênero. Ramúsculos portadores de eixos delgados férteis masculinos e femininos. Órgão polínico constituído de eixo delgado opostamente subdividido em curtos eixos laterais que portam sinângios terminais capsulares e fusiformes, marcados por no mínimo três sulcos longitudinais que delimitam os sacos polínicos. Órgão ovulado constituído de eixo delgado opostamente subdividido em pedículos portadores de cúpulas terminais ora solitárias, ora aos pares. Cúpulas ovóides, bilateralmente simétricas, presumivelmente recurvadas, superficialmente marcadas por delicadas linhas longitudinais, com ponto de inserção ao pedículo dilatado constituindo projeção labial.

Etimologia: Palavra derivada do latim que significa fértil, capaz de produzir estruturas reprodutivas, como é o caso do fitofóssil com estruturas férteis organicamente conectadas.

Holótipo: MPMA.30-0028.95. Depositado na coleção científica do Museu de Paleontologia de Monte Alto, Município de Monte Alto, Estado de São Paulo (SP), SE do Brasil.

Localidade-tipo: Entre os centros urbanos de Nova Olinda e Santana do Cariri (aproximadamente Lat. S 07° 07' 14''/ Long. W 39° 42' 01''), estado do Ceará (CE), NE do Brasil.

Idade: Final do estágio Aptiano do Cretáceo Inferior.

Posição estratigráfica: Níveis inferiores do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe (correspondente ao *Membro Nova Olinda* da *Formação Crato* de Martill, 1993).

Descrição:

Caracteres vegetativos. Eixo lenhoso ramificado de no mínimo 227 mm de comprimento, portador de folhagem em porção proximal e estruturas férteis organicamente conectadas em porção distal. Folhas compostas paripinadas constituídas de dois pares de folíolos proximamente dispostos. Folíolos peciolados oblanceolados, variando de 20,5-43 mm de comprimento e de 15,5-19 mm na largura máxima, de margens inteiras, de ápices e bases aparentemente obtusos a agudos e cuneados, respectivamente. Pecíolos de 4,5-9 mm de



Figura 6.1. Nova pteridosperma mesozóica *Cratopteris fertilis* gen. et sp. nov. (Holótipo MPMA. 30-0028.95): afim da família Caytoniaceae, ordem Caytoniales, ocorrente na Paleoflora Crato, Membro Crato (Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe), Nordeste do Brasil. (barra de escala = 10 mm).

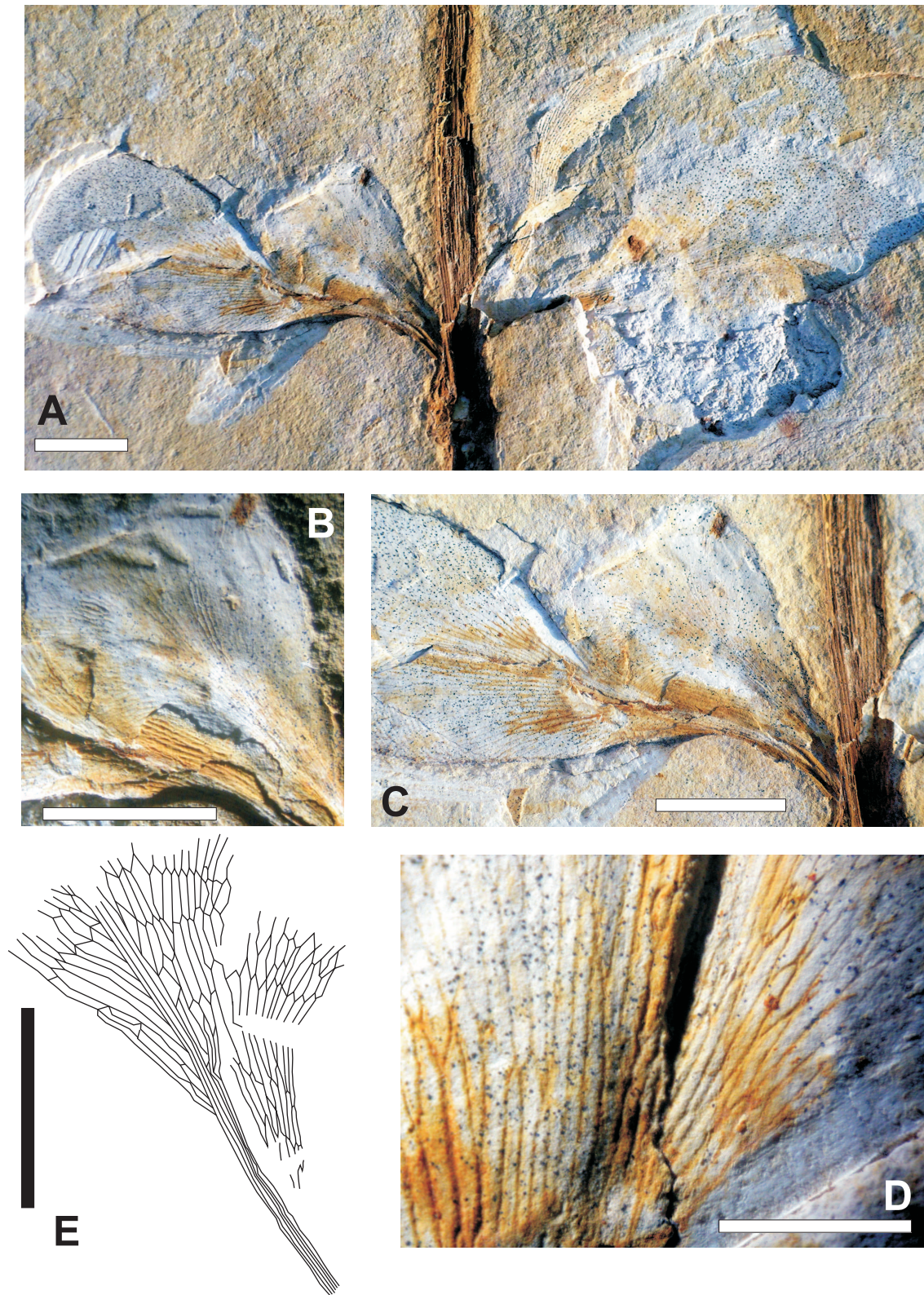


Figura 6.2. *Cratopteris fertilis* gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales). **A-E:** Porção proximal do eixo principal portadora de folhagem. **A.** Folha composta paripinada, 2 pares de folíolos oblanceolados e peciolados, de bases cuneadas, margens inteiras e ápices agudos-obtusos. **B.** Folíolo oblanceolado de margem inteira. **C.** Par de folíolos com venação reticulada e veia média distinta ausente. **D.** Veias laterais que divergem em dicotomias e anastomoses compondo padrão reticulado complexo. **E.** Padrão de venação reticulado reconstituído. (barras de escala = 10 mm).

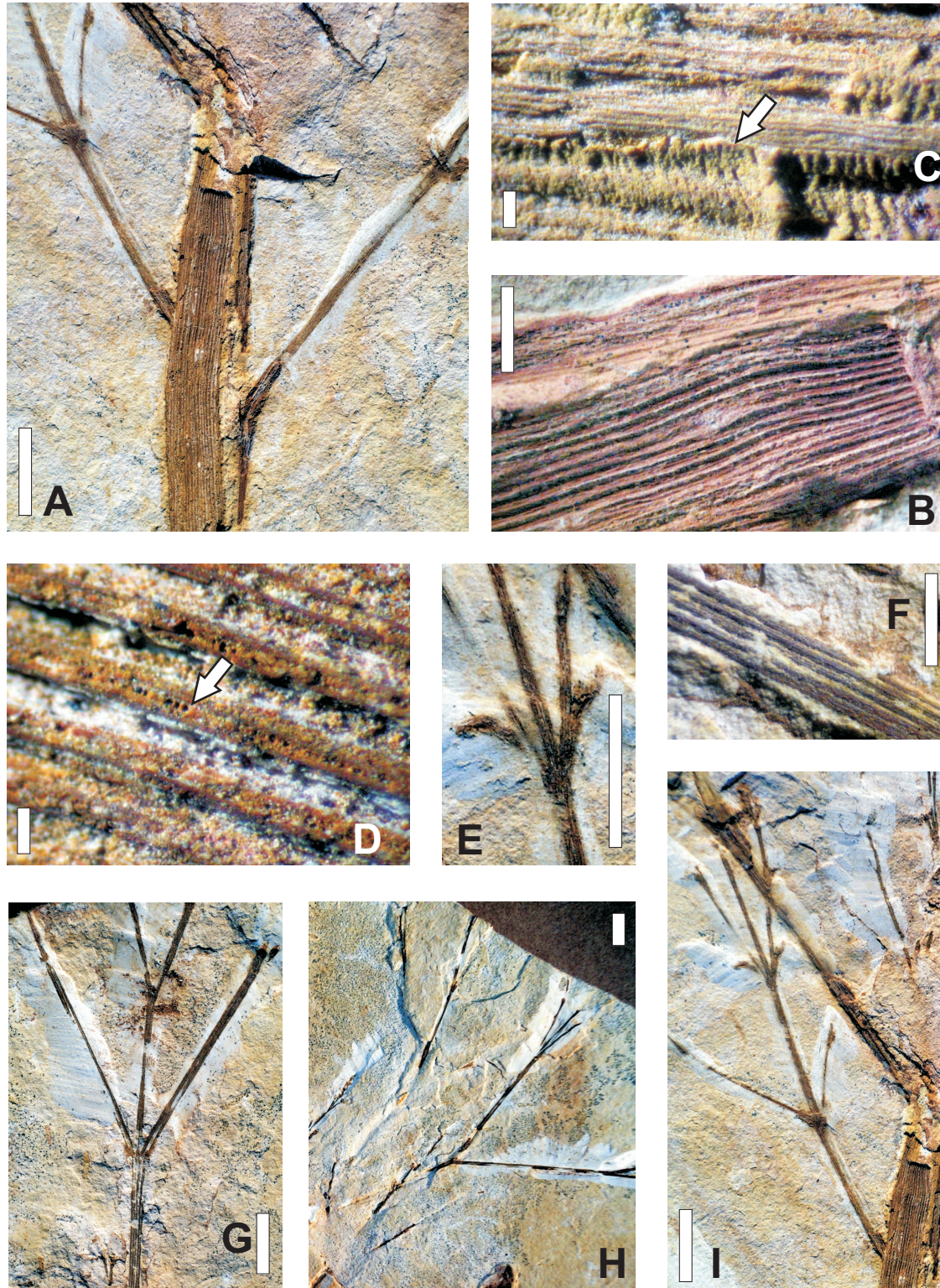


Figura 6.3. *Cratopteris fertilis* gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales). **A-I:** Ramificações da porção distal do eixo principal e sua anatomia. **A.** Ramos de 2ª ordem alternos (escala = 10 mm). **B.** Cordões de fibra de esclerênquima (escala = 1 mm). **C.** Espessamentos helicoidais de parede secundária (escala = 0,1 mm). **D.** Pontoações de paredes laterais em fibrotraqueídes (escala = 0,1 mm). **E.** Par de brácteas ensiformes e axilares (escala = 10 mm). **F.** Ramo de 2ª ordem costelado (escala = 5 mm). **G-H.** Ramúsculos opostos de 3ª e 4ª ordens (escala = 10 mm). **I.** Ramo de 2ª ordem portador de ramúsculos de 3ª ordem opostamente arranjados (escala = 10 mm).

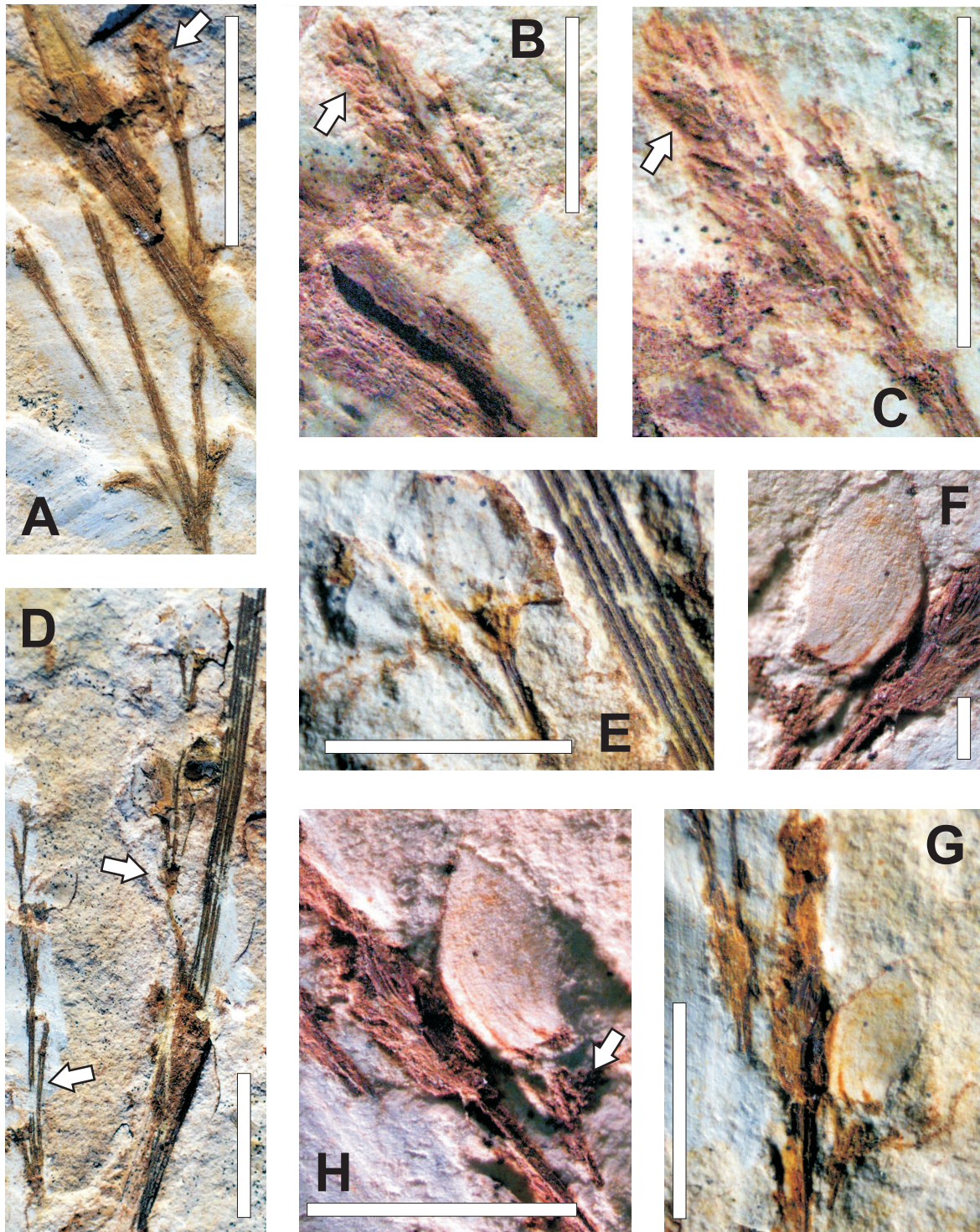


Figura 6.4. *Cratopteris fertilis* gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales). **A-H:** Ramificações férteis. **A.** Ramúsculo de 3ª ordem portador de eixo delgado fértil masculino (escala = 10 mm). **B.** Órgão polínico com eixo delgado que se ramifica opostamente em curtos eixos laterais (escala = 1 mm). **C.** Sinângios terminais capsulares, fusiformes e sésseis, marcados por sulcos longitudinais que delimitam os sacos polínicos (escala = 10 mm). **D.** Ramúsculos de 3ª ordem costelados, portadores de eixos delgados férteis femininos, que se ramificam opostamente em pedículos delgados portadores de cúpulas terminais (escala = 10 mm). **E.** Par de cúpulas ovóides, bilaterais, marcadas por delicadas linhas longitudinais (escala = 5 mm). **F.** Cúpula solitária marcada por linhas e inserida ao pedículo (escala = 1 mm). **G-H.** Cúpulas ovóides, marcadas por linhas na superfície, com ponto de inserção ao pedículo dilatado, constituindo uma possível projeção labial (escala = 5 mm).

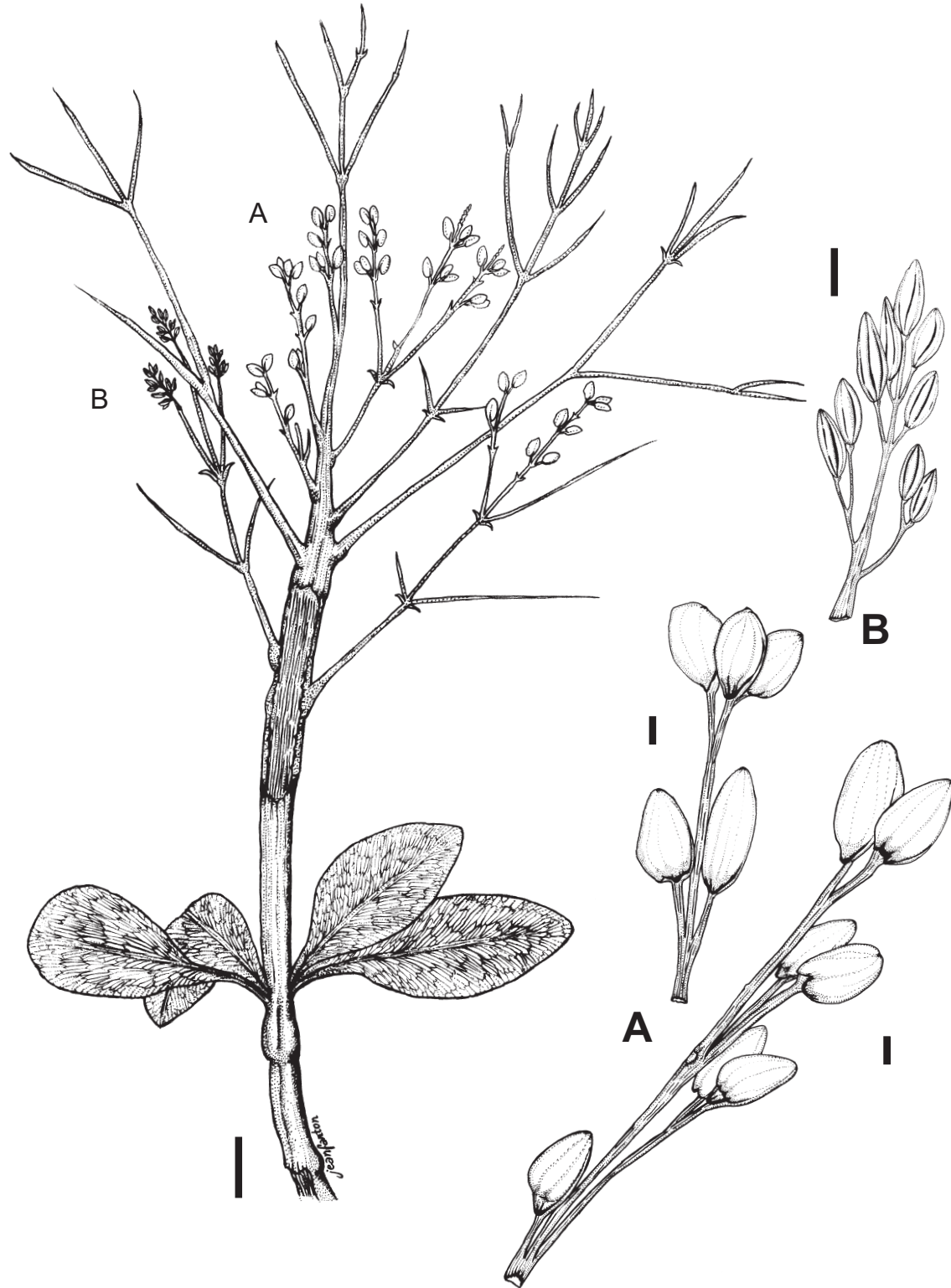


Figura 6.5. Reconstrução artística sugerida para a nova espécie de gimnosperma *Cratopteris fertilis* gen. et sp. nov. (Caytoniaceae, Caytoniales) da Paleoflora Crato (Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil). barra de escala = 10 mm. **A:** Ramificação fértil feminina (órgãos ovulados com cúpulas ovóides) e **B:** Ramificação fértil masculina (órgãos polínicos constituídos de sacos polínicos fundidos em sinângios capsulares fusiformes). barras de escala (**A** e **B**) = 1 mm. Ilustrações por J.C.M. Fanton.

comprimento e 1,1 mm de largura. Padrão de nervura reticulado, com veias longitudinais paralelas de disposição central e veia média principal ausente. Veias laterais divergem do centro para a margem, de modo dicotômico através de ângulos agudos, reunindo-se novamente por anastomoses e terminando livremente nas margens das folhas, resultando numa complexa trama composta de alongados e estreitos hexaedros.

Ramificações- Eixo central de 1ª ordem medindo 111,5 mm de comprimento e 5,5-7,5 mm de largura. Porção distal do eixo amplamente ramificada (até 4 ordens de ramificação) e portadora de unidades férteis organicamente conectadas. Algumas porções do eixo central lenhoso encontram-se substituídas por óxido de ferro preservando feições anatômicas de elementos do xilema secundário, tais como os abundantes cordões de fibra de esclerênquima de aproximadamente 0,15 mm de espessura, as perfurações escalariformes de traqueídes (ou espessamentos de parede secundária helicoidais) e as pontoações de paredes laterais de fibras ou traqueídes. Ramos de 2ª ordem costelados, arranjos alternadamente, atingindo comprimentos de 54-97,5 mm e larguras proximais de 1,5-2,2 mm. Ramúsculos de 3ª e 4ª ordens costelados, arranjos opostamente, com possíveis pares de brácteas ensiformes de até 6 mm de comprimento e 1,5 mm de largura, de inserção axilar. Ramúsculos de 3ª ordem atingem comprimentos de 17-56,5 mm e larguras proximais de 0,7-1,7 mm e os de 4ª ordem atingem comprimentos de 17-32,5 mm e larguras proximais de 0,6-1 mm. Os ramúsculos portam eixos delgados férteis com unidades reprodutivas masculinas e femininas organicamente conectadas, arranjas oposta a subopostamente.

Caracteres reprodutivos. Ramificações férteis- Órgão polínico que consiste num eixo delgado de 5 mm de comprimento e 0,5 mm de largura que se ramifica oposta a subopostamente em curtos eixos laterais. O segmento terminal de cada eixo lateral contém unidades alongadas fusiformes de aspecto capsular medindo aproximadamente 2,1 mm de comprimento e 0,7 mm de largura maior, marcadas por no mínimo 3 sulcos longitudinais. Órgãos ovulados que consistem em eixos delgados de 18,2-27,5 mm de comprimento mínimo (moda aproximadamente 20 mm) e de 0,5-0,9 mm de largura proximal. Tais eixos ramificam-se oposta a subopostamente, em pedículos de 2,5-4,0 mm de comprimento e de 0,1-0,2 mm de largura, dispostos em intervalos de 6,5-13 mm, portadores de unidades ovóides distais ora solitárias, ora aos pares, variáveis em número por eixo ($n = 2-8$), bilateralmente simétricas e medindo de 2,1-4,5 mm (moda

aproximadamente 3,5 mm) de comprimento e 1,5-2,9 mm de largura. Unidades ovóides conectadas ao pedículo através de uma base dilatada e marcadas superficialmente por 3-5 linhas longitudinais delicadas.

Discussão:

Em sua estrutura geral, o novo fitofóssil brasileiro *Cratopteris fertilis* compartilha muitas das características pertencentes aos morfogêneros de pteridospermas mesozóicas que são atribuíveis aos órgãos desconectados organicamente, tais como *Sagenopteris* de Harris (1964), morfogênero que se refere à folhagem e *Caytonanthus* de Harris (1937) que se refere aos órgãos polínicos. Quanto aos órgãos ovulados, estruturas cupuladas foram verificadas, contudo algumas diferenças foram notadas em relação ao morfogênero *Caytonia* descrito por Thomas (1933). Os morfogêneros citados anteriormente compõem na literatura paleobotânica as principais estruturas já descritas e que definem o grupo das Caytoniales (família Caytoniaceae).

As particularidades que distinguem *Cratopteris fertilis* dos morfogêneros caytonialeanos já descritos na literatura são discutidas a seguir e as diferenças mais importantes compõem a **Tabela 6.1**, que contém as principais comparações morfológicas. A **Figura 6.6** complementa visualmente o quadro comparativo, confrontando os órgãos vegetativos e reprodutivos da nova espécie em relação aos morfogêneros já descritos.

Folhagem. A folhagem de *C. fertilis* é essencialmente semelhante ao morfogênero *Sagenopteris* Presl in Sternberg emend. Harris 1964 (atribuível a folhas destacadas) e proximamente relacionada a este, exceto pelo fato de não possuir a veia única central distinta que varia de 0,5-1,9 mm de largura. Ao invés disto, *C. fertilis* porta veias longitudinais paralelas de disposição central e de proporções reduzidas, muito semelhante às proporções das veias laterais (**Tabela 6.1; Figura 6.2. A-E; Figura 6.5**).

O restante das características diagnósticas do morfogênero *Sagenopteris* (**Figura 6.6**) comparecem na folhagem de *C. fertilis*, tais como a folha composta, peciolada, constituída de pelo menos três folíolos, a forma ovada-lanceolada dos mesmos, a margem inteira e o ápice agudo a obtuso, bem como o padrão complexo reticulado de venação (com dicotomias e anastomoses) típicos de folhas desse morfogênero (**Figura 6.2. A-E; Figura 6.5**).

Caracteres

Morfogêneros (*taxa*) e Afinidades

Folhagem		<i>Cratopteris fertilis</i>	Caytoniales		<i>Ruflorinia</i> ²
			<i>Sagenopteris</i> ¹		
Divisão		Composta	Composta		Composta (fronde)
Ramificação		Paripinada	Palmada		Imparipinada
Pecíolo		Presente	Presente		Ausente
Folíolos/Pínulas(n)		2 pares (4)	Ao menos 3 (3-6)		Muitas
forma		Oblanceolada	Lanceolada-ovada		Dissecada
ápice		Obtuso-agudo	Obtuso-agudo		Agudo
base		Cuneada	Cuneada		Decorrente
margem		Inteira	Inteira-ondulada-lobada		Lobada (sinuosa)
veia média		Ausente (veias longitu- dinais centrais)	Presente, única (larg. 0,5-1mm)		Não distinta
padrão venação		Reticulado	Reticulado		Ramificado
dicotomias e anastomoses		Presentes (veias laterais)	Presentes (veias laterais)		Ausentes
comp. (mm)		20-43 (folíolo)	25-65 (folíolo)		80 (fronde)
larg. (mm)		15-19 (folíolo)	10-20 (folíolo)		40 (fronde)
Órgãos ovulados		Caytoniales			
		<i>Cratopteris fertilis</i>	<i>Caytonia</i> ³	<i>Ktalenia</i> ²	<i>Reymanownaea</i> ⁴
Eixo		Delgado, costelado	Delgado	Delgado	?
comp./ larg. (mm)		20/ 0,5-0,9	50/ 3,5-7,0	20/ 5-8	?
Ramificação		Oposta-suboposta	Oposta (Pinada)	Oposta-suboposta	?
Brácteas		Presentes (ensifor- mes, axilares, pares)	Ausentes	Presentes (lami- nares, alongadas)	?
Pedículos		Curtos	Curtos	Não evidente	Curtos (receptáculo)
comp./ larg. (mm)		2,5-4,0/ 0,1-0,2	3,5-6,0/ 1,0-4,0	-	2,5-3,0/ 0,5-4,0
intervalo pedic. (mm)		6,5-13,0	5,0-7,0	2,0	?
Cúpulas		Solitárias/ Pares	Solitárias	Solitárias	? (Solitárias)
forma, (nº/ eixo)		Ovóide (2-8)	Circular (muitas)	Circular (várias)	Reniforme (?)
comp./ larg. (mm)		2,1-4,5/ 1,5-2,9	3,5/ 4,5	3,0-4,0/ 3,0-4,0	3,0-5,0/ 7,0-8,0
simetria		Bilateral	Bilateral	? Bilateral	Bilateral
orientação		? Recurvada	Recurvada	Recurvada	Não Recurvada
projeção tipo-lábio		? Presente	Presente	Não observada	Presente
Ovulos (n)		? (Uniovulada)	Multiovulada (8-30)	Uniovulada (1-2)	Multiovulada (20-30)
Órgãos polínicos		Caytoniales			Outra pteridosperma
		<i>Cratopteris fertilis</i>	<i>Caytonanthus</i> ⁵	<i>Antevsia</i> ⁶	<i>Kachchhia</i> ⁷
Eixo		Delgado, Achatado	Delgado, Achatado	Delgado	Delgado
comp./ larg. (mm)		5/ 0,5	>50/ 3-5	35/ 2	>70/ 0,8-1,2
Ramificação		Oposta-Suboposta	Oposta-Suboposta	Alterna	Alterna/ Suboposta
Brácteas		Presentes (ensifor- mes, axilares, pares)	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Eixos laterais		Curtos	Curtos, Achatados	Curtos, bipinados	Curtos, bi-tripinado
comp./ larg. (Mm)		0,7/ 0,4	2-3/ 2	7/ 1,5	3-4/ 0,8-1,0
Sinângios (n)		1-2 por eixo lateral	1-3 por eixo lateral	Sacos uniloculares	1-3 por eixo lateral
forma		Capsular, Fusiforme	Capsular, Alongada	Elipsoidal	Fusiforme
comp./ larg. (mm)		2,1/ 0,7	10/ 3-5	2,5-3,0/ 1,5	2,0-3,5/ 1,0-1,5
sacos polínicos (n)		mínimo 3	3-5 (típico=4)	4-12, uniloculares	2, bilocular
inserção		Séssil	Séssil/ Pendular	Pendular	? Séssil/ Pendular

Fontes: 1. Harris (1964); 2. Archangelsky (1963) e Taylor & Archangelsky (1985); 3. Thomas (1933) e Harris (1940); 4. Barbacka & Bóka (2000); 5. Harris (1937) e Osborn (1994); 6. Harris (1937) e Townrow (1960); 7. Bose & Banerji (1984).

Tabela 6.1. Comparações morfológicas e morfométricas das estruturas vegetativas e reprodutivas de *Cratopteris fertilis* gen. et sp. nov. em relação aos morfogêneros de afinidades caytonialeanas e de outros grupos de pteridospermas mesozóicas.

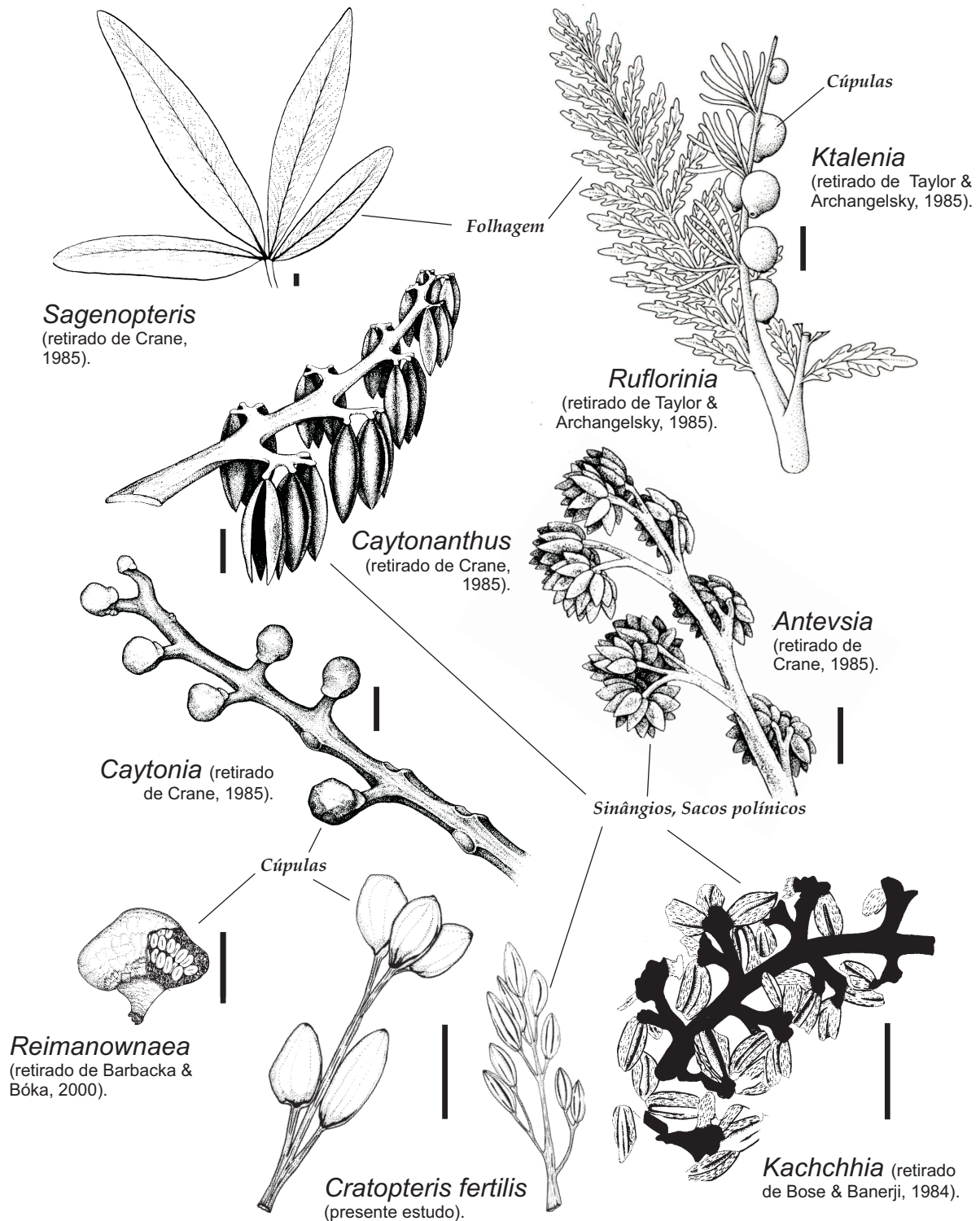


Figura 6.6. Reconstruções artísticas sugeridas para os morfôgêneros de pteridospermas mesozóicas abordados na discussão, que compara morfologicamente a nova espécie de Caytoniaceae, *Cratopteris fertilis*, com os referidos morfôgêneros. (barras de escala = 4 mm). Créditos: As ilustrações reproduzidas constam informações de fontes ao lado. Ilustrações dos ramos férteis do presente estudo por J.C.M. Fanton.

Harris (1964) ao emendar a diagnose do morfogênero *Sagenopteris* descreve-o como sendo constituído de folhas compostas tipicamente palmadas, com pecíolo portador de 3-5 folíolos lanceolados (geralmente 4, ocasionalmente 3), ou ainda, folhas palmadamente compostas (**Figura 6.6**). Diferentemente, Retallack & Dilcher (1988) interpretam que tais folhas compostas portariam tipicamente 4 folíolos arranjados paripinadamente, mas de maneira tão próxima que por este motivo, parecem ter aspecto palmaticomposto. A última interpretação é compartilhada na atual descrição da folhagem de *C. fertilis*. Ainda segundo Retallack & Dilcher (1988), as folhas compostas desenvolveriam-se a partir da elaboração da região apical de uma escama inicial em 4 primórdios de folíolos e a partir da modificação do corpo dessa mesma escama em um pecíolo. No presente espécime, as lâminas dos folíolos encontram-se preservadas somente na forma de impressões, não permitindo a descrição anatômica cuticular.

Para efeito comparativo, a folhagem de *C. fertilis* difere radicalmente da fronde composta de *Ruflorinia* descrita por Archangelsky (1963), morfogênero atribuído a um órgão vegetativo possivelmente relacionado a outro reprodutivo, *Ktalenia* também descrito por Archangelsky (1963), ambos exemplares de pteridospermas incluídas dentro do mesmo grupo, as Caytoniales (Taylor & Archangelsky, 1985). *Ruflorinia* porta abundantes folíolos muito dissecados, decorrentes, de ramificação imparipinada e margens lobadas. A venação é ramificada, contudo sem constituir anastomoses e por consequência a complexa trama reticulada (**Tabela 6.1, Figura 6.6**).

Ramificações e organização anatômica. Em *C. fertilis*, O eixo principal do galho possui ramos de 2ª ordem arranjados alternadamente (**Figura 6.3. A**). Anatomicamente, o eixo principal lenhoso é caracterizado por abundantes cordões de fibra de esclerênquima, de paredes muito lignificadas (**Figura 6.3. B**), conferindo o aspecto estriado paralelo em corte longitudinal oblíquo (**Figura 6.5**), além da presença de espessamentos helicoidais de parede secundária e pontoações de paredes laterais em fibro-traqueídes (**Figura 6.3. C-D**). Ramúsculos de 3ª e 4ª ordens estão arranjados opostamente (**Figura 6.3. G-I**)

Órgãos reprodutivos femininos. As unidades ovóides presentes em *C. fertilis*, simetricamente bilaterais, marcadas por delicadas linhas longitudinais e inseridas em pedículos de arranjo oposto a suboposto são interpretadas como estruturas cupuladas que constituem os

órgãos ovulados das pteridospermas (**Figura 6.4. D-H; Figura 6.5. A**). É possível que uma dilatação verificada no ponto de inserção do pedículo seja interpretada como uma projeção labial (**Figura 6.4. G-H; Figura 6.5. A**), além da orientação possivelmente recurvada de toda a estrutura cupulada. Limitações de preservação não permitiram confirmar a natureza de tais características.

Os órgãos ovulados de *C. fertilis* compartilham a organização em eixos delgados de ramificação oposta à suboposta, como ocorre nos morfogêneros de pteridospermas caytonialeanas como *Caytonia* (Thomas, 1933) e *Ktalenia* (Taylor & Archangelsky, 1985), **Figura 6.6**, contudo a nova espécie estudada porta eixos de dimensões inferiores (mais delgados, tanto o comprimento como a largura) em relação aos anteriores e também o aspecto costelado do mesmo (**Tabela 6.1; Figura 6.3. F; Figura 6.4. D-E**). A diferença dimensional de *C. fertilis* pode ser interpretada como indicativo da imaturidade dos órgãos ovulados, já que todas as estruturas confrontadas (eixos, pedículos, cúpulas) possuem dimensões inferiores às dimensões descritas para os morfogêneros comparados.

Quanto à presença de brácteas, os eixos dos órgãos ovulados de *C. fertilis* portam pares de brácteas ensiformes de inserção axilar. Apesar de *Ktalenia* portar brácteas, as mesmas são alongadas e laminares, e agrupadas em verticilos num número muito superior, conforme Taylor & Archangelsky (1985), **Tabela 6.1; Figura 6.6**.

Quanto às cúpulas propriamente ditas, *C. fertilis* porta unidades de formato ovóide e de simetria bilateral, arranjadas aos pares ou solitariamente (**Figura 6.4. D-H; Figura 6.5. A**), semelhante às cúpulas de *Caytonia* e *Ktalenia*, que foram descritas como circulares, diferindo radicalmente da forma de rim de outro morfogênero de cúpula caytonialeano, *Reymanownaea* de Barbacka & Bóka (2000), **Figura 6.6**. Semelhante à *Reymanownaea* é possível que a cúpula da espécie aqui descrita não tenha a orientação recurvada como fora diagnosticado em *Caytonia* e *Ktalenia*. As proporções das cúpulas de *C. fertilis* são inferiores às de *Caytonia*, *Ktalenia* e *Reymanownaea*, fato este que presumivelmente influencia no número de óvulos dessa espécie, sendo inferior à condição multiovulada de *Caytonia* e *Reymanownaea* (**Tabela 6.1; Figura 6.6**).

Órgãos reprodutivos masculinos. As cápsulas fusiformes presentes em *C. fertilis* são interpretadas como sinângios alongados portadores de sacos polínicos ou lojas, delimitados pelos

sulcos e possivelmente conectados a partir de uma zona de tecido central (**Figura 6.4. A-C; Figura 6.5. B**).

Comparativamente, em sua organização geral, os sinângios de *C. fertilis* assemelham-se muito ao morfogênero *Caytonanthus* de Harris (1937) atribuível aos órgãos polínicos destacados de uma pteridosperma caytonialeana. O eixo delgado e achatado e também a ramificação oposta a suboposta dos eixos laterais curtos portadores de sinângios com formato capsular fusiforme, além do número mínimo de sacos polínicos (devido à marcação dos sulcos longitudinais), constituem similaridades desses *taxa* (**Tabela 6.1; Figura 6.6**).

Uma particularidade do órgão polínico de *C. fertilis* é a presença de um par de brácteas ensiformes inseridas axilarmente em posição proximal do eixo principal fértil masculino (**Figura 6.3. E; Figura 6.4. A; Figura 6.5**), estrutura recorrente nos eixos femininos. Outra diferença em relação a *Caytonanthus*, diz respeito à inserção sésil dos sinângios, que já foram interpretados como pendulares em certas espécies do morfogênero *Caytonanthus* (**Tabela 6.1; Figura 6.6**).

Apesar da semelhança da forma e do número de sacos polínicos referentes aos sinângios e também da organização e ramificação dos eixos portadores daqueles, as dimensões de tais estruturas são inferiores às proporções dos eixos e dos sinângios de *Caytonanthus* (**Tabela 6.1; Figura 6.6**), o que pode ser interpretado como variação morfológica em nível taxonômico ou ainda indicativo de estágio imaturo de tais órgãos férteis preservados, como já inferido para os órgãos femininos.

Em relação ao morfogênero *Antevsia* também descrito por Harris (1937), que se refere ao órgão polínico destacado de uma pteridosperma de afinidades não caytonialeanas (peltaspermaleanas), *C. fertilis* porta sinângios em número de 1-2, em formato fusiforme e ao menos triloculares, e inserção sésil, diferentemente de *Antevsia* que possui sacos uniloculares (não fusionados em sinângios), inseridos em grande número, de formato elipsoidal e inserção pendular, além da ramificação alterna de *Antevsia* (**Tabela 6.1; Figura 6.6**).

Já em relação a um outro morfogênero, *Kachchhia* erigido por Bose & Banerji (1984) e que se refere ao órgão polínico de outra pteridosperma mesozóica, *C. fertilis* compartilha algumas semelhanças como o formato fusiforme dos sinângios, a possível inserção sésil dos mesmos, diferindo no número de sacos polínicos (*Kachchhia* é bilocular) e nas dimensões dos eixos principal e lateral, mais longos e largos em *Kachchhia* (**Tabela 6.1; Figura 6.6**).

Morfologia & Hábito. O aspecto lenhoso, com a preservação de abundantes cordões de fibras de esclerênquima (**Figura 6.3. B, Figura 6.5**) e também a espessura do eixo principal indicam que o fitofóssil tratava-se de um ramo/ galho destacado da planta-mãe que constituía possível porte arbustivo-arbóreo. Na literatura paleobotânica, as plantas caytonialeanas portadoras de folhas do morfogênero *Sagenopteris* foram reconstruídas como pequenas árvores, hipótese essa baseada na presença de compressões de eixos lenhosos com gemas associados a essas folhas (Harris, 1972; Retallack & Dilcher, 1988).

Afinidades. Conforme o que já fora exposto, todos os caracteres morfológicos vegetativos combinados com os caracteres reprodutivos, bem como as suas possíveis interpretações, excluem o relacionamento filogenético de *Cratopteris fertilis* a qualquer outro grupo de espermatófitas a não ser à família Caytoniaceae (ordem Caytoniales), indicando que a espécie erigida trata-se de um novo representante pteridospérmico mesozóico do Gondwana.

6.1.2. *Araripephedra papiliofoliata* gen. nov. et sp. nov.

Divisão: Tracheophyta

Classe: Gymnospermae

Ordem: Gnetales

Família: Ephedraceae Dumortier 1829

Gênero: *Araripephedra* gen. nov.

Diagnose genérica: Aspectos morfológicos. Subarbusto lenhoso equisetóide de porte muito reduzido amplamente ramificado, de base caulinar principal alargada da qual emergem, para cima, as ramificações caulinares eretas ou prostradas e para baixo, o denso sistema radicular. Caules de até 3 ordens de ramificação, articulados, estriados, arrançados opostamente, com nós intumescidos e entrenós evidentes. Ramos caulinares de 2ª e 3ª ordens portadores de pares de folhas simples, ovaladas a oblongas, de lâminas amplamente elípticas, margem inteira e ápice obtuso, arrançadas opostamente nas regiões nodais. Par de folhas conectado basalmente ao nó através de uma proeminente bainha comissural. Pares de folhas conforme o número de nós do

ramo caulinar, em tendência decrescente de tamanho em direção ao ápice do ramo caulinar. Folhas vascularizadas por muitas nervuras curvinérveas paralelas que acompanham o bordo da lâmina. Abundantes e delgadas raízes se prolongam constituindo um denso sistema radicular. Raízes primárias e secundárias delgadas, portadoras de um único feixe vascular tubular central.

Aspectos anatômicos externos e internos. Epiderme uniestratificada da região internodal com células retangulares ou poliédricas, 5-6 lados, alongadas, dispostas em fileiras longitudinais, com paredes anti e periclinais retas a pouco sinuosas e muito espessadas, cutícula muito espessada, com densa ornamentação longitudinalmente estriada a rugosa, escassos espessamentos ou papilas curtas, estômatos afundados, haploqueflicos, em fileiras longitudinais, 3-4 células subsidiárias retangulares e alongadas, poliédricas e curtas em direção ao nó. Epiderme uniestratificada da região nodal, com células polimórficas e poliédricas, 5 a 6 lados, curtas, dispostas irregularmente, com paredes anti e periclinais delgadas, retas a pouco sinuosas, cutícula com ornamentação rugosa, escassas papilas e espessamentos, estômatos afundados, haploqueflicos, 3-4 células subsidiárias polimórficas e poliédricas, curtas, dispostos dispersamente. Epiderme foliar com células polimórficas e poliédricas, 5 a 6 lados, dispostas de modo randômico, com paredes anti e periclinais delgadas, retas a sinuosas, cutícula com densa ornamentação rugosa a mamelonada, abundantes espessamentos ou curtas papilas, estômatos aparentemente ausentes. Córtex caulinar composto de células paliçádicas de lúmen anguloso ou arredondado e cordões de fibras de paredes muito engrossadas com lúmen arredondado. Xilema radicular com elementos de vaso calibrosos, de paredes laterais com pontoações areoladas alternas.

Etimologia: Palavra derivada da combinação de “*Araripe*”, que nomeia a entidade geomorfológica da bacia homônima com “*Ephedra*”, do latim, que nomeia genericamente as plantas gimnospérmicas efedráceas afins à família atualmente monogenérica, denominada Ephedraceae.

Espécie-tipo: *A. papiliofoliata* sp. nov.

Araripephedra papiliofoliata gen. et sp. nov.

Figuras 6.7, 6.8, 6.9, 6.10, 6.11, 6.12, 6.13.

Diagnose específica: Caracteres morfológicos e anatômicos como os do gênero. Ramos caulinares de até 2ª ordem férteis portadores de estruturas estrobiladas solitárias, inseridas através de um pedúnculo curto na região nodal intumescida, em quantidade conforme o número de nós, proximamente conectado à bainha comissural do par de folhas. Estróbilo composto de 5-6 séries cada qual constituída de 2-3 unidades tipo bráctea, em forma ovóide, com projeção cuspidada, inseridas opostamente no eixo.

Etimologia: Palavra derivada da combinação dos vocábulos latínicos “*papilio*”, que significa borboleta ou em forma das asas desse inseto lepidóptero, mais “*foliata*”, que significa portadora de folha, tal como os pares de folhas opostas em forma de asas de borboletas da nova espécie descrita.

Holótipo: GP3E/ 0004

Parátipos: GP3E/ 6037a, 5805, 0002a,b, 0003.

Localidade-tipo: Entre os centros urbanos de Nova Olinda e Santana do Cariri (aproximadamente Lat. S 07° 07' 14''/ Long. W 39° 42' 01''), estado do Ceará (CE), Nordeste do Brasil.

Idade: Final do estágio Aptiano do Cretáceo Inferior.

Posição estratigráfica: Níveis inferiores do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe (correspondente ao *Membro Nova Olinda* da *Formação Crato* de Martill, 1993).

Descrição:

Caracteres vegetativos. Subarbusto lenhoso equisetóide de porte muito reduzido, variando de 42,0 a 125,5 mm de altura, desconsiderando-se o comprimento das raízes. Base do caule principal alargada, variando de 4,0-10,0 mm de comprimento e de 1,5-10,0 mm de largura, correspondente à primeira região nodal da sucessão de nós, da qual emergem para cima as abundantes ramificações caulinares eretas ou prostradas e para baixo o denso sistema radicular.

Caules que se ramificam em até 3 ordens, articulados e arranjos opostamente, evidentemente estriados nas regiões nodais e internodais. Nós intumescidos que variam de 4-13 em quantidade e atingem de 1,0-2,2 mm de comprimento e de 1,0-2,1 mm de largura, enquanto o comprimento dos entrenós varia de 2,0-13,5 mm. Ramos caulinares de primeira ordem atingem comprimentos que variam de 7,5-70,0 mm e larguras que variam de 1,0-2,5 mm. Ramos caulinares de segunda ordem variam de 50,0-73,0 mm em comprimento e de 1,2-3,0 mm em

largura. Ramos caulinares de terceira ordem variam de 47,0-64,0 mm de comprimento e de 1,0-1,5 mm de largura. Ramos caulinares delgados de primeira ordem, prostrados, podem propagar-se lateralmente e emitir raízes de certos nós, como num estolão epigeu.

Ramos caulinares de ambas as ordens portam pares de folhas simples, ovaladas a oblongas, de lâminas amplamente elípticas, de margem inteira e ápice obtuso, inseridas opostamente na região de cada nó. As folhas variam de 3,0-7,5 mm de comprimento (eixo maior paralelo ao sentido das nervuras) e de 1,5-5,0 mm de largura (eixo maior perpendicular ao sentido das nervuras), com tendência decrescente de tamanho em direção ao ápice do ramo caulinar e número de pares de folhas conforme o número de nós. O par de folhas é conectado basalmente à região nodal por uma comissura relativamente proeminente, constituindo uma “bainha” comissural. Folhas vascularizadas por 12-15 nervuras de arranjo curvinérveo que acompanham os bordos da lâmina e de espessura igual ou inferior a 0,1 mm. Ápices dos ramos caulinares constituídos de primórdios foliares, interpretadas como regiões de gemas apicais.

Abundantes e delgadas raízes prolongam-se a partir da base caulinar em sentido oposto ao das ramificações caulinares, constituindo um denso sistema radicular que atinge comprimentos de até 70,0 mm. Raízes primárias e secundárias delgadas com distinto tubo central delimitador do feixe único de tecidos vasculares. Raízes primárias variando de 27,0-70,0 mm de comprimento e de 1,0-1,5 mm de largura, com feixe vascular central medindo de 0,3-0,5 mm de largura. Raízes secundárias que emergem das primárias atingem até 13 mm de comprimento e 0,5 mm de largura, com feixe vascular central medindo 0,25 mm de largura.

Caracteres reprodutivos. Ramos caulinares de até 2ª ordem, férteis portam estruturas estrobiladas solitárias, alongadas, que medem de 7,5-8 mm de comprimento total e aproximadamente 1,8-2,0 mm de largura, e que se inserem a partir de um curto eixo ou pedúnculo na região nodal, proximamente conectado à bainha comissural do par de folhas opostas, que por sua vez protege a estrutura estrobilada. O pedúnculo mede aproximadamente 2,0 mm de comprimento e 0,9 mm de largura. Estróbilo constituído de 5-6 séries de (2-3) unidades tipo bráctea inseridas opostamente (aos pares) ou em verticilos. Unidades tipo bráctea ovóides, medem de 1,2-1,9 mm de comprimento e aproximadamente 0,7-0,8 mm de largura, apicalmente agudas, com uma projeção cuspidada de aproximadamente 0,25 mm de comprimento.

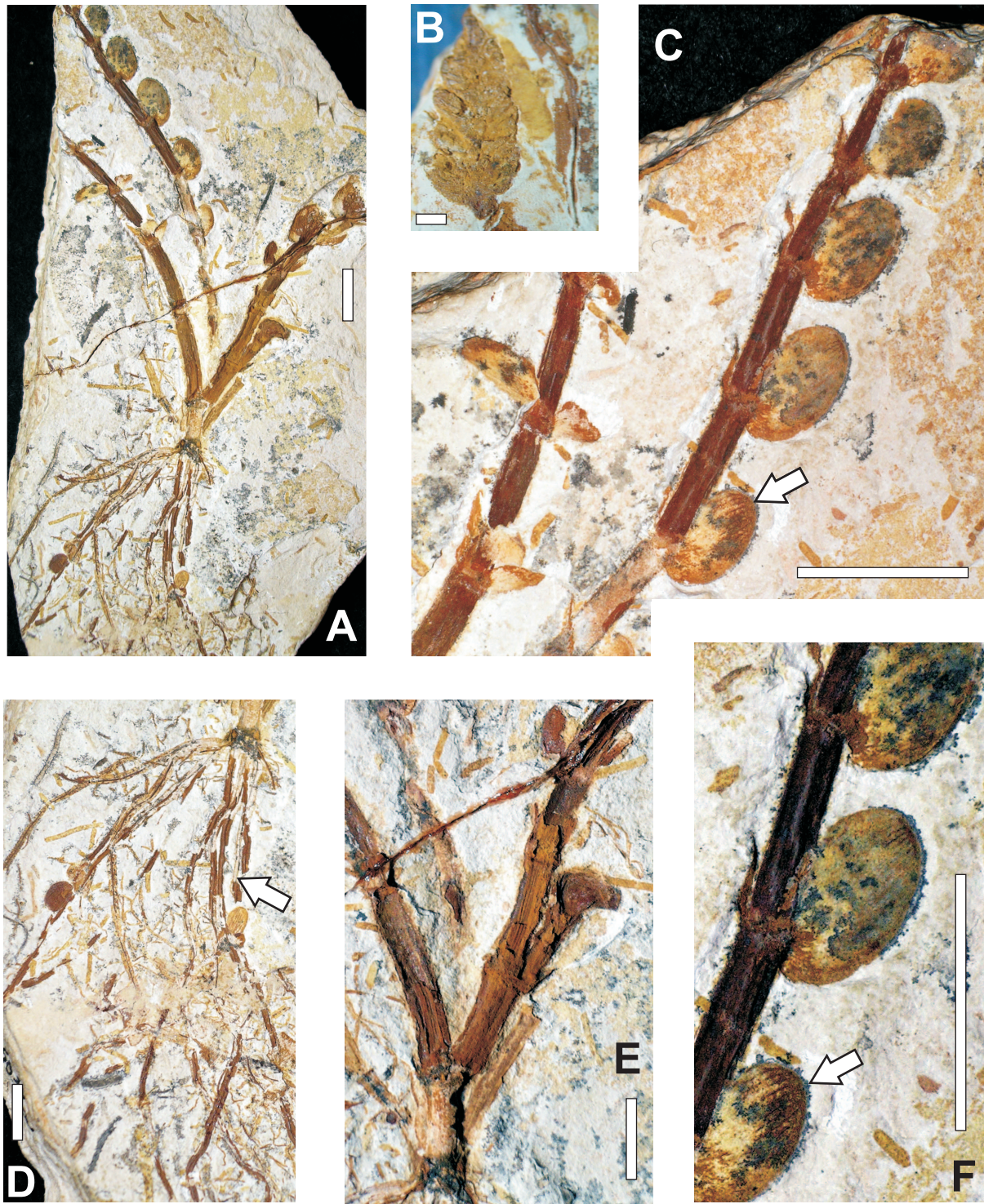


Figura 6.7. *Araripephedra papiliofoliata* gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales). A-F: Caracteres morfológicos vegetativos e reprodutivos. Parátipo GP3E/ 6037a. **A.** Subarbusto lenhoso de porte muito reduzido, de aspecto equisetóide, com base alargada da qual emergem para cima, ramificações caulinares opostas e eretas; e para baixo, denso sistema radicular. **B.** Estrutura reprodutiva estrobilada destacada, de curto pedúnculo, com 6 séries de 2-3 unidades tipo brácteas opostas à verticiladas. **C.** Ramificação articulada e estriada, de arranjo oposto, portadora de regiões de nó e entre-nós evidentes e de pares de folhas em tendência decrescente de tamanho em direção ao ápice. **D.** Abundantes raízes primárias alongadas e delgadas, portadoras de um único feixe vascular central, constituem um denso sistema radicular. **E.** Base alargada com região de nó evidenciada, de onde emergem, opostamente, as ramificações caulinares eretas, articuladas e estriadas. **F.** Destaque dos pares de folhas simples, arranjadas opostamente nas regiões nodais, de forma ovalada a oblonga e de lâminas elípticas, margens inteiras e ápices obtusos. As folhas são vascularizadas por nervuras curvinérveas (mínimo de 12 nervuras) que acompanham o bordo da lâmina (barras de escala = 10 mm, exceto em B, escala = 1 mm).

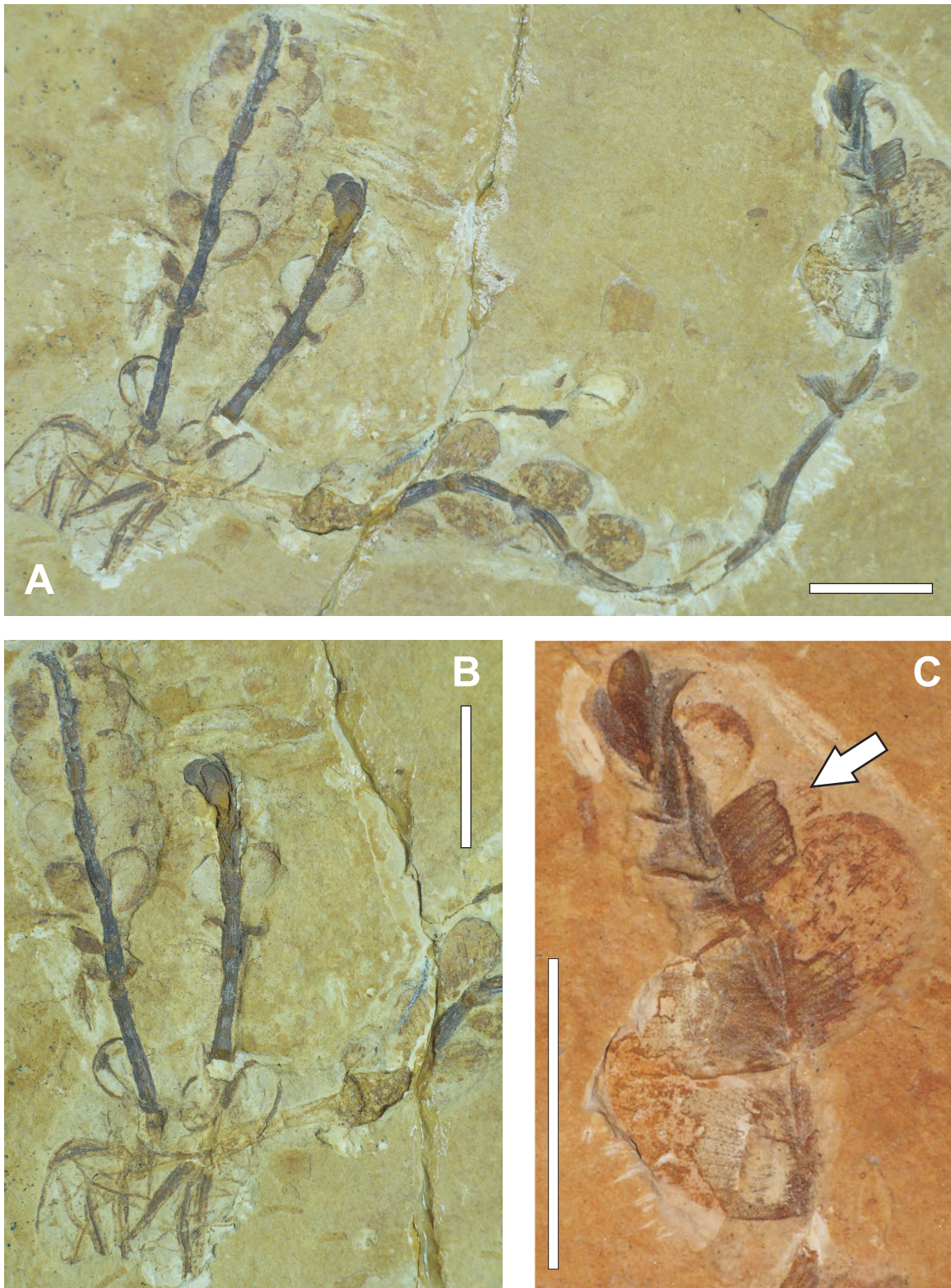


Figura 6.8. *Araripephedra papiliofoliata* gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales). A-C: Caracteres morfológicos vegetativos. Parátipo GP3E/ 5805. **A.** Subarabusto lenhoso de porte muito reduzido, equisetóide, portador de ramificações caulinares opostas (eretas e prostradas) e de sistema radicular. **B.** Detalhe de ramificações articuladas opostas, eretas e prostradas. **C.** Detalhe de ramo articulado portador de pares de folhas em tendência decrescente de tamanho em direção ao ápice. As folhas, inseridas opostamente nos nós, são ovaladas e oblongas, de lâminas elípticas, margens inteiras e ápices obtusos. Vascularização evidente por nervuras curvinérveas (mínimo de 12 nervuras) que acompanham o bordo da lâmina (barras de escala = 10 mm).

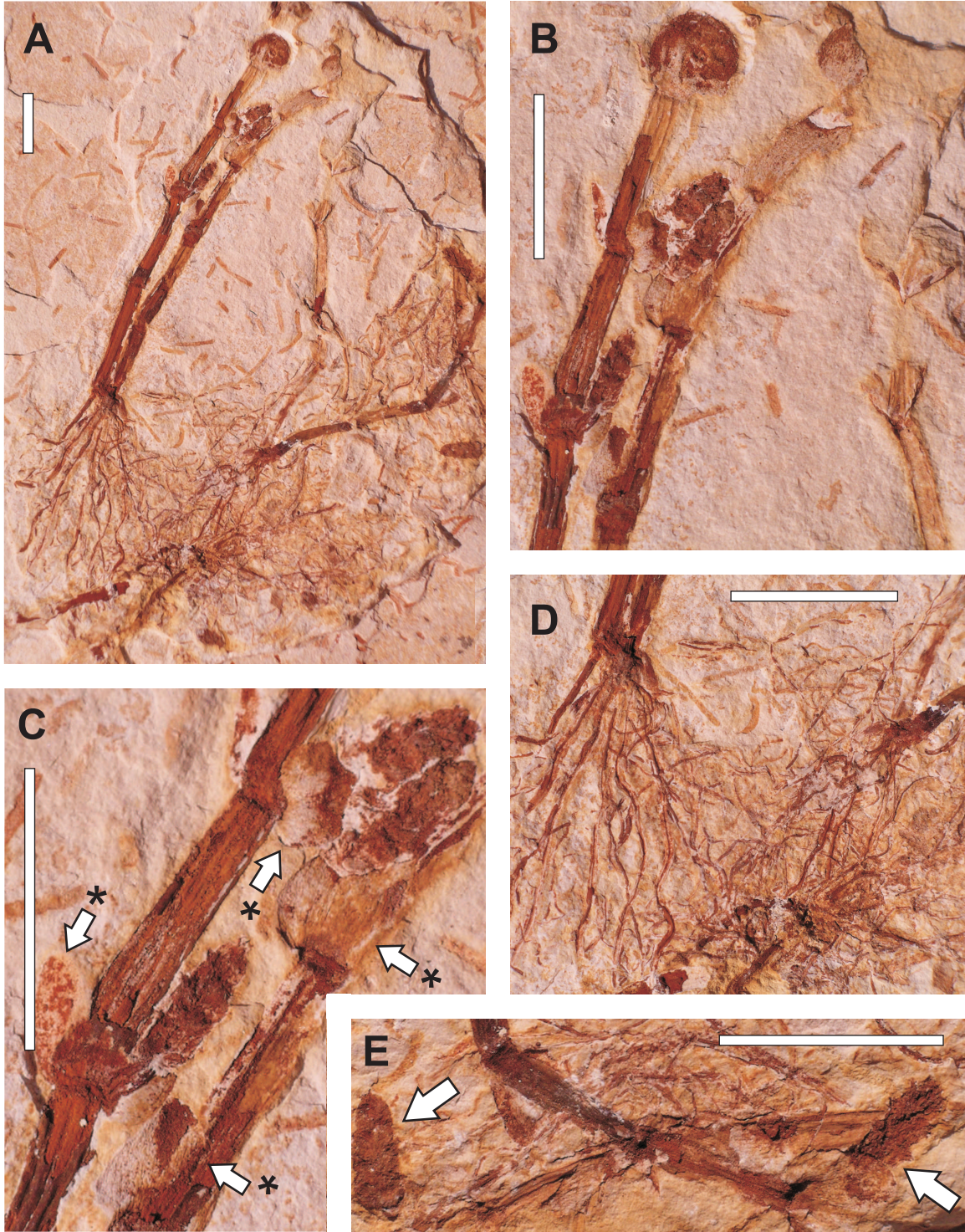


Figura 6.9. *Araripephedra papiliofoliata* gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales). A-E: Caracteres morfológicos vegetativos e reprodutivos. Holótipo GP3E/ 0004. A. Subarbusto lenhoso muito reduzido, com ramificações caulinares opostas eretas ou prostradas; além do denso sistema radicular. B. Ramificações caulinares articuladas, eretas, opostas e férteis, com regiões nodais evidentes, portadoras de pares de folhas e de estruturas reprodutivas estrobiladas solitárias. C. Detalhe dos pares de folhas, preservadas em sua porção proximal, com a forma elíptica e vascularização curvinérvea evidentes, além da bainha comissural. Detalhe dos estróbilos solitários, inseridos a partir de um pedúnculo, portadores de 5-6 séries de 2-3 unidades tipo brácteas, dispostas opostamente ou em verticilos, com projeção apical cuspidada. D. Abundantes raízes primárias alongadas e delgadas, além de raízes secundárias, ambas portadoras de um único feixe vascular central, constituindo um denso sistema radicular. E. Ramificação caulinar com estróbilo organicamente conectado ao nó, mais um estróbilo destacado e proximamente preservado. (Barras de escala = 10 mm, * asterisco = resquício de folhas).

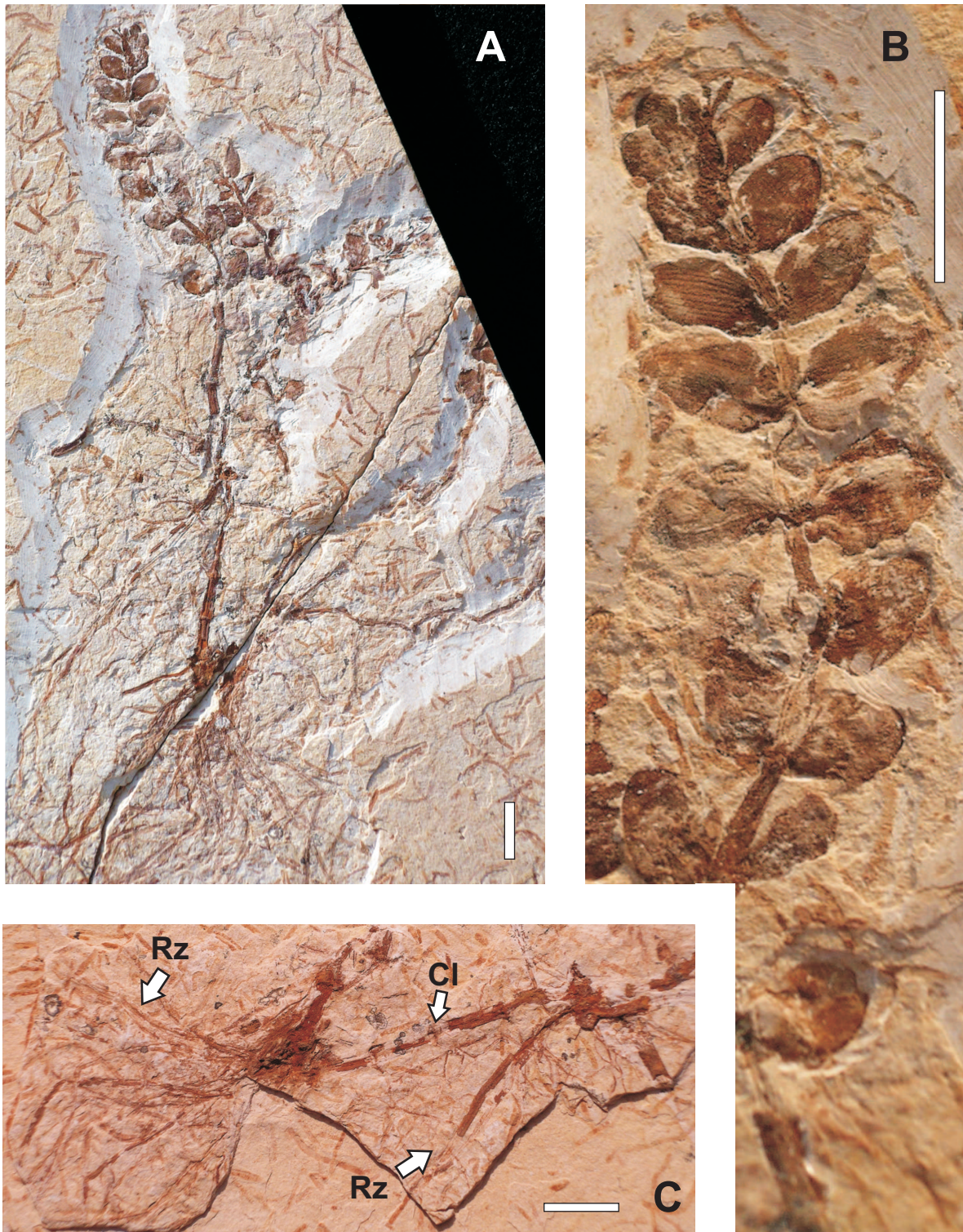


Figura 6.10. *Araripephedra papiliofoliata* gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales). A-C: Caracteres morfológicos vegetativos. Parátipos GP3E/ 0002a,b; GP3E/ 0003. **A.** GP3E/ 0002a,b: Subarbusto lenhoso de porte muito reduzido, equisetóide, não fértil, exibindo ramificações caulinares oostas que emergem eretas ou prostradas e que portam abundantes estruturas vegetativas; além do denso sistema radicular. **B.** GP3E/ 0002a,b: Ramificação caulinar articulada, ereta e com regiões nodais evidentes portadoras de grande quantidade de pares de folhas. Detalhe das folhas com forma elíptica, de margens inteiras e de vascularização curvinérvea, com porção proximal basal constituída de uma bainha comissural, que conecta o par de folhas simples oostas. **C.** GP3E/ 0003: Muitas raízes primárias (**Rz**) alongadas e delgadas emergem de um caule (**Cl**) que se ramifica como num estolão tipo epigeu, que por sua vez forma novo indivíduo que também emite novas raízes. As raízes portam único feixe vascular central. (barras de escala = 10 mm).

Caracteres anatômicos externos e internos.

Epiderme caulinar. Região internodal. Vista paradermal. Epiderme uniestratificada, células epidérmicas retangulares alongadas, que medem de 117-320 μm de comprimento e 24-44 μm de largura, ou poliédricas, 5-6 lados, que medem 57-100 μm de comprimento e 28-57 μm de largura, ambas dispostas em fileiras longitudinais, com paredes anticlinais e periclinais retas a pouco sinuosas e muito espessadas (ambas aproximadamente 9 μm de espessura), com escassas papilas que medem 45 μm de comprimento maior e com cutícula com ornamentação densa longitudinalmente estriada a rugosa. Estômatos afundados, haploqueílicos, organizados em fileiras longitudinais, em intervalos de aproximadamente 440 μm , compostos geralmente de 4 células subsidiárias retangulares e alongadas, que atingem 85-114 μm de comprimento e 23-30 μm de largura e abertura estomática de aproximadamente 13 μm em eixo maior. Em direção à região nodal, células epidérmicas e estômatos adquirem forma poliédrica e dimensão mais curta, diferentemente das células retangulares e alongadas no internó. **Vista transversal.** Epiderme uniestratificada sobre uma camada hipodérmica ou ainda, considerada bi-estratificada em sua totalidade, compostas de células alongadas de lúmen arredondado a anguloso, medindo aproximadamente 50 μm em eixo maior. Primeira camada com eixo maior das células orientado perpendicularmente à superfície; segunda camada, orientado paralelamente. Cutícula muito espessada, aproximadamente 17 μm de espessura. Córtex composto de células de parênquima paliádicas, de lúmen anguloso ou arredondado, dispostas entre cordões de fibras de paredes muito engrossadas, aproximadamente 5-8 μm de espessura e de lúmen caracteristicamente arredondado, medindo aproximadamente 10-15 μm de diâmetro. **Região nodal. Vista paradermal.** Epiderme uniestratificada, células epidérmicas polimórficas e poliédricas, mais curtas que as do internó, de 5-6 lados, dispostas irregularmente, medindo de 43-107 μm de comprimento e 35-57 μm de largura, com paredes anticlinais e periclinais delgadas, de aproximadamente 5 μm de espessura, retas a levemente sinuosas. Cutícula com ornamentação rugosa. Escassos espessamentos interpretados como papilas. Estômatos afundados, haploqueílicos, dispostos de modo disperso, compostos de 3-4 células subsidiárias polimórficas, poliédricas, de tamanhos variáveis, como as células epidérmicas adjacentes. Abertura estomática de aproximadamente 15 μm em eixo maior.

Epiderme foliar. Vista paradermal. Células epidérmicas polimórficas e poliédricas, de 5-6 lados, dispostas de modo randômico, medindo aproximadamente de 45-78 μm de comprimento

e 33-66 μm de largura, com paredes anticlinais e periclinais delgadas de aproximadamente 5 μm de espessura, retas a sinuosas. Cutícula com densa ornamentação rugosa a mamelonada. Abundantes espessamentos interpretados como papilas. Estômatos aparentemente ausentes. Se presentes, a condição tão afundada não permite a explícita individualização, exibindo apenas uma depressão que não revela as células-guarda ou ainda o poro estomático propriamente dito, estando distribuídos abundantemente e de modo disperso, geralmente entre os limites de 3-4 células subsidiárias polimórficas, poliédricas, de tamanhos variáveis, como as células epidérmicas adjacentes. Depressão medindo aproximadamente 11-22 μm em eixo maior.

Xilema radicular. Corte longitudinal. Tecido vascular central, composto de elementos de vaso que atingem calibres de até 30 μm , com paredes laterais constituídas de pontoações areoladas que medem cerca de 11 μm de eixo maior, de disposição alterna e com aberturas elípticas medindo aproximadamente 6 μm de diâmetro maior; além de células do parênquima, também calibrosas, com placas de perfuração escalariformes.

Discussão:

Em sua estrutura geral, o novo fitofóssil brasileiro *Araripephedra papiliofoliata* compartilha amplamente das características típicas de uma gnetaleana efedróide. Morfologicamente e anatomicamente, o fitofóssil é muito semelhante ao gênero *Ephedra* L., pertencente à atual família monogenérica Ephedraceae (*sensu* Kubitzki, 1990).

Comparações com outras espécies extintas, afins de Gnetales, são feitas. *Ephedra archaeorhytidosperma*, descrita por Yang *et al.* (2005), é uma efedrácea ocorrente em certos estratos da Formação Yxian (Cretáceo Inferior, Barremiano) do nordeste da China. Já *Liaoxia chenii*, descrita por Rydin *et al.* (2006a) é uma gimnosperma indiscutivelmente efedróide (de aspecto morfológico muito semelhante ao efedráceo), mas de afinidades gnetaleanas incertas, ocorrente também na Formação Yxian (Cretáceo Inferior, Barremiano/ ?Aptiano). *Drewria potomacensis*, descrita por Crane & Upchurch (1987), ocorrente nas rochas do Grupo Potomac (Cretáceo Inferior) dos Estados Unidos é também de afinidades gnetaleanas incertas e complementa o quadro comparativo.

As particularidades que distinguem e aproximam *Araripephedra papiliofoliata* daqueles taxa gnetaleanos efedróides (extintos ou não) já descritos na literatura são discutidas a seguir. Os principais caracteres vegetativos, reprodutivos e anatômicos, junto à morfometria, compõem a

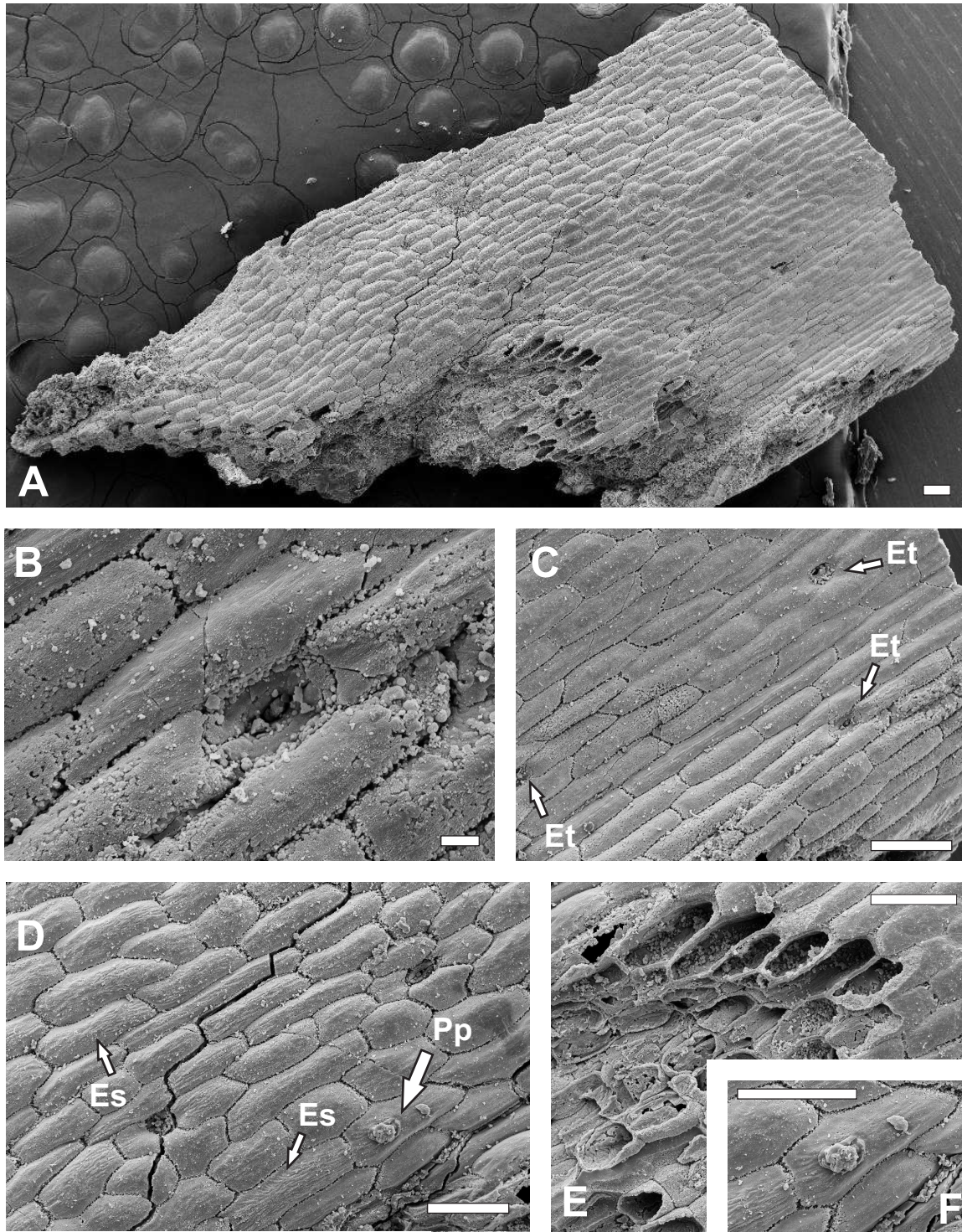


Figura 6.11. *Araripephedra papiliofoliata* gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales). A-F: Caracteres anatômicos. Epiderme caulinar. Região internodal (Vista Paradermal), Parátipo GP3E/ 6037a. A. Epiderme uniestratificada com células retangulares alongadas ou poliédricas, 5-6 lados, ambas dispostas em fileiras longitudinais, assim como os estômatos (Et). **B.** Detalhe de um estômato afundado, haploqueílico, com 4 células subsidiárias retangulares alongadas e 2 células-guarda submersas que delimitam o poro estomático. **C.** Fileiras longitudinais de estômatos (Et), afundados, dispostos em intervalos regulares. **D.** Região próxima ao nó, com estômatos afundados com células poliédricas e curtas. Escassas papilas (Pp) recobrem as células epidérmicas, que são densamente ornamentadas por estriações (Es), além de rugosidades. **E.** Células subsidiárias com paredes anticlinais e periclinais muito espessadas. **F.** Detalhe da papila e evidentes estriações que recobrem a célula. (barras de escala = 100 μ m, exceto em B, escala = 10 μ m).

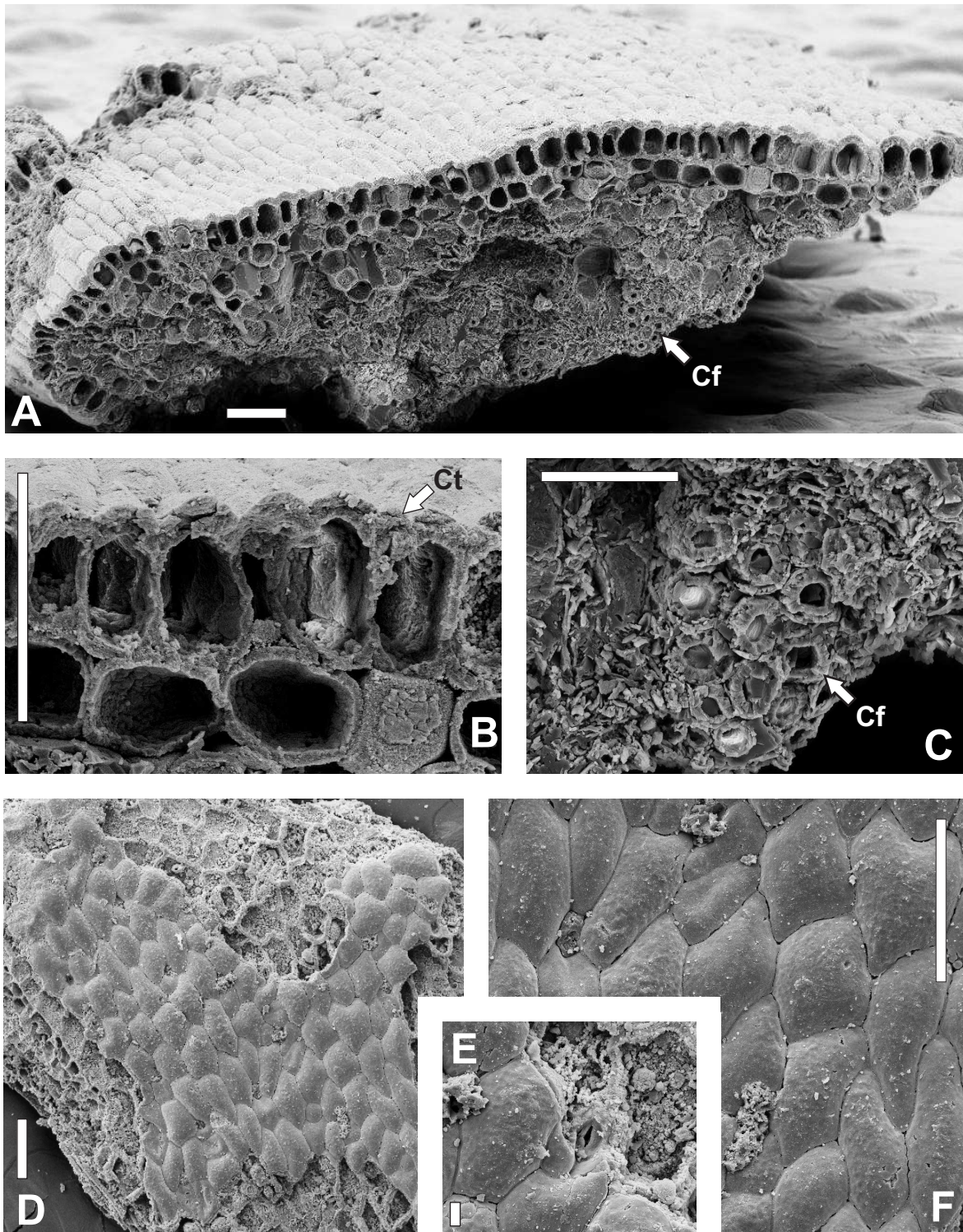


Figura 6.12. *Araripephedra papiliofoliata* gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales). A-F: Caracteres anatômicos, Epiderme caulinar. Regiões internodal (*Vista Transversal*) e nodal (*Vista Paradermal*), Parátipo GP3E/ 6037a. A. Epiderme uniestratificada sobre hipoderme, ambas com células alongadas de lúmen arredondado a anguloso. Abaixo, córtex composto por parênquima e cordões de fibras (Cf). B. Cutícula (Ct) muito espessada. Epiderme com células de eixo maior orientado perpendicularmente à superfície; hipoderme, paralelamente. C. Córtex composto de células de parênquima paliádicas, dispostas entre cordões de fibras (Cf) de paredes muito engrossadas e de lúmen arredondado. D. Epiderme nodal uniestratificada, com células polimórficas e poliédricas, 5-6 lados, curtas e dispostas irregularmente, inclusive os estômatos. E. Detalhe de estômato afundado, rodeado por 4 células subsidiárias. F. Detalhe da cutícula densamente ornamentada por rugosidades e escassos espessamentos. (barras de escala = 100 μ m, exceto em E, escala = 10 μ m).

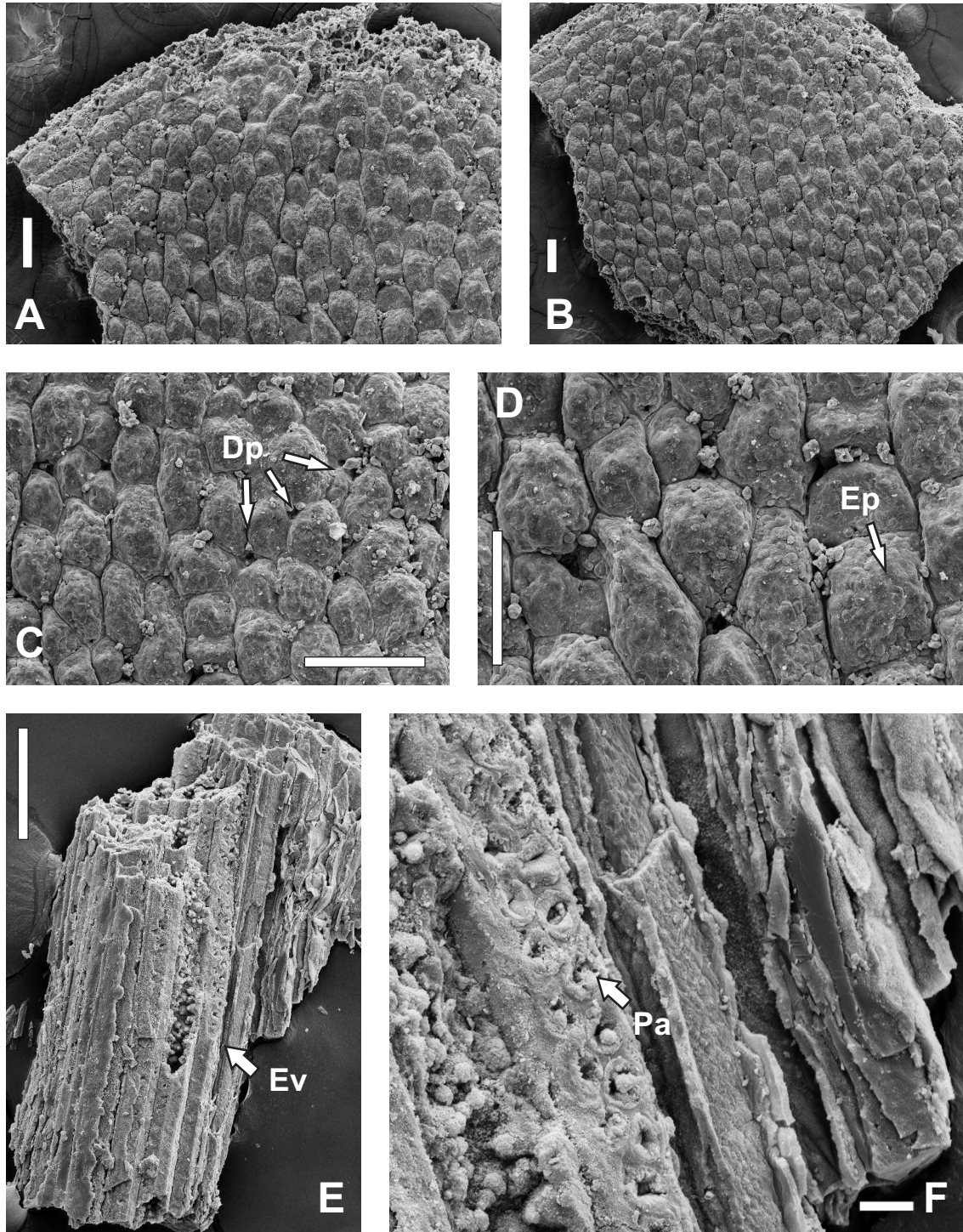


Figura 6.13. *Araripephedra papiliofoliata* gen. et sp. nov. (Ephedraceae, Gnetales). A-F: Caracteres anômicos, Epiderme foliar (Vista Paredermal), Parátipo GP3E/ 5805 e Xilema radicular (Corte Longitudinal), Parátipo GP3E/ 6037a. A-B. Epiderme uniestratificada com células polimórficas e poliédricas, de 5-6 lados, dispostas de modo randômico. Paredes anticlinais e periclinais delgadas, retas a sinuosas. **C.** Estômatos aparentemente ausentes. Se presentes, constituem-se pelas depressões (Dp) entre possíveis células subsidiárias, não exibindo as duas células-guarda. **D.** Detalhe da cutícula densamente ornamentada por rugosidades e mamelões, bem como abundantes espessamentos (Ep). **E.** Tubo vascular central da raiz, composto de feixe de elementos de vaso (Ev) calibrosos, bem como células do parênquima. **F.** Detalhe da parede lateral de um elemento de vaso, composta de pontoações areoladas (Pa) de disposição alterna e de abertura elíptica. (barras de escala = 100 μ m, exceto em F, escala = 10 μ m).

Tabela 6.2, que contém as devidas comparações. As **Figuras 6.14 e 6.15** complementam visualmente o quadro comparativo morfológico e anatômico, respectivamente.

Caracteres vegetativos. Características caulinares tais como presença e organização do lenho, a filotaxia oposta, a orientação ereta ou prostrada, a ornamentação longitudinalmente estriada (marcadamente reflexo das fibras em cordões longitudinais do crescimento secundário caulinar), a presença de nós intumescidos e entrenós evidenciados são amplamente encontradas na ordem Gnetales e por consequência no atual gênero *Ephedra* L. (**Tabela 6.2**) e compartilhadas por *A. papiliofoliata* (**Tabela 6.2; Figura 6.7. A e E; Figura 6.8. A; Figura 6.9. A; Figura 6.10. A; Figura 6.14. A-E**). As espécies atuais de *Ephedra* variam em porte ou hábito (subarbustivo, arbustivo ou liana), e dessa maneira variam em dimensões de caule e de ramificações, contudo sua organização lenhosa básica, tipicamente efedróide, é conservada (**Figura 6.14. D**). As espécies cretáceas extintas como *Ephedra archaeorhytidosperma* (**Figura 6.14. C**) e *Liaoxia chenii* (**Figura 6.14. B**) apresentam também a arquitetura básica efedróide. Já *Drewria potomacensis* não apresenta crescimento secundário evidenciado, aparentemente possui hábito herbáceo, embora o restante da arquitetura básica gnetaleana seja morfológicamente evidente (**Figura 6.14. A**).

Quanto às folhas, a inserção nodal, a forma amplamente elíptica, o arranjo oposto, a presença de uma estrutura basal conectiva (bainha comissural) e a venação primária paralelinérvea constituem características compartilhadas com o gênero *Ephedra* L. e com as espécies *E. archaeorhytidosperma* e *Liaoxia chenii* (**Tabela 6.2; Figura 6.7. C e F; Figura 6.8. C; Figura 6.9. C; Figura 6.10. B; Figura 6.14. E**). As particularidades de *A. papiliofoliata* são: o número de traços foliares (muito superior ao número de traços das outras espécies), a organização curvinérvea dos mesmos e a forma ovalada-oblonga da lâmina que é amplamente elíptica (**Figura 6.7. C e F; Figura 6.8. C; Figura 6.9. C; Figura 6.10. B**), diferentemente do gênero *Ephedra* que porta folhas com formato triangular, linear ou reduzido a diminutas escamas (**Tabela 6.2; Figura 6.14. C e D**). Em relação à *D. potomacensis*, a venação foliar desta espécie é muito diferenciada, contendo reticulação apical a partir do desenvolvimento de venação primária e secundária (**Tabela 6.2; Figura 6.14. A**), característica ausente na família Ephedraceae, mas presente no clado derivado Gnetaceae-Welwitschiaceae (Crane, 1985, 1988).

O sistema radicular é compartilhado com as efédras atuais, embora a característica marcante do proeminente feixe vascular central nas raízes primárias e secundárias constitua uma particularidade preservada em *A. papiliofoliata* (**Figura 6.7. D; Figura 6.8. B; Figura 6.9. D; Figura 6.10. A e C; Figura 6.14. E**). As espécies extintas utilizadas nas comparações carecem de tais órgãos em sua preservação (**Tabela 6.2**).

Caracteres reprodutivos. Características da organização geral das estruturas estrobiladas ou em cones, como por exemplo, a inserção pedunculada, a forma alongada, as dimensões e a composição por unidades tipo brácteas ovóides que se apresentam em séries dispostas opostamente ao longo do eixo (**Tabela 6.2; Figura 6.7. B; Figura 6.9. B, C e E; Figura 6.14. E**) constituem similaridades de *A. papiliofoliata* em relação a tais estruturas presentes em representantes atuais e extintos da ordem Gnetales, e por consequência na família Ephedraceae. Particularmente quanto à organização, o estróbilo de *A. papiliofoliata* parece não constituir uma estrutura composta, como o é no gênero *Ephedra* e também na espécie cretácea *Liaoxia chenii*. Em *A. papiliofoliata* os estróbilos ocorrem nos nós como unidades pedunculadas solitárias (**Figura 6.9. C; Figura 6.14. E**). Já *D. potomacensis* organiza-se como num dicásio terminal (**Figura 6.14. A**). Quanto às séries de brácteas ovóides com ápice cuspidado, em *A. papiliofoliata* o número de unidades (2 a 3), geralmente aos pares, (**Figura 6.7. B; Figura 6.9. C**) é semelhante aos *taxa* comparados, inclusive o arranjo dessas unidades (oposto a decussado). O que difere é o número de séries. Em *A. papiliofoliata* as séries atingem número de 5-6 enquanto a amplitude desse intervalo em espécies atuais do gênero *Ephedra* é maior, incluindo desde duas até oito séries, independente do gênero sexual da estrutura estrobilada (**Tabela 6.2; Figura 6.14. D**). Em *D. potomacensis*, o estróbilo foi descrito como espiciforme e portador de 8-12 pares de brácteas ovadas com ápice arredondado (**Tabela 6.2; Figura 6.14. A**).

A preservação dificulta a especulação a respeito do sexo dessas estruturas estrobiladas já que unidades diagnósticas como microesporângios, túbulos estendidos (presente nas estruturas ovuladas) ou ainda sementes, estão ausentes. A maioria das espécies atuais de *Ephedra* é dióica, com cones masculinos e femininos produzidos por plantas separadas. Numa mesma espécie, os cones masculinos freqüentemente contêm mais brácteas do que os femininos, além da variação na forma e na posição das brácteas em relação ao eixo, sendo ereta ou recurvada (Kubitzki, 1990). A ausência de sementes e a posição ereta das brácteas, bem como a grande quantidade das mesmas,

Afinidades	Ephedraceae (Gnetales)			Outras gnetaleanas efedróides	
Caracteres/Taxa:	<i>Araripephedra papiliofoliata</i>	<i>Ephedra archaeorhytidospalma</i> ¹	<i>Ephedra L.</i> (gênero atual) ^{2,3}	<i>Liaoxia chenii</i> ⁴	<i>Drewria potomacensis</i> ⁵
Vegetativos					
Caule					
Hábito/ Porte	Subarbustivo, reduzido	Subarbustivo	Sub a Arbustivo, Trepador	? Subarbustivo	Herbáceo- Arbustivo
Lenho (Cresc. 2 ^{av})	Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente (imatur)
Dimensões (C. x L. mm)	Completo (42-126 x 1-3)	Imcomp. (37 x 0,5-1)	Variáveis	Imcomp. (90 x 1-3)	Imcomp. (90 x 1-3)
Ramificação/ Filotaxia	Oposta	Dicasial	Oposta-Decussada ou Verticilada	Oposta-Decussada	Oposta
Orientação	Ereta/ Prostrada	Ereta	Ereta/ Prostrada	Ereta	Ereta
Ornamentação	Estriada longitudinal (fibras)	Estriada longitudinal	Estriada longitudinal	Estriada longit.	Estriada longit.
Nós ('n' / C. x L. mm)	4-13/ 1,0-2,2 x 1,0-2,1	-	Variável	-	-
Intumescimento	Presente	-	Presente	Presente	Presente
Entrenós (C. x L. mm)	2,0-13,5 x 1,0-2,5	8,0-14,0 x 0,5-1,0	Variável	8,0-40,0 x 1,0-3,0	<30,0 x 1,0-3,0
Folhas					
Dimensões (C. x L. mm)	3,0-7,5 x 1,5-5,0	>5,0 x 2,0 (imcomp.)	Geralmente comp. reduzido, (>10), em <i>E. foliata</i> (>40)	<7,0 x 0,1-0,3	10,0-20,0 x 2,0-6,0
Quantidade	Conforme nº nós	Pequena	Conforme nº nós	Conforme nº nós	Conforme nº nós
Forma	Ovalada-Oblonga	Triangular	Escama diminuta/ Linear	Linear	Oblonga
Arranjo/ Filotaxia	Oposta (aos pares)	?	Oposta/ Verticilada (n=3)	Oposta-Decussada	Oposta
Base	Ebainhada	? Decorrente	Ebainhada	? Ebainhada	Aguda-Decorrente
Apice	Obtuso	Agudo	Agudo-Obtuso	? Agudo	Agudo
Margem	Inteira	Inteira	Inteira	Inteira	Inteira
Bainha comissural	Presente	?	Presente	? Presente	Presente
Venação 1 ^{av} (nº traços)	Curvinérvea (>15)	Paralelinérvea (2)	Paralelinérvea (2-3)	Paralelinérvea (2)	Paralelinérvea (2-4), reticulada (ápice)
Venação 2 ^{av}	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente (crossvein)
Raízes					
Sistema	Denso (1 ^{av} e 2 ^{av})	-	Denso (1 ^{av} e 2 ^{av})	-	-
Dimensões (C. x L. mm)	>70,0 x 1,0-1,5	-	Variável	-	-
Tubo vasc. central (L. mm)	Presente (0,25-0,5)	-	Inconspicuo	-	-
Reprodutivos					
Estróbilo (Cone)					
Organização	Estróbilos solitários	Terminal	Composta	? Composta	Dicásio terminal
Dimensões (C. x L. mm)	7,5-8,0 x 1,8-2,0	3,0-4,0 x 2,0	Variável	4,0-7,0 x 2,5-5,0	?
Inserção (C. x L. mm)	Pedunculada (2,0 x 0,9)	Terminal	Séssil/ Pedunculada	Séssil/ Pedunc.	Pedunculada
Forma	Alongada	Alongada-Ovóide	Ovóide/ Alongada	Obovada/ Along.	Espiciforme
Brácteas/ Unidades reprod.					
Número: séries (pares)	5-6 (2-3)	1(1-2) Sementes	2-8 (2) ou mais	2-6 (2)	8-12 (2) *unidades
Dimensões (C. x L. mm)	1,2-1,9 x 0,7-0,8	1,5-4,0 x 1,0-1,6	Variável	3,0-4,0 x 0,3-0,8	> 1,5 x 1,0
Forma	Ovóide	Ovóide	Ovada/ Obovada	Ovada	Elíptica/ Ovada
Apice (projeção, mm)	Agudo (Cuspidado, 0,25 mm)	Cuspidado	Variável	Agudo-Atenuado	Arredondado
Arranjo	Oposto-Verticilado	?	Decussado	Decussado	Oposto-Decussado
Anatômicos					
Externos					
Epiderme caulinar					
Epiderme caulinar	Uniestratificada	-	?	-	-
Células epidérmicas					
Dimensões (C. x L. µm)	57-320 x 24-57 (entrenó); 43-107 x 35-57 (nó)	-	70-200 x 25-60 (entrenó); 40-60 x 25-40 (nó)	-	-
Forma	Retangular/Poliédrica (5-6 lados), Alongada (entrenó); Poliédrica, Curta (nó)	-	Retangular/Poliédrica, Alongada (entrenó); Poliédrica, Curta (nó)	-	-
Organização	Fileiras longit. (entrenó); Irregular (nó)	-	Fileiras longitudinais (entrenó); Irregular (nó)	-	-
Paredes anti/periclinais	Retas-sinuosas espessas (entrenó); Retas-sinuosas delgadas (nó)	-	Retas-pouco sinuosas (ambos)	-	-
Ornamentação cuticular	Densa, Estriada longit.-Rugosa (entrenó); Rugosa (nó)	-	Estriada longitudinalmente (ambos)	-	-
Papilas/ Espessam.	Escassos (entrenós; nós)	-	Abundantes, curtas (fileiras sem estômatos)	-	-
Cutícula (µm)	Muito espessa (17)	-	Espessa (?)	-	-
Estômatos					
Subsidiárias	Haploqueliclos, Afundados	-	Haploqueliclos, Afundados	-	-
Organização	4, Retangulares, Alongadas (entrenó); 3-4, Polimórficas, Poliédricas, Curtas (5-6 lados) (nó)	-	4, Retangulares, Alongadas (entrenó); 4-6, Polimórficas, Poliédricas, Curtas (nó)	-	-
	Fileiras longit. intervalos regulares. (entrenó); Irregular (nó)	-	Fileiras longit. estomatíferas (entrenó); Irregular (nó)	-	-
Epiderme foliar					
Células epidérmicas					
Dimensões (C. x L. µm)	45-78 x 33-66	-	40-200 x 25-40	-	35-40 (largura)
Forma	Polimórficas, Poliédricas (5-6 lados)	-	Retangulares, Alongadas	-	Alongadas, ? (Retang.)
Organização	Randômica	-	Fileiras longit. (lâmina)/ Randômica (base)	-	Fileiras longitudinais
Paredes anti/periclinais	Retas-sinuosas, delgadas	-	Retas-pouco sinuosas	-	Retas
Ornamentação cuticular	Densa, Rugosa-mamelonada	-	Estriada longitudinalmente	-	Lisa
Papilas/ Espessam.	Abundantes	-	Abundantes, longas a curtas (face abaxial)	-	Ausentes
Estômatos	Ausentes, não evidenciados	-	Presentes (ambas as faces)	-	Desconhecido
Internos					
Xilema radicular					
Xilema radicular	Feixe central	-	Feixe central	-	-
Elementos de vaso	Ponteaduras areoladas alternas (parede lat.)	-	Ponteaduras areoladas alternas (parede lat.)	-	-
Abertura areolada, (µm)	Elíptica, (6)	-	Elíptica-Poligonal, (10)	-	-
Fibras do córtex caulinar	Em cordões, com Paredes engrossadas	-	Em cordões, com Paredes engrossadas	-	-

Tabela 6.2. Comparação de *Araripephedra papiliofoliata* com espécies gnetaleanas atuais e extintas através de caracteres vegetativos, reprodutivos e anatômicos. Fontes: 1. Yang *et al.* (2005). 2. Kubitzki (1990). 3. Caracteres anatômicos de *E. foliata*, Pant & Mehra (1964). 4. Rydin *et al.* (2006a). 5. Crane & Upchurch (1987). Símbolos: (?) Não informado pelo autor, não conclusivo. (-) Ausente, não preservado.

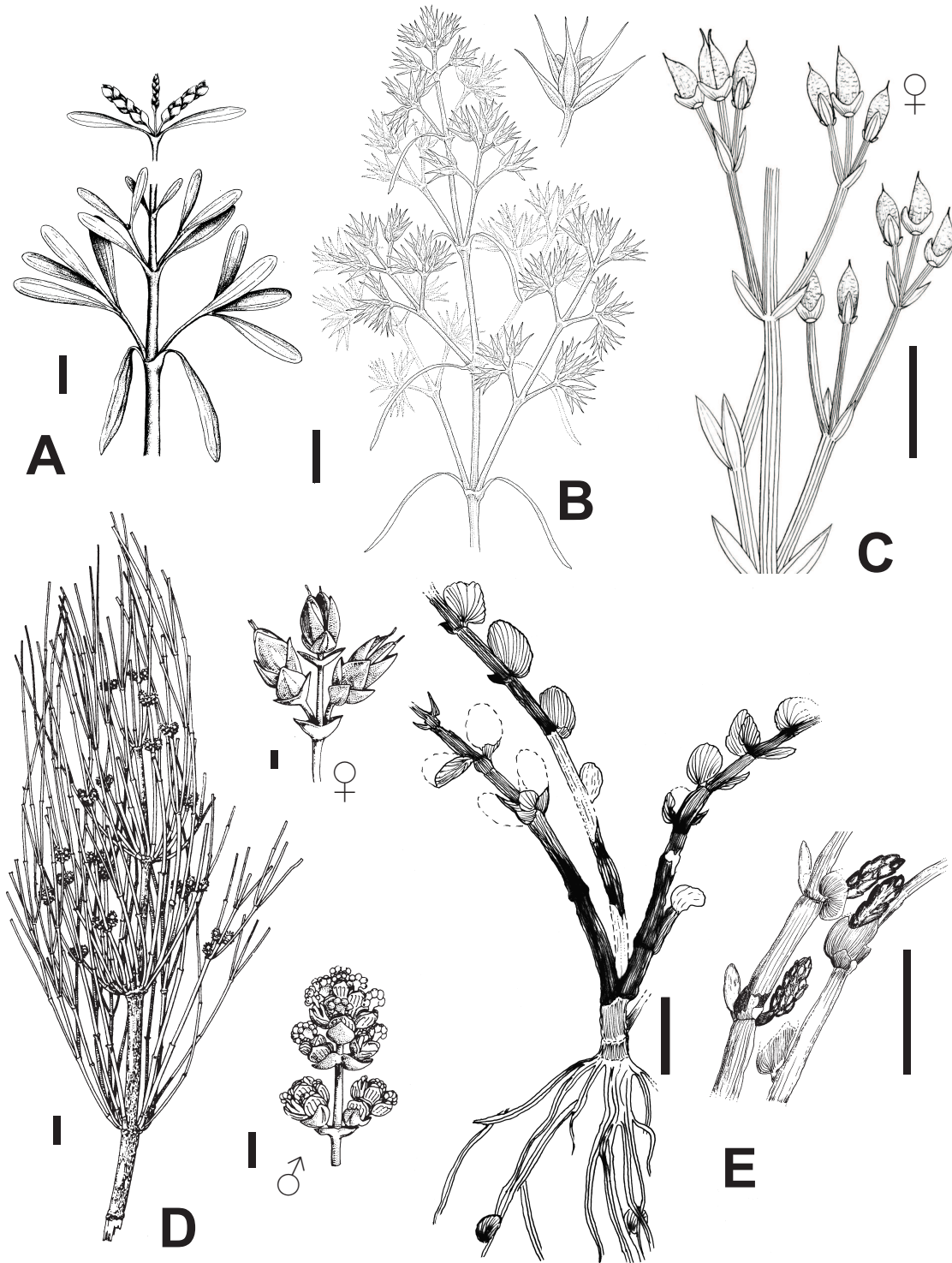


Figura 6.14. Reconstruções artísticas sugeridas para as espécies de gnetaleanas efedróides extintas e atuais, abordadas na sessão de discussão, que compara morfologicamente a nova espécie de Ephedraceae, *Araripephedra papiliofoliata*, com as referidas espécies. **A.** *Drewria potomacensis* (Gnetales). **B.** *Liaoxia chenii* (Gnetales). **C.** *Ephedra archaeorhytidosperra* (Ephedraceae, Gnetales). **D.** *Ephedra distachya* (Ephedraceae, Gnetales). **E.** *Araripephedra papiliofoliata* (Ephedraceae, Gnetales). (barras de escala = 10 mm, exceto cones masculino e feminino em D, escala = 1 mm). Créditos das ilustrações: **A.** Crane & Upchurch (1987). **B.** Knorring in Rydin et al. (2006a). **C.** Yang et al. (2005). **D.** Götz in Kubitzki (1990). **E.** Ilustrado por J.C.M. Fanton.

permitiriam sugerir que a estrutura representaria um cone masculino, além do fato de que em efédras atuais os microesporângios são facilmente destacados logo após a polinização (justificando a ausência dessa delicada estrutura na preservação). Contudo, caso os ápices cuspidados relativamente alongados sejam interpretados como túbulos estigmáticos, então a estrutura não mais seria interpretada como uma unidade brácteforme, mas sim como uma estrutura ovulada, que no seu conjunto, representaria um cone feminino.

Caracteres anatômicos. As características anatômicas externas (epidérmicas caulinar e foliar) e internas (xilema radicular e córtex caulinar), são semelhantes às características anatômicas do gênero atual *Ephedra*, salvas as devidas particularidades. A espécie *Ephedra foliata* Boiss, a partir dos dados aportados por Pant & Mehra (1964) e Inamdar & Bhatt (1972), forneceu as características anatômicas para as comparações realizadas (**Tabela 6.2; Figura 6.15**).

A epiderme caulinar de *Araripephedra papiliofoliata* é composta de células retangulares ou poliédricas (5-6 lados), alongadas, dispostas em fileiras longitudinais nos entrenós, ao passo que nos nós, as células são mais curtas e poliédricas, dispostas irregularmente (**Figura 6.11. A, C e D, Figura 6.12. D e F**). Tais características ocorrem, inclusive nas mesmas dimensões, nas células epidérmicas de *E. foliata* (**Tabela 6.2; Figura 6.15. A e B**). Quanto à ornamentação cuticular, *A. papiliofoliata* porta escassas papilas, geralmente pouco explícitas e curtas (**Figura 6.11. D e F**), ao contrário de *E. foliata* que é abundantemente recoberta por tais estruturas (de curto comprimento, dispostas nas fileiras epidérmicas não estomatíferas), **Figura 6.15. A e B**, embora a estriação densa seja muito evidente, como também o é em *E. foliata* (**Tabela 6.2; Figura 6.11. D**). Em termos de aparato estomático, a forma (retangular alongada a polimórfica-poliédrica curta, em entrenós e nós, respectivamente) e o número (3-4) das células subsidiárias, a organização em fileiras longitudinais (entrenó) e irregular (nó), (**Figura 6.11. B-D; Figura 6.12. D-F**) a condição afundada das duas células-guarda e a origem haploqueílica (**Figura 6.11. B; Figura 6.12. E**), confirmada a partir dos estudos de desenvolvimento ontogenético em estômatos de *E. foliata* (*sensu* Pant & Mehra, 1964) confirmam as similaridades anatômicas caulinares de *Araripephedra papiliofoliata* e do atual gênero *Ephedra* L (**Tabela 6.2; Figura 6.15. A-C**).

A epiderme foliar de *A. papiliofoliata* também compartilha caracteres anatômicos com *E. foliata*, como por exemplo, a semelhança na dimensão das células epidérmicas, a organização randômica das mesmas e os inúmeros espessamentos (**Tabela 6.2; Figura 6.13. A-B; Figura**

6.15. D). Contudo algumas diferenças podem ser enumeradas, tais como: a densa ornamentação cuticular rugosa a mamelonada (**Figura 6.13. C-D**) presente em *A. papiliofoliata* (em *E. foliata* há densa estriação e também abundantes papilas longas a curtas, constituindo a face abaxial da folha), **Figura 6.15. D**, a distribuição randômica das células epidérmicas poliédricas e polimórficas, **Figura 6.13. A-D**, (em *E. foliata*, na maior parte da lâmina, a distribuição apresenta-se em fileiras longitudinais, com células preferencialmente retangulares e alongadas, diferentemente de *A. papiliofoliata*), **Figura 6.15. D**, além do fato de que aparentemente não há estômatos preservados na epiderme foliar de *A. papiliofoliata*, **Figura 6.13. A-D**, estrutura abundantemente presente nas faces abaxial e adaxial de *E. foliata*, **Figura 6.15. D**. É possível que as depressões presentes entre as células epidérmicas representem o aparato estomático afundado, apesar de que, as estruturas que o caracterizam de modo explícito (duas células-guarda) não se apresentam preservadas (**Figura 6.13. C**).

Quanto aos caracteres anatômicos internos, *A. papiliofoliata* porta xilema radicular organizado num feixe central, composto de elementos de vaso com paredes laterais portadoras de pontoações areoladas alternas e de aberturas elípticas (**Tabela 6.2; Figura 6.13. E-F**), estruturas comuns no xilema de efédras atuais (Carlquist, 1996), e também em outras gimnospermas (Fahn, 1990).

Quanto ao córtex caulinar, o mesmo é composto por abundantes fibras agrupadas em cordões longitudinais em relação ao maior eixo do comprimento, dispostos anatomicamente entre as células de parênquima paliçádicas, e exibindo em vista transversal, lúmenes angulosos a arredondados e de paredes muito engrossadas (**Tabela 6.2; Figura 6.13. A e C**). Tais estruturas estão presentes nas efédras atuais (Evans, 1888; Carlquist, 1996) e possivelmente compunham também o córtex caulinar de efédras fósseis, como por exemplo, *Ephedra archaeorhytidosperra*, em Yang *et al.* 2005, assim como nas extintas gnetaleanas efedróides (tal como *Liaoxia chenii*, em Rydin *et al.* 2006a) já que a ornamentação longitudinal estriada representa a própria feição morfológica desses cordões de fibra dispostos em seus caules lenhosos.

As outras espécies que compõem o quadro comparativo não possuem dados anatômicos externos ou internos preservados, exceto *Drewria potomacensis*, que apresenta alguns caracteres foliares. Sua epiderme foliar apresenta-se organizada em fileiras longitudinais (células epidérmicas) e de formato alongado retangular, além de paredes anticlinais retas. O aparato

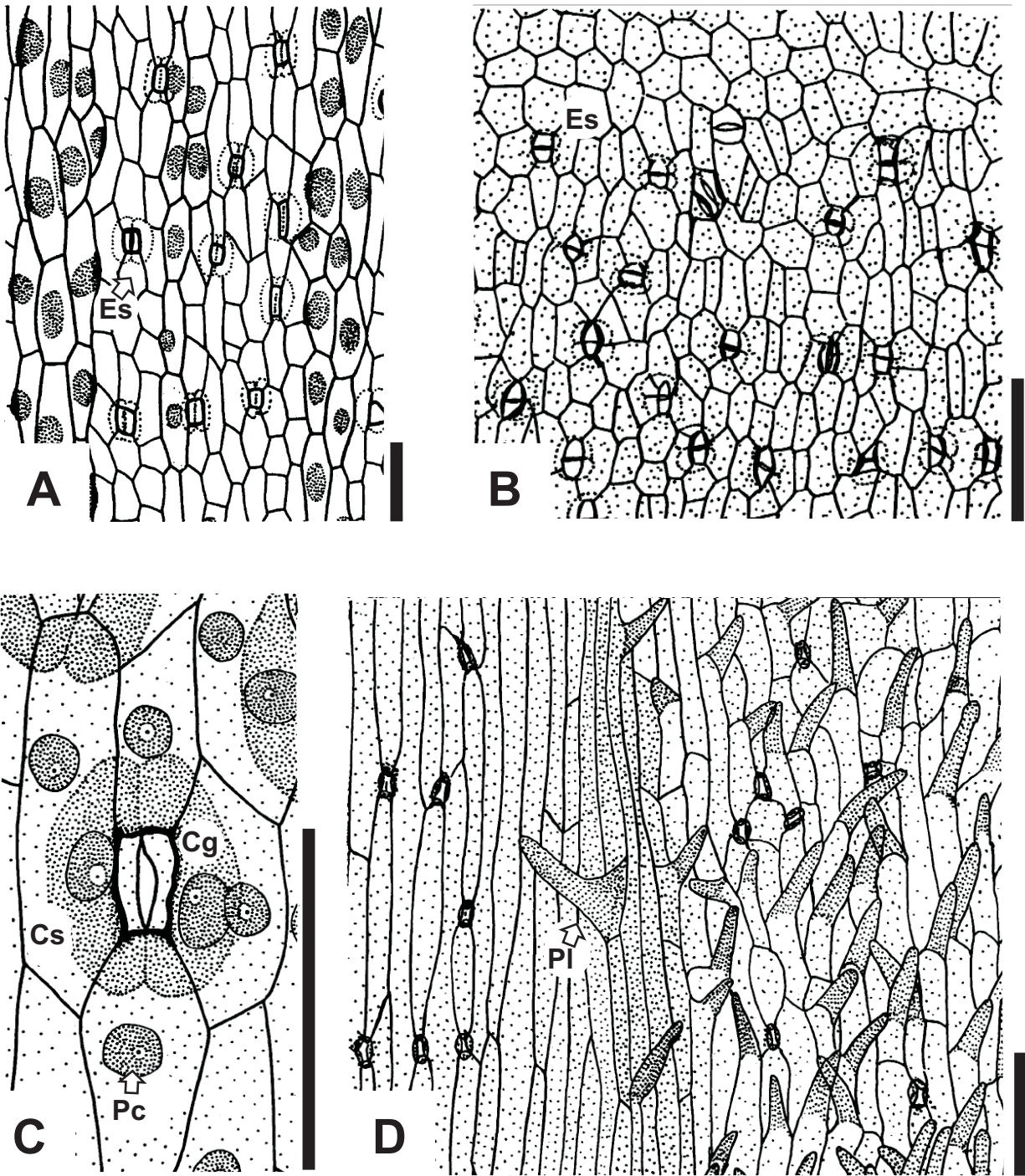


Figura 6.15. Anatomia epidérmica de *Ephedra foliata* Boiss, Ephedraceae, Gnetales (dados de Pant & Mehra, 1964), abordadas na discussão, que compara anatomicamente a nova espécie de Ephedraceae, *Araripephedra papiliofoliata*, com a referida espécie. **A-D: Caracteres anômicos externos.** **A.** Epiderme internodal com células retangulares e alongadas, recobertas por curtas papilas e organizadas longitudinalmente em fileiras. Estômatos (**Es**) afundados, haploqueílicos, geralmente com 4 células subsidiárias, também retangulares e alongadas, organizados longitudinalmente em fileiras e dispostos em intervalos regulares. **B.** Epiderme nodal com células polimórficas a poliédricas (5-6 lados), mais curtas que as internodais. Estômatos (**Es**) afundados, haploqueílicos, compostos por 4-6 células subsidiárias. Células epidérmicas e estômatos, ambos organizados irregularmente. **C.** Aparato estomático internodal, composto por 4 células subsidiárias (**Cs**) retangulares a poliédricas, alongadas e por 2 células-guarda (**Cg**) afundadas que delimitam o poro estomático. Células epidérmicas e subsidiárias são freqüentemente recobertas por papilas curtas (**Pc**). **D.** Epiderme foliar, anfiestomática, com face adaxial, à esquerda, não papilada, e face abaxial, à direita, abundantemente recoberta por longas papilas (**Pl**). barras de escala = 100 μ m. Créditos: todas as ilustrações acima foram reproduzidas e modificadas de Pant & Mehra (1964), do original: **A.** Figura 1, **B.** Figura 5, **C.** Figura 3 e **D.** Figura 11.

estomático é desconhecido e não há indícios de espessamentos ou papilas na superfície lisa (**Tabela 6.2**).

Morfologia & Hábito. O tamanho reduzido, a evidência de crescimento secundário com estruturas caulinares lenhosas e a presença de estruturas reprodutivas (indicativo de que a planta já deveria ter atingido a maturidade sexual quando foi depositada) são fortes indícios de que *Araripephedra papiliofoliata* constituía um sub-arbusto de porte muito reduzido, aparentemente rasteiro. As ramificações caulinares eretas portavam os pares de folhas ovaladas responsáveis pela atividade fotossintética, além dos próprios eixos caulinares (recobertos por fileiras longitudinais estomatíferas), enquanto que as ramificações caulinares prostradas eram responsáveis pela propagação vegetativa horizontal, como num caule tipo estolão epigeu (que não se aprofunda subterraneamente), inclusive emitindo raízes das regiões nodais, (**Figura 6.10. C**). O denso sistema radicular propiciava o firme ancoramento subterrâneo (**Figura 6.7. A e D; Figura 6.8. A-B; Figura 6.9. A e D; Figura 6.10. A e C**). Semelhantemente às atuais gramíneas rasteiras com raízes fasciculadas, ou mesmo espécies de efédras atuais portadoras de densas raízes, *Araripephedra papiliofoliata* deveria viver firmemente ancorada ao substrato e talvez os indivíduos originados da propagação vegetativa convivessem em densos agrupamentos tipo moitas.

Afinidades. Conforme o que já fora exposto, a combinação dos caracteres morfológicos (vegetativos e reprodutivos) e anatômicos, bem como suas possíveis interpretações indicam que *Araripephedra papiliofoliata* é um novo representante gimnospérmico mesozóico do Gondwana, uma gnetaleana efedróide, pertencente à família Ephedraceae (ordem Gnetales).

6.1.3. *Iara ipaguassu* gen. nov. et sp. nov.

Incertae sedis

Divisão: Tracheophyta

Classe: ?Gymnospermae/ ?Angiospermae

Ordem: ?Gnetales/ ?Alismatales

Família: desconhecida

Gênero: *Iara* gen. nov.

Diagnose genérica: Planta constituída de sucessivos verticilos de longos e delgados ramos, caracteristicamente flexíveis. Caule principal lenhoso articulado e estriado. Ramos cilíndricos, tubulares, sulcados e estreitos inserem-se verticiladamente na região apical do caule. Ramúsculos tubulares, cilíndricos e sulcados emergem ou não da porção apical dos ramos estreitos, verticiladamente ou num pseudoverticilo. Ramos estreitos e ramúsculos portadores de ápices arredondados ou de brusca contração apical que constitui uma estrutura delgada filamentosa e estriada que possivelmente remanesce do tecido vascular preservado. Caule, ramos estreitos e ramúsculos portam superficialmente elementos irregulares de formato papilar delimitadores de uma área de borda característica, com exceção dos ápices filamentosos.

Etimologia: Palavra derivada do vocábulo indígena tupi-guarani que dá nome à entidade folclórica reconhecida como senhora ou rainha das águas.

Espécie-tipo: *I. ipaguassu* sp. nov.

Iara ipaguassu gen. et sp. nov.

Figuras 6.16, 6.17, 6.18.

Diagnose específica: Caracteres como os do gênero. Pedúnculos alongados, delgados e flexíveis, superficialmente estriados, emergem próximos da região nodal caulinar. Dilatação distal do pedúnculo constitui uma estrutura fusiforme estriada.

Etimologia: Palavra derivada do vocábulo indígena tupi-guarani que significa volumoso corpo de água, lagoa grande, similar ao paleoambiente lacustre já descrito para o Membro Crato, possível ambiente de vida da nova espécie descrita.

Holótipo: GP3E/ 9106

Parátipos: GP3T/ 2431, 2432, 2433, 2434; MPSC/ PL955; GP3E/ 7523, 7524.

Localidade-tipo: Entre os centros urbanos de Nova Olinda e Santana do Cariri (aproximadamente Lat. S 07° 07' 14''/ Long. W 39° 42' 01''), estado do Ceará (CE), Nordeste do Brasil.

Idade: Final do estágio Aptiano do Cretáceo Inferior.

Posição estratigráfica: Níveis inferiores do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe (correspondente ao *Membro Nova Olinda* da *Formação Crato* de Martill, 1993).

Descrição:

Caracteres vegetativos. Planta que consiste numa sucessão de verticilos de ramos delgados, longos e pouco espessos, caracteristicamente flexíveis. Caule principal lenhoso, articulado, estriado e incompleto, aparentemente rizomatoso, medindo 148,8 mm de comprimento e até 7 mm de largura. O caule porta ao menos seis regiões nodais que variam de 3-5 mm de comprimento e 4-7,5 mm de largura e cinco regiões internodais que variam de 15-37 mm de comprimento. Estrias e sulcos longitudinais paralelos de cerca de 0,2 mm e em número igual ou superior a 10 marcam a superfície dos entrenós. Da porção apical do caule principal emergem verticiladamente ou arrançadas num pseudoverticilo, mais de 10 ramificações caulinares articuladas e estreitas. As ramificações estreitas são cilíndricas ou tubulares e medem até 126 mm de comprimento e até 5 mm de largura, sendo portadoras de até duas regiões nodais e de 5 ou mais estrias ou sulcos longitudinais paralelos ao longo da superfície internodal, o que parece marcar a feição morfológica de seus tecidos vasculares. Os entrenós variam de 23-99 mm de comprimento. Cada um dos ramos tubulares estreitos pode ou não emitir apicalmente um novo verticilo ou pseudoverticilo de até 8 ramúsculos. Os ramúsculos também cilíndricos, tubulares e marcados por até 5 sulcos longitudinais paralelos medem até 92 mm de comprimento e variam de 2,7-5 mm de largura. Os ramúsculos podem portar ápice arredondado ou ainda sua porção distal bruscamente se contrair e constituir delgada e filamentosa estrutura assinalada por 5 ou mais estrias longitudinais paralelas de 0,1-0,2 mm de espessura, marcadamente uma feição



Figura 6.16. *lara ipaguassu* gen. et sp. nov. (*Incertae sedis*). Holótipo GP3E/ 9106. Caule principal lenhoso (Cp) e articulado, portador de sucessivos verticilos (Vt) ou pseudo-verticilos de ramificações cilíndricas, alongadas, delgadas e caracteristicamente flexíveis. Os ramúsculos tubulares (Rt) portam ápice arredondado (Aa) ou ainda estrutura filamentososa longa e flexível (Fa) que corresponde ao tecido vascular remanescente. No mesmo plano de preservação há um espécime do peixe Gonorhynchiforme *Dastilbe* sp. (asterisco *). barra de escala = 10 mm.

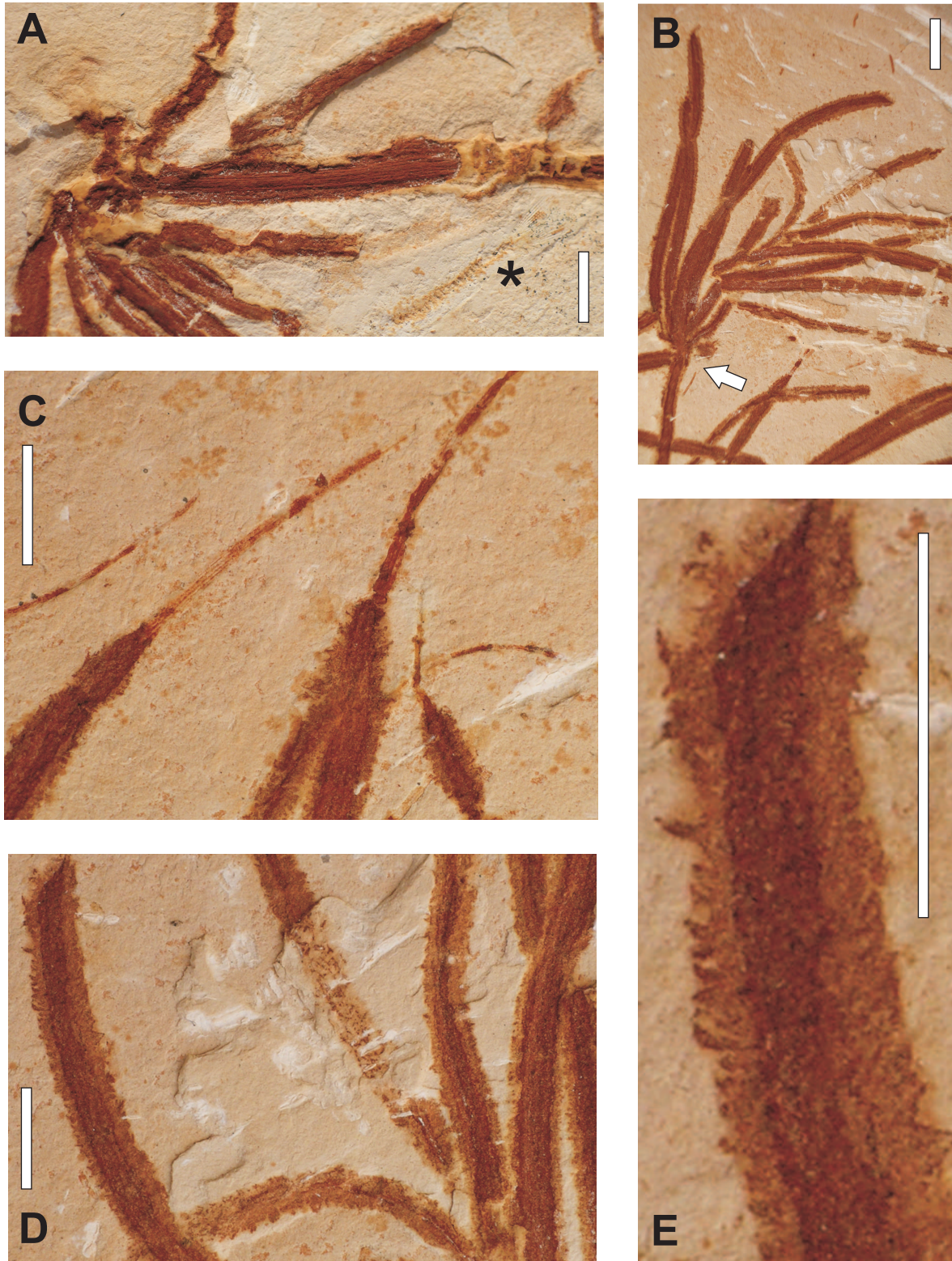


Figura 6.17. *lara ipaguassu* gen. et sp. nov. (*Incertae sedis*). A-E: Holótipo GP3E/ 9106. A. Caule principal lenhoso e articulado com porção apical portadora de verticilo ou pseudo-verticilo de ramos estreitos, cilíndricos e tubulares, caracteristicamente flexíveis. **B.** Ramo estreito cilíndrico que apicalmente emite ramúsculos alongados, tubulares, flexíveis e organizados num verticilo. **C.** Ramúsculos alongados e flexíveis portadores de ápices filamentosos. Os ápices são estriados, de comprimentos variáveis e também flexíveis, correspondendo ao tecido vascular remanescente. **D.** Ramúsculo de ápice arredondado, com elementos papilares marginais irregulares delimitando área de borda em toda a superfície, inclusive no caule principal e nos ramos estreitos, exceto nos filamentos apicais. **E.** Detalhe dos elementos papilares irregulares e marginais (barras de escala = 10 mm, * peixe *Goniorhynchiforme* *Dastilbe* sp.).

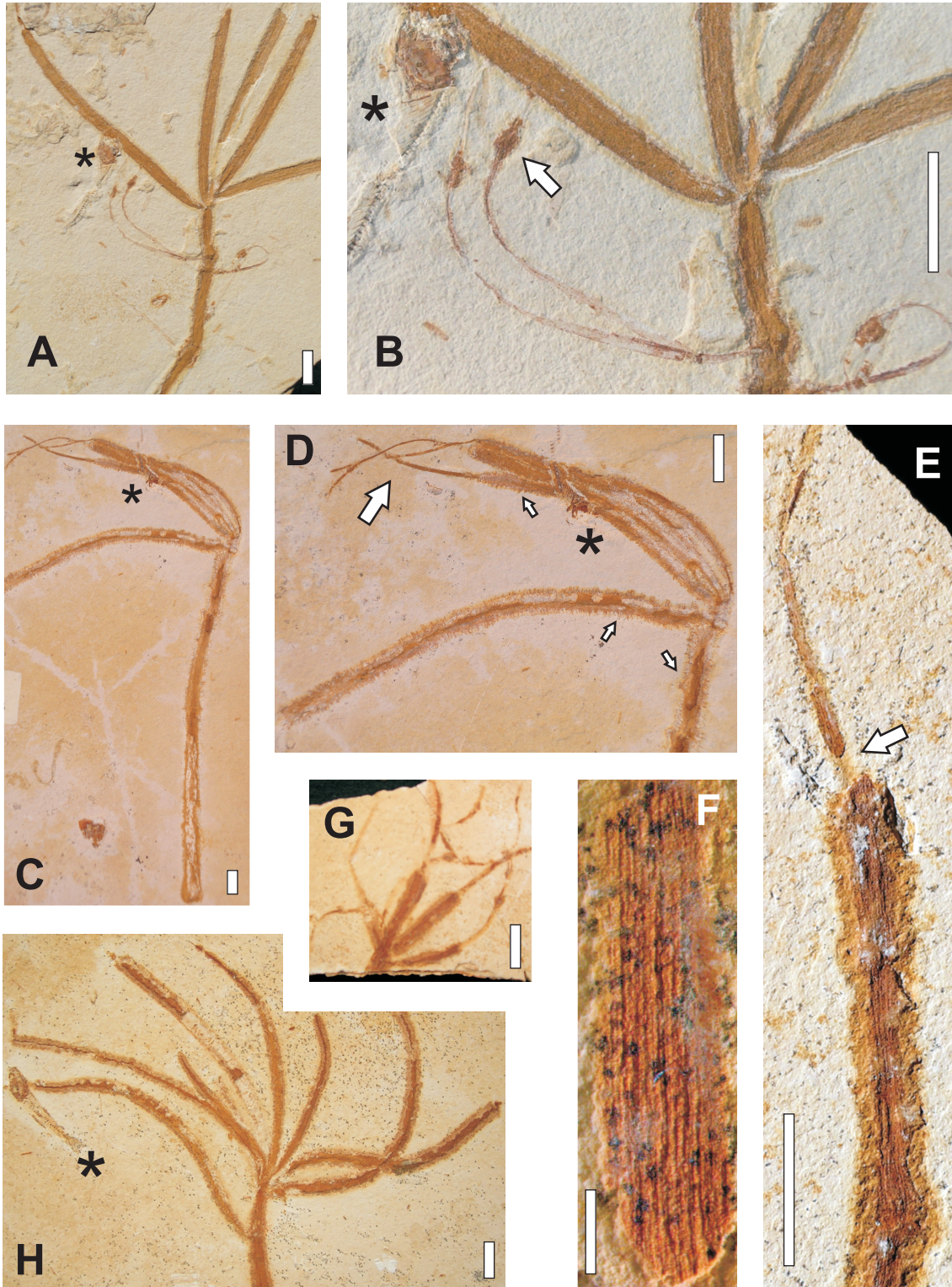


Figura 6.18. *Lara ipaguassu* gen. et sp. nov. (*Incertae sedis*). A-H: Parátipos. A. GP3T/2431, Ramo destacado com ramúsculos tubulares verticilados, a maioria portador de ápice arredondado. **B.** GP3T/2431, Pedúnculos alongados, flexíveis e estriados, portadores de dilatação fusiforme em porção distal. **C.** MPSC/ PL 955, Ramo destacado portador de ramúsculos tubulares e cilíndricos, portadores de delgados e flexíveis filamentos apicais, também estriados. **D.** MPSC/ PL 955, Ramo principal e ramúsculos portam elementos papilares irregulares marginais que delimitam uma área de borda. **E.** GP3T/2433, Ramúsculo destacado com filamento apical que corresponde ao tecido vascular remanescente. **F.** GP3T/2433, Linhas longitudinais paralelas demarcam o tecido vascular remanescente no filamento. **G.** GP3T/2432, Verticilo destacado de ramúsculos cilíndricos portadores de filamentos apicais flexíveis. **H.** GP3T/2434, Ramo tubular portador de sete ramúsculos apicais, organizados num pseudoverticilo. Os ramúsculos possuem ápices arredondados ou curtos filamentos apicais. (barras de escala = 10 mm, exceto em F, escala = 1 mm, * asterisco = peixe *Goniorhynchiiforme* Dastilbe sp.).

morfológica remanescente dos tecidos vasculares. Os filamentos apicais têm comprimentos variáveis, atingindo até 35 mm de comprimento e freqüentemente até 1 mm de largura. O caule, as ramificações caulinares estreitas e os ramúsculos portam elementos papilares marginais irregulares de até 1,5 mm de comprimento que demarcam caracteristicamente uma área de borda na largura de tais estruturas, exceto a dos filamentos apicais.

Caracteres reprodutivos. Um dos espécimes porta três alongados pedúnculos delgados e flexíveis que parecem inserir-se num ponto comum, que possivelmente corresponde a uma região nodal. Até 5 linhas paralelas longitudinais, medindo cerca de 0,2 mm de largura, marcam a superfície dos pedúnculos conferindo-lhes aspecto estriado. A porção distal de cada pedúnculo está alargada e consiste de uma estrutura fusiforme também estriada, medindo 3,2-8,1 mm de comprimento e 1-1,9 mm de largura.

Discussão:

Caracteres vegetativos. Características morfológicas de *Iara ipaguassu* tais como a organização geral do caule, que é articulado e estriado (marcado por inúmeros cordões de fibras longitudinais do lenho), a presença do lenho desenvolvido e a sucessão de verticilos de ramificações longitudinalmente estriadas a sulcadas (**Figura 6.16**) são amplamente comparáveis à organização geral de uma gnetaleana, mais tipicamente efedróide. A condição lenhosa, a ornamentação estriada e a filotaxia oposta-verticilada são características diagnósticas, mas não exclusivas, de representantes da ordem Gnetales (Crane, 1985; Kubitzki, 1990).

Contudo, a aparência marcadamente delgada e flexível das ramificações cilíndricas a tubulares (**Figura 6.16; Figura 6.17. A-D; Figura 6.18. A-E e G-H**), que são interpretadas como ramos áfilos, constitui uma particularidade de *Iara ipaguassu*. As gnetaleanas efedróides atuais e extintas descritas na literatura até o momento, apesar de exibirem hábitos variáveis e orientação do caule desde ereta a prostrada, possuem estruturas caulinares cilíndricas, lenhosas e por esse motivo relativamente rígidas. A morfologia vegetativa maleável e flexível das ramificações de *Iara ipaguassu* aliada a outras características sugerem fortemente que a planta estava adaptada ao hábito aquático.

As estruturas apicais filamentosas, delgadas e estriadas, que podem ou não estar presentes nos ramos tubulares (**Figura 6.16; Figura 6.17. C-D; Figura 6.18. C-G**) são claramente

resquícios de tecido vascular preservado. A brusca contração que marca o final da estrutura tubular da ramificação e o início desse filamento, bem como o seu comprimento variável (**Figura 6.16; Figura 6.17. C-D; Figura 6.18. C-G**) indicam que circunstancialmente, o tecido ao redor do cilindro vascular foi destruído, remanescendo apenas a estrutura vascular central, possivelmente mais lignificada e resistente. É possível visualizar que alguns ramos tubulares têm o seu ápice arredondado (**Figura 6.16; Figura 6.17. B; Figura 6.18. A-B e H**), não apresentando a região de brusca contração do eixo tubular nem o filamento apical propriamente dito.

Outra particularidade do caule principal e dos ramos tubulares áfilos da nova planta estudada são os elementos irregulares de formato papilar que recobrem marginalmente (**Figura 6.16; Figura 6.17. B-E; Figura 6.18. C-E e G-H**) a superfície daqueles eixos. Essas estruturas peculiares poderiam ser interpretadas anatomicamente como possíveis denteações da margem de uma folha ou ainda pêlos ou processos foliares, contudo, tais estruturas, por definição, apresentam-se regulares, tanto em dimensões como em intervalos de disposição, o que não ocorre nos elementos papilares marginais irregulares de *I. ipaguassu*. Outro fato é que a “superfície-substrato” desses elementos irregulares é interpretada no presente estudo como uma ramificação caulinar áfila e não uma folha propriamente dita. É possível notar que os elementos papilares irregulares recobrem a superfície marginal do caule principal e dos ramos tubulares em densidades diferenciadas, ao passo que a partir da brusca contração apical dos ramos tubulares (de onde o filamento apical estriado se estende), os elementos papilares não mais estão presentes (**Figura 6.17. E; Figura 6.18. E-F**). Em ramos portadores de ápice arredondado (nos quais se ausentam os filamentos apicais estriados) os elementos papilares estão distribuídos também distalmente, na região do ápice (**Figura 6.17. D-E**).

A sugestão do hábito aquático oferece hipóteses para essas particularidades morfológicas de *I. ipaguassu*: O caule dessa planta, cilíndrico, articulado, estriado e lenhoso (que apresenta crescimento secundário pronunciado) é o eixo menos maleável dentre todas as ramificações preservadas, e provavelmente, organizado como num rizoma (com presença de nós e ramificações que deles se originam, embora não se apresente horizontalizado), servindo de eixo ancorador de sucessivos verticilos de ramos áfilos, tubulares, delgados e flexíveis.

É possível que o aspecto flexível desses ramos e sua organização verticilada conferissem o *design* hidrodinâmico dessas estruturas vegetativas, que se encontravam submersas na coluna d'água. Essas ramificações deveriam realizar a fotossíntese já que não portavam folhas. Os

elementos irregulares de formato papilar, nas margens dessas ramificações, caso fossem interpretados como estruturas anatômicas, relacionaram-se ao aumento de área de captação de luz solar, fator limitante para plantas que vivem submersas (Tonlinson, 1982) otimizando a produção fotossintética. Contudo estes elementos de formato papilar, devido à sua irregularidade (de proporção e intervalo de distribuição) podem ser interpretados como uma incrustação de origem biótica ou ainda mineral. Ambientes aquáticos são ocupados por algas ou outros organismos (como bactérias, por exemplo) que podem desenvolver-se sobre superfícies que funcionam como substrato, como é o caso dos eixos de plantas aquáticas. A presença de algas e de bactérias já foi amplamente reportada no paleoambiente deposicional do Membro Crato, na forma de filamentos algálicos ou ainda de esteiras de bactérias (Martill, 1993). Talvez esses organismos, enquanto a planta-substrato ainda estivesse viva, ou ainda logo após a sua morte, exercessem atividade decompositora dos tecidos aos quais os mesmos haviam se aderido. Isto explicaria a ausência de tecido ao redor do tubo vascular, que é lignificado e, portanto mais resistente à decomposição, o que conferiria o aspecto de filamento ao ápice dessas estruturas remanescentes. Contudo, a redução de tecidos vasculares num único feixe central é verificada em representantes de monocotiledôneas aquáticas atuais (Tonlinson, 1982), como consequência de redução extrema de estruturas vegetativas ao hábito aquático, facilitando a difusão de compostos elaborados. Dessa maneira, os filamentos apicais poderiam representar essa redução morfológica à vida submersa.

Caracteres reprodutivos. As estruturas interpretadas como reprodutivas em *I. ipaguassu* apresentam-se organizadas num longo pedúnculo, delgado e estriado, que distalmente porta uma dilatação fusiforme muito sugestiva, também estriada, que corresponderia à unidade reprodutiva (**Figura 6.18. A-B**). O fato de que essas estruturas foram encontradas num único espécime e que a qualidade preservacional não oferece detalhes morfológicos precisos, mas sim vagas feições, tais interpretações são cautelosamente sugeridas uma vez que corroboram a hipótese inicial do hábito aquático de *I. ipaguassu*.

Morfologia & Hábito. A ausência de folhas (a menos que os ramos estreitos e ramúsculos sejam interpretados como tal), o caráter flexível e maleável dos eixos (interpretados restritamente como ramificações caulinares áfilas), a morfologia cilíndrica e tubular dos ramos, o arranjo verticilado ou em pseudoverticilos (caso tenha havido encurtamento de entrenós) e as

possíveis estruturas reprodutivas, sugerem fortemente que *Iara ipaguassu* viveu submersa em ambientes aquáticos.

Atualmente, algumas famílias de angiospermas herbáceas de afinidades monocotiledôneas e dicotiledôneas estão totalmente adaptadas à vida em meios líquidos e é explícita a redução morfológica dessas plantas em relação ao hábito hidrofítico.

A atual ordem Alismatales Dumortier é considerada uma linhagem basal de Monocots que inclui 166 gêneros distribuídos em 14 famílias (Stevenson & Loconte, 1995; APG II, 2003), dentre as quais, as famílias Ruppiaceae, Cymodoceaceae, Potamogetonaceae e Zoosteraceae, consideradas derivadas dentro da ordem são discutidas a seguir. Tais famílias monocotiledôneas são constituídas por ervas aquáticas rizomatosas de distribuição geralmente cosmopolita e que compartilham das sinapomorfias do grupo Monocots como o crescimento geralmente simpodial, a venação paralela em geral, as regiões peciolar e laminar da folha não diferenciadas, a base embainhada, as flores trímeras, entre outras.

Conforme Tonlinson (1982), as famílias Ruppiaceae e Cymodoceaceae possuem representantes de folhas serrilhadas, de arranjo dístico, com conspícua veia média e base embainhada aberta, além dos entrenós bem desenvolvidos. As ervas da família Ruppiaceae, particularmente exibem crescimento monopodial, inflorescência terminal espigada e sem brácteas e ocupam ambientes aquáticos salinos (marinhos), mistos ou de água doce. As famílias Zosteraceae e Potamogetonaceae portam folhas com poro apical e de bainha fechada. A família Zoosteraceae, ervas frequentemente denominadas de “*sea grasses*” devido à sua restrita distribuição em ambientes marinhos, particularmente possui ramos opostos tipo folhas e eixos achatados de inflorescência em espádice (portando flores em espiga adaxialmente) além de uma espata (bráctea basal) que acolhe a espádice. A família Potamogetonaceae por sua vez, é representada por ervas aquáticas restritas a ambientes de água doce, com folhas espiraladas ou opostas e pseudo-peciouladas, flutuantes ou submersas (folhas heteromórficas), de veia média presente e também veias secundárias que se cruzam, além de uma inflorescência densamente espigada.

A espécie descrita, *Iara ipaguassu* compartilha similaridades morfológicas com as ervas aquáticas monocotiledôneas como a aparente organização rizomatosa do caule, o aspecto flexível, filamentosos e delgados das ramificações (caracteristicamente hidrofítico) e os entrenós bem desenvolvidos tipicamente presentes nos representantes da ordem Alismatales (Monocots).

Contudo, a evidente presença de crescimento secundário (o lenho desenvolvido) na estrutura caulinar de *I. ipaguassu* descarta a hipótese da mesma apresentar o hábito herbáceo.

Constituem outras similaridades morfológicas o arranjo verticilado ou em pseudoverticilos das ramificações e a não diferenciação explícita de ramos e folhas tipicamente presentes nas famílias Potamogetonaceae e Ruppiaceae, nas quais as folhas são cilíndricas lineares ou acintadas, confundindo-se em forma com as estruturas caulinares (por exemplo, os gêneros *Ruppia* e *Zannichellia*).

Outra possível similaridade diz respeito às estruturas interpretadas como reprodutivas na espécie *Iara ipaguassu*. Possíveis pedúnculos alongados, delgados e flexíveis com porção distal dilatada fusiforme constituiriam estruturas semelhantes às flores solitárias ou inflorescências espigadas (espádices) que emergem da coluna d'água e que são presentes em membros da família Potamogetonaceae, Ruppiaceae e Zoosteraceae. Na **Figura 6.19 (A-G)** é possível visualizar a aparência morfológica semelhante de *Iara ipaguassu* em relação ao gênero *Ruppia*, uma espécie atual de erva aquática alismataleana (Monocots).

A família angiospérmica dicotiledônea Podostemaceae Kunth (core Eudicot, Eurosoid I, Malpighiales), APG II, (2003) é representada por 48 gêneros que se dividem em três subfamílias e que se distribuem em sistemas fluviais preferencialmente tropicais, constituindo dessa maneira, outra linhagem altamente modificada devido ao hábito aquático. Seus representantes são ervas mais ou menos talóides, sem diferenciação explícita de caules e raízes, aderidas ao substrato por estruturas especializadas, com folhas (quando presentes) espiraladas, opostas, dísticas, de base ampla e com estípulas peciolares. As flores solitárias ou em grupos são envelopadas numa espatela. O fruto é do tamanho do ovário e se insere numa cúpula na porção distal de longos pedúnculos. *Iara ipaguassu* compartilha possivelmente da similaridade morfológica reprodutiva dos representantes da família de dicotiledôneas Podostemaceae, por portar semelhantemente pedúnculos alongados distalmente dilatados que podem ser interpretados como a estrutura reprodutiva em cúpula distal inserida num longo pedúnculo presente no gênero *Apinagia* (Podostemaceae), por exemplo.

Afinidades. Apesar de serem explícitas as similaridades morfológicas compartilhadas com as angiospermas adaptadas ao hidrofitismo, uma análise cautelosa desses caracteres deve ser feita já que a aparente semelhança pode constituir apenas convergência morfológica devido à

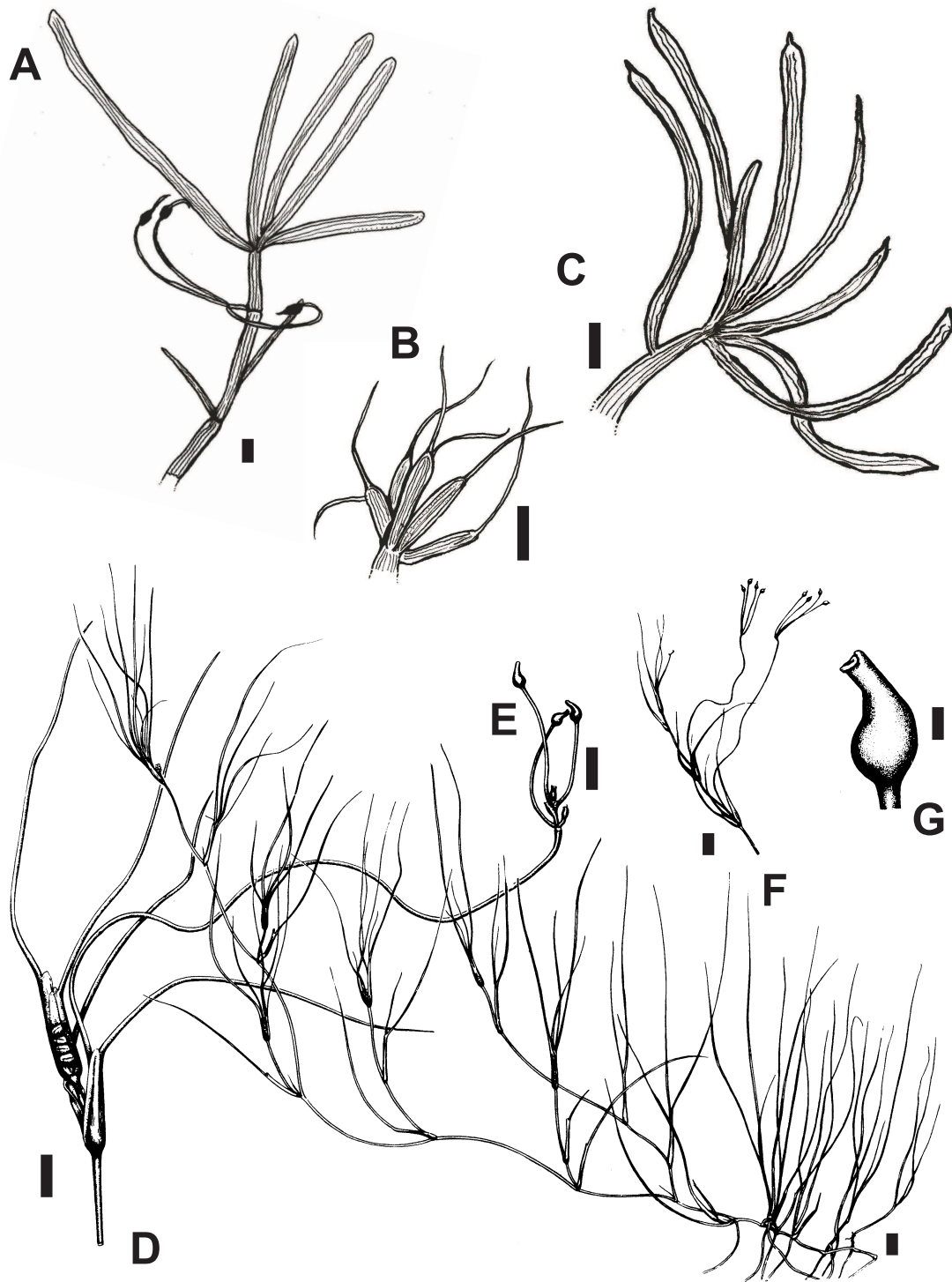


Figura 6.19. *Lara ipaguassu* gen. et sp. nov., de afinidades incertas, ocorrente na Paleoflora Crato e as atuais ervas aquáticas alismataleanas (Monocots). **A-C.** Possíveis reconstruções de ramos destacados de *Lara ipaguassu*. Morfologia das ramificações delgadas, cilíndricas a tubulares, caracteristicamente flexíveis, compondo uma sucessão de ramificações em verticilos ou pseudoverticilos. **D-G.** Morfologia de uma atual erva aquática alismataleana, no caso, o gênero *Ruppia* (pertencente à família Ruppiaceae, Alismatales, Monocots), com folhas ebainhadas acintadas (**D**), alongadas (**D** e **F**) e caracteristicamente flexíveis (**D** e **F**), organizadas num caule rizomatoso, com estruturas reprodutivas localizadas distalmente num longo pedúnculo, de função flutuadora (**E** e **G**). barras de escala = 10 mm, exceto em **G**, escala = 1 mm. Créditos: ilustrações de J.C.M. Fanton em **A-C** e reproduções de ilustrações de Tonlinson in Metcalf (1982) em **D-G**.

adaptação ao hábito aquático. As atuais angiospermas herbáceas aquáticas apropriadamente constituem um exemplo de paralelismo morfológico. As famílias de monocotiledôneas alismataleanas Potamogetonaceae e outras compartilham similaridades vegetativas e reprodutivas com a família dicotiledônea Podostemaceae, apesar de serem linhagens que evoluíram independentemente, apenas agrupadas pela angiospermia.

A articulação dos eixos, o aspecto sulcado (estriado) longitudinal paralelo da superfície dos ramos (que podem ser interpretados como folhas cilíndricas e tubulares) pode remeter *I. ipaguassu* a possuir afinidades monocotiledôneas, já que os representantes de Monocots tipicamente portam regiões nodais e internodais bem desenvolvidas e apresentam venação paralela típica da lâmina foliar, bem como a não diferenciação de um pecíolo e lâmina na folha, diferentemente das dicotiledôneas. Sugerir afinidades alismataleanas à *Iara ipaguassu* significaria sugerir hábito herbáceo à mesma (o que não confere, devido ao lenho evidentemente preservado no caule de *I. ipaguassu*) e dessa forma identificar estruturas monocotiledôneas típicas tais como a bainha (as folhas das Alismatales possuem bainhas mais ou menos explícitas, fechadas ou abertas) e a presença de flores e/ ou frutos tipicamente monocotiledôneos (arranjo trímero de peças florais). Contudo esses caracteres não se apresentam, pelo menos conspicuamente, preservados nos espécimes fósseis analisados de *Iara ipaguassu*. Não foi observado indício algum de bainha, aberta ou fechada, na base das ramificações (caso essas sejam interpretadas como folhas tubulares) e apenas a estrutura pedunculada alongada, interpretada como reprodutiva, foi observada em um dos espécimes.

Atribuir à *Iara ipaguassu* afinidades incertas constitui medida cautelosa e provisória, até que outros espécimes mais completos e que exibam detalhes anatômicos preservados sejam descobertos e analisados. Apesar da aparência morfológica vegetativa e reprodutiva sugerir afinidades angiospérmicas alismataleanas (Monocots), a presença do lenho (hábito não herbáceo) e a ausência de bainha ou estruturas reprodutivas típicas (peças florais trímeras) podem excluir essa hipótese. A organização geral gnetaleana (Eixo central lenhoso, estriado, articulado com ramificações verticiladas) até certo ponto efedróide, pode remeter *Iara ipaguassu* a ter afinidades gimnospérmicas, com posição incerta dentro da ordem Gnetales.

Contudo, para a ordem Gnetales (com seus representantes fósseis e remanescentes) ou mesmo para qualquer outro grupo de gimnospermas, o hábito aquático nunca fora reportado. Considerando que as gimnospermas (principalmente as Gnetales) alcançaram níveis extremos de

diversidade (na Paleoflora Crato foram reportados 66 distintos taxa de gnetaleanas, a partir do registro polínico, ver no Cap. 5, **Tabela 5.1**) e de ocupação de nichos durante o Eocretáceo (como as angiospermas atualmente o fazem), é possível sugerir a exploração desse tipo de hábito por uma gimnosperma gnetaleana.

Capítulo 7. DISCUSSÃO

7.1. *Cratopteris fertilis* (Caytoniaceae, Caytoniales)

A nova espécie descrita *Cratopteris fertilis* trata-se do primeiro registro macroflorístico formalmente descrito de uma pteridosperma mesozóica na Paleoflora Crato e também da primeira descrição formal de um macrofóssil caytonialeano na porção gondwânica brasileira.

A partir do registro palinológico é possível sugerir que plantas da extinta família Caytoniaceae foram amplamente distribuídas no território brasileiro em tempos cretácicos e que foram representadas por algumas poucas espécies. Conforme Regali *et al.* (1974), Lima (1978), Lima & Campos (1980), Chateauneuf *et al.* (1981), Regali & Gonzaga (1985), Lima & Coelho (1987) e Regali (1987) o gênero *Vitreisporites* (= *Caytonipollenites*) representado pelas espécies: *V. itunensis*, *V. microsaccus*, *V. pallidus* e *V. pustulosus* comumente ocorre nos sedimentos do Cretáceo Inferior a Superior (até o Maastrichtiano) nas bacias brasileiras da região sudeste (tais como a de Santos, Campos, Espírito Santo, São Francisco), da região nordeste (como as bacias de Almada, Tucano-Recôncavo-Jatobá, Sergipe-Alagoas, Potiguar, Rio do Peixe, Araripe, Barreirinhas e Parnaíba) e da região norte (bacia de Marajó). Os gêneros *Alisporites* e *Cycadopites* podem também ocorrer nas bacias citadas, no mesmo intervalo de tempo.

Macrofósseis de pteridospermas no Brasil constituem registros pontuais e restritos a certos grupos, tais como as Glossopteridales, ocorrentes durante o Permiano na Bacia do Paraná (por exemplo, Bernardes-de-Oliveira, 1977; Guerra-Sommer & Cazzulo-Klepzig, 2002). Durante o Mesozóico, o único até então descrito é o da ordem Corystospermales (família Corystospermaceae) também para a mesma bacia, no estado do Rio Grande do Sul, durante o Mesotriássico (Anisiano/ Ladiniano). Este último grupo é representado principalmente pelas abundantes e diversas frondes bifurcadas mono, bi ou tripinadas do gênero *Dicroidium* (cerca de 13 espécies), caracterizando a Flora homônima, além da ocorrência do órgão polínico do gênero *Pteruchus*, relacionado às plantas produtoras de frondes tipo *Dicroidium* (por exemplo, Guerra-Sommer *et al.* 2002).

Diferentemente das pteridospermas carboníferas, as pteridospermas mesozóicas nunca foram tratadas como um agrupamento natural, mas sim, historicamente separadas em ordens (Taylor & Taylor, 1993) ou famílias (Stewart & Rothwell, 1993). Os três maiores grupos

(Caytoniales, Corystospermales e Peltaspermales) foram estabelecidos no século passado (Thomas, 1925, 1933; Harris, 1937) com base em partes vegetativas e reprodutivas destacadas, representando morfogêneros. Tais morfogêneros já foram diferentemente interpretados como angiospermas, pré-angiospermas e gimnospermas (Taylor *et al.* 2006). Apesar de serem tratados sistematicamente como um grupo único, apenas o compartilhamento da idade mesozóica e a presença de megasporófilos portadores de óvulos unem tradicionalmente essas linhagens, sendo que nem sempre essas características são completamente aplicáveis (Taylor *et al.* 2006). O conceito de “pteridospermas” foi originalmente estabelecido para plantas paleozóicas que apresentavam folhagem tipo feto e óvulos/ sementes produzidas por folhas modificadas ou cúpulas, tais como as Lyginopteridales, pertencentes ao clado Pteridospermae (Oliver & Scott, 1904). O conceito foi expandido por Gould & Delevoryas (1977), incluindo as Glossopteridales permianas. Entre as pteridospermas mesozóicas, apenas Corystospermales combinam as características originais. As Caytoniales têm óvulos entre cúpulas tipo-folha modificadas, mas portam folhagem palmadamente composta, de margens inteiras e venação reticulada, nada semelhante a uma folha de feto (Taylor *et al.* 2006).

A ordem Caytoniales foi inicialmente descrita por H.H. Thomas (1925) a partir de compressões vegetais com cutículas bem preservadas ocorrentes nas rochas jurássicas da Baía de *Cayton* (em Yorkshire, Inglaterra). Devido à comum co-ocorrência, o autor incluiu partes destacadas de folhas *Sagenopteris* Presl., cúpulas *Caytonia* Thomas e órgãos polínicos *Caytonanthus* Harris (originalmente *Antholithus*) nessa nova ordem. Baseado nessa co-ocorrência e na presença de grãos de pólen de *Caytonanthus* na fenda estigmática tipo lábio de *Caytonia*, Thomas considerou tais órgãos como partes de uma mesma planta. Baseado na organização das cúpulas ovuladas e na reticulação das folhas o autor atribuiu ainda afinidades pré-angiospérmicas à nova ordem erigida.

O espécime analisado na presente dissertação, representante da nova espécie descrita *Cratopteris fertilis* contém um fato inusitado para fósseis caytonialeanos reportados na literatura paleobotânica. Folhas tipo *Sagenopteris* conectadas organicamente aos órgãos cupulados e polínicos nunca haviam sido reportadas, fato este que confirma a interpretação inicial de Thomas (1925) de que esse tipo de folhagem representaria a parte vegetativa de uma planta caytonialeana. Contudo, os órgãos cupulados e polínicos não compartilham amplamente das similaridades morfológicas de *Caytonia* e *Caytonanthus*, como é classicamente reportado na literatura a partir

da descrição de Thomas (1925). Taylor *et al.* (2006) já haviam atentado para este fato justificando que enquanto folhas tipo *Sagenopteris* exibem ampla variedade morfológica e ocorrem relativamente em inúmeras localidades, os órgãos reprodutivos são muito raros, sendo provável que aquele morfotáxon possa ter feito parte de mais de um tipo de planta caytonialeana.

Adicionalmente, conforme Harris (1972) e Retallack & Dilcher (1988) há evidências de que as plantas tipo *Caytonia* que habitavam o nordeste da Inglaterra (na Baía *Cayton*), durante o Mesojurássico, comporiam junto a coniferaleanas e cycadáceas o dossel dessas florestas que se estendiam nas planícies costeiras, sob clima sazonalmente seco a úmido. É possível que semelhantemente ao sugerido para a planta caytonialeana produtora dos órgãos vegetativos e reprodutivos *Sagenopteris*, *Caytonia* e *Caytonanthus*, *Cratopteris fertilis* atingia portes arbustivo a arbóreo, constituindo junto à outras gimnospermas o dossel das florestas (Retallack & Dilcher, 1988) ao redor do corpo lacustre que permitiu a deposição do Membro Crato.

É relevante adicionar que a forma, a margem, o ápice, o número e a disposição dos folíolos, bem como a largura da veia média principal são caracteres variáveis dentro do morfogênero *Sagenopteris* (Rees, 1993). Tais variações foram interpretadas por Rees (1993) como uma amplitude morfológica e não variação específica, possivelmente devido à ocupação de habitats diferenciados. Um exemplo seriam as folhas menos dissecadas e portadoras de margens inteiras que estariam relacionadas a habitats de exposição à luz solar moderada a baixa, diferentemente de habitats com exposição total para morfótipos lobados (“*sun leaves*”). Dessa forma, a folhagem com margens inteiras presentes em *Cratopteris fertilis* (ver **Figura 6.5**) pode indicar que a mesma habitava áreas de exposição solar moderada, como por exemplo, o dossel da comunidade vegetal, do qual *C. fertilis* possivelmente fazia parte. As coníferas (tais como as Araucariaceae e Cupressaceae) e cycas, que atingiam portes arbóreos mais avantajados, compunham os andares mais superiores desse dossel, proporcionando áreas de sombreamento nas quais os arbustos ou árvores de porte inferior habitavam.

Cratopteris fertilis foi uma caytonialeana que portava órgãos ovulados (cupulados) e órgãos polínicos (sinangiadados) produzidos pela mesma planta, num mesmo ramo ou galho. Tais órgãos, de proporções muito inferiores em relação aos órgãos comparados, descritos na literatura, (**Tabela 6.1 e Figura 6.5; Figura 6.6**) podem indicar que essas estruturas reprodutivas não haviam atingido estágio avançado de maturação sexual. O fato de estruturas cupuladas e sinangiadadas apresentarem-se unidas a um mesmo ramo ou galho portador de folhagem

tipicamente caytonialeana é inusitado na literatura paleobotânica para o grupo, já que classicamente só haviam sido reportados e descritos apenas morfogêneros atribuídos à partes vegetativas e reprodutivas destacadas/ isoladas.

7.2. *Araripephedra papiliofoliata* (Ephedraceae, Gnetales)

A nova espécie erigida, *Araripephedra papiliofoliata* representa a primeira descrição formal macroflorística de uma gnetaleana afim da família Ephedraceae na Paleoflora Crato e também a primeira descrição macroflorística formal de um representante extinto de Ephedraceae em toda a porção gondwânica brasileira.

Macrofósseis gnetaleanos são raros e freqüentemente muito distintos das formas viventes (Krassilov, 1986; Crane & Upchurch, 1987; Crane, 1988, 1996; Cornet, 1996; Krassilov *et al.* 1998), mas o registro polínico é extremamente comum e muito diverso, inclusive em bacias meso-cenozóicas brasileiras (Brenner, 1968; Herngreen & Chlonova, 1981; Regali *et al.* 1974; Lima, 1978; Osborn *et al.* 1993, entre outros), assim como o próprio registro paleopalinológico do Membro Crato, na Bacia do Araripe (ver Cap. 5, **Tabela 5.1**).

A atual ordem Gnetales atualmente consiste de três famílias monogenéricas bem diferenciadas. Embora sejam distintamente bizarras em hábito e habitat, os gêneros *Ephedra* L., *Welwitschia* J.D.Hooker e *Gnetum* L. são agrupados monofileticamente por uma série de características vegetativas e reprodutivas (Crane, 1985; Price, 1996).

O grupo é de particular interesse na evolução vegetal e nas relações entre as plantas espermatófitas (Doyle & Donoghue, 1986a,b; Donoghue, 1994; Doyle, 1996) por compartilhar ao mesmo tempo características gimnospérmicas (como sementes não enclausuradas num ovário, nuas) e características “angiospérmicas” (estruturas reprodutivas organizadas como em “flores”, dupla fertilização e a presença de vasos no xilema secundário). Constituem possíveis sinapomorfias do agrupamento que une as famílias Ephedraceae Dumortier, Welwitschiaceae Markgraf *in* Engler & Prantl e Gnetaceae Lindley, as estruturas reprodutivas “tipo-flores” organizadas em estróbilos compostos, a presença de brácteas envolvendo os óvulos e os microesporângios bem como uma longa projeção micropilar do integumento que produz gotas de fluído espesso nas quais o grão de pólen se adere durante a polinização (Price, 1996). Outros caracteres definem o grupo das Gnetales, tais como filotaxia oposta e decussada de folhas,

brácteas e bractéolos, múltiplas gemas axilares bem como um único óvulo terminal com o integumento mais externo formado a partir de um par de bractéolos opostos. A presença de anastomoses na venação foliar é um caráter típico das famílias Welwitschiaceae e Gnetaceae (Crane, 1985, 1988).

As relações filogenéticas entre as Gnetales e as outras linhagens gimnospérmicas ou mesmo com a linhagem angiospérmica, continuam sendo consideradas conflituosas: originalmente, análises filogenéticas baseadas na morfologia sugeriram o monofiletismo de Gnetales e em adição, indicaram que junto às Benettitales, Pentoxylales e angiospermas comporia um clado altamente derivado de plantas espermatófitas denominado de “*Anthophytas*” (Doyle & Donoghue, 1986a,b). Visões pré-cladísticas formulando hipóteses da proximidade de Gnetales e das angiospermas já haviam sido lançadas no começo do século passado, por Arben & Parkin (1908).

Alguns autores questionaram o monofiletismo do grupo (Eames, 1952; Nixon *et al.* 1994) enquanto modernas filogenias moleculares suportaram fortemente a condição monofilética, inclusive dando suporte à posição basal da família Ephedraceae como grupo-irmão do clado “Gnetaceae-Welwitschiaceae” (Bowe *et al.* 2000; Magallón & Sanderson, 2002; Rydin *et al.* 2002). Contudo recentes propostas moleculares adicionaram um elemento um tanto quanto surpreendente às afinidades do grupo: as Gnetales estariam agrupadas dentre as Coniferales, como grupo-irmão da atual família Pinaceae (Bowe *et al.* 2000; Chaw *et al.* 2000) constituindo junto à última, o clado denominado de “*Gnepines*” (Hajibabaei *et al.* 2006) em detrimento da hipótese antófito (Donoghue & Doyle, 2000). Estudos morfológicos pré-cladísticos já haviam sugerido a proximidade de Gnetales e coníferas (Bailey, 1953; Carlquist, 1996).

Enquanto torna-se evidente que esse pequeno grupo atual de gimnospermas representa atualmente três linhagens muito especializadas devido às suas particularidades ecológicas, em geral pouco tem sido compreendido a respeito de sua história evolutiva e de sua evolução morfológica ao longo do tempo e espaço geológicos (Osborn *et al.* 1993; Crane, 1996) e pouco é sabido sobre a origem, diversificação e evolução das três famílias. Arber & Parkin (1908) já haviam interpretado a marcante diferenciação morfológica entre as atuais linhagens gnetaleanas como um consistente indicador de uma longa história evolutiva, e mesmo na ausência de comprovados fósseis gnetaleanos naquela época, os autores sugeriram que os atuais representantes do grupo constituíam meros remanescentes de uma grandiosidade pretérita.

O atual gênero *Ephedra* L. consiste em cerca de 50 espécies inseridas na família monogenérica Ephedraceae Dumortier (Price, 1996). O gênero pode ser agrupado dentro de três seções baseadas em caracteres morfológicos tais como brácteas localizadas nos órgãos femininos que portam sementes. Tais seções foram denominadas *Alatae* Stapf, *Asarca* Stapf e *Pseudobaccatae* Stapf (Stapf, 1889, citado em Price, 1996). Contudo, estes agrupamentos não são suportados quando caracteres polínicos e de lenho são incluídos (Price, 1996; Ickert-Bond *et al.* 2003).

Ephedra L. é amplamente distribuído em regiões áridas a semi-áridas, nas zonas temperadas norte (América do Norte e Eurásia) bem como em algumas áreas limitadas na América do Sul (Kubitzki, 1990).

A nova espécie *Araripephedra papiliofoliata* confirma a presença no Gondwana de linhagens consideradas derivadas (“*crown group*” de Gnetales) como a própria família Ephedraceae, já durante o Eocretáceo, corroborando a sugestão de que a diversidade pretérita das gnetaleanas fora muito maior do que a sua atual condição relictual e confirmando também que o grupo tem uma longa história evolutiva (Arber & Parkin, 1908). Outros recentes achados microfósseis de estratos do Cretáceo Inferior, provenientes da Ásia (por exemplo, Wu *et al.* 1986, Guo & Wu, 2000, Yang *et al.* 2005), Austrália (por exemplo, Krassilov *et al.* 1998), Europa (por exemplo, Rydin *et al.* 2006b) e das Américas (por exemplo, Crane & Upchurch, 1987; Rydin *et al.* 2006b), com detalhes morfológicos preservados, demonstram que as gnetaleanas já eram muito diversas e amplamente distribuídas naquele tempo.

7.3. *Iara ipaguassu* (*Incertae sedis*/ ? Gnetales/ ? Angiospermae)

A nova espécie erigida *Iara ipaguassu*, de afinidades incertas (possivelmente uma gimnosperma gnetaleana ou ainda uma angiosperma monocotiledônea alismataleana) exhibe características morfológicas que sugerem fortemente a adaptação ao hábito aquático. Essa planta aquática deveria viver submersa nos corpos d’água proporcionados pelo amplo sistema lacustre do Membro Crato.

A água doce proveniente de um extenso delta alcançava o lago que continha alta concentração salina e baixa concentração de oxigênio, permitindo o influxo desse gás e a diminuição da salinidade. Essas condições permitiriam a sobrevivência de uma comunidade

superficial e marginal de organismos aquáticos, delimitada pela halóclina. As condições físico-químicas ideais para a sobrevivência eram supridas pela sazonalidade climática (ciclos de elevada precipitação e umidade), ao passo que durante a estiagem, as condições anóxicas e de salinidade eram incrementadas, conforme modelo de lago estratificado proposto por Silva (1986), Martill (1993) e corroborado por Neumann *et al.* (2003).

A espécie *Iara ipaguassu* sobrevivia nessa comunidade lacustre marginal e superficial sustentada pelo aporte de água doce do extenso delta, junto a outros vegetais aquáticos (como possíveis angiospermas) e também vertebrados (p. ex., o peixe Gonorrhynchiforme *Dastilbe* sp.) e/ ou invertebrados. Uma comunidade influenciada pela variação do nível do lago poderia ter vivido também às margens desse sistema, com o substrato periodicamente encharcado.

Com o término da fase de precipitações e umidade, o volume de água doce aportada diminuía, e conseqüentemente a halóclina deslocava-se, incrementando a quantidade de sais dissolvidos e diminuindo a quantidade de oxigênio disponível.

Eventos de mortandade em massa passam a caracterizar esse intervalo temporal na evolução do ambiente lacustre. Organismos aquáticos tais como peixes não mais sobreviviam às novas condições desse microambiente. Grande quantidade de formas juvenis do peixe *Dastilbe* sp. é encontrada preservada nessas camadas inferiores do Membro Crato (Martill, 1993; Davis & Martill, 1999).

As plantas aquáticas não adaptadas ao incremento salino (não portadoras de estruturas tais como glândulas de sal, para sobreviverem em condições hipersalinas) definhavam e seus eixos poderiam servir de substrato aos microrganismos que neles se adeririam (como por exemplo, algas calcárias). Poderiam além de utilizá-los como substrato, exercer atividade decompositora, como é o caso de bactérias, organismos que possivelmente proliferavam-se perante as novas condições físico-químicas e devido à ausência de predadores naturais, como invertebrados.

Todos os espécimes de *I. ipaguassu* analisados, exceto um (com a laje de proporção muito reduzida, incompleta e fraturada) apresentam preservados no mesmo plano e associados aos eixos, juvenis do peixe Gonorrhynchiforme *Dastilbe* sp. (ver Cap. 6, **Figura 6.16; Figura 6.17. A; Figura 6.18.A-D e H, marcados por * asterisco**) confirmando a co-ocorrência dessa planta aquática com os peixes desse gênero, possivelmente durante este contexto temporal de mortandade em massa devido à brusca mudança das condições físico-químicas.

Todos os espécimes descritos portam também característicos e abundantes elementos de formato irregular papilar, localizados nas margens da superfície dos eixos, interpretados como estruturas irregulares (ver Cap. 6, **Figura 6.17. C-E; Figura 6.18. D**) que recobririam o caule e as ramificações de *I. ipaguassu*.

Possivelmente os organismos que se proliferavam nas novas condições físico-químicas poderiam utilizar-se dos eixos da planta como substrato, conferindo o aspecto superficial incrustado aos fitofósseis e adicionalmente poderiam ou não exercer atividade decompositora nos tecidos mais superficiais dos eixos (ao redor do tubo vascular, que é lignificado e, portanto, mais resistente à decomposição).

É possível ainda que essas feições fossem formadas a partir de incrustações de origem mineral. Na literatura paleontológica do Membro Crato, Davis & Martill (1999) já haviam reportado a ocorrência de raros espécimes do peixe Goniorhynchiforme *Dastilbe* sp. revestidos por um halo irregular de pyroluzita dendrítica (origem mineral), conferindo o mesmo aspecto irregular papilar ou dendrítico ao material. Devido à co-ocorrência daqueles organismos, e ao fato de que possivelmente compartilhariam o hábito aquático, é possível que os mesmos tenham sido preservados em condições similares.

A espécie *Klitzschophyllites flabellatus*, uma peculiar angiosperma monocotiledônea ocorrente na Paleoflora Crato, descrita por Mohr *et al.* (2006a) portava estruturas esféricas na borda da lâmina flabelada de suas folhas, junto à margem serrada, que foram interpretadas como possíveis glândulas de sal. Dessa maneira, essa espécie habitaria as margens do sistema lacustre, em substrato periodicamente encharcado, com possíveis mudanças bruscas na salinidade, permitindo a essa espécie sobreviver em situações de hipersalinidade, diferentemente de *Iara ipaguassu*, que aparentemente não portava glândulas de sal.

7.4. Estimativas de Diversidade taxonômica da Paleoflora Crato

Os dados reunidos de Regali *et al.* (1974), Lima (1978), Pons *et al.* (1990, 1996), Dino (1994), Coimbra *et al.* (2002) e Neumann *et al.* (2003) permitiram a confecção da **Tabela 5.1** (ver Cap. 5), que contém as ocorrências palinológicas do Membro Crato. A partir dessa lista microflorística sistematicamente organizada, estimativas de diversidade taxonômica puderam ser feitas, listando-se os principais grupos vegetais que compunham aquela flora e suas

representatividades, em termos de diversidade taxonômica total. Essa estimativa microflorística foi comparada com a estimativa macroflorística disponibilizada por Mohr & Friis (2000). As implicações de tais estimativas são discutidas a seguir.

A partir dessa lista palinológica (**Tabela 5.1**, Cap. 5) estimou-se a diversidade taxonômica total da Paleoflora Crato. A quantidade se aproxima de “*n*” = 210, considerando-se exclusivamente os palinomorfos oriundos das embriófitas e pressupondo-se que cada *taxon* de esporo/ pólen corresponde necessariamente a uma distinta espécie biológica. Em adição, o número total de espécies da flora corresponde ao registro integral do Membro Crato, desconsiderando-se as distintas assembléias paleoflorísticas que ocorreram na sucessão vertical desta entidade litoestratigráfica. Dessa maneira, o total de espécies não foi necessariamente contemporâneo e tampouco ubíquo ao longo de toda a seqüência, que foi depositada durante alguns milhões de anos. Além do fato de que alguns dos *taxa* listados possam constituir espécies artificiais, e que o número real de espécies naturais talvez seja inferior ao total estimado.

Do “*n*” total de diversidade de embriófitas, a grande maioria (48%) foram espermatófitas gimnospérmicas, expressivamente representadas pelas gnetaleanas, que perfizeram a proporção de 64% deste agrupamento, seguidas pelas coniferaleanas. As espermatófitas angiospérmicas constituíram 17% da diversidade total e as embriófitas não-espermatófitas, 35%; sendo que as pteridófitas filicaleanas perfizeram 81% do total de espécies desse último agrupamento.

Comparando-se as porcentagens obtidas na presente estimativa microflorística com a estimativa taxonômica macroflorística de Mohr & Friis (2000) é possível observar que a expressividade taxonômica dos grupos vegetais é relativamente semelhante. As autoras estimaram um “*n*” total de 70-80 espécies, das quais aproximadamente 20-30 (Mohr *et al.* 2006b) seriam prováveis espermatófitas angiospérmicas, conferindo uma proporção relativamente alta para as plantas com flores (25% da diversidade taxonômica total). A estimativa microflorística aqui apresentada é um pouco inferior, com as angiospermas perfazendo 17% da diversidade total. Os 75% restantes da diversidade macroflorística de Mohr & Friis (2000) distribuiriam-se predominantemente entre as gimnospermas coniferaleanas, gnetaleanas e as pteridófitas filicaleanas, valor comparável aos 83% da presente estimativa de diversidade microflorística, resultante da soma das espermatófitas gimnospérmicas (48%, com predomínio de gnetaleanas e coniferaleanas) mais as não-espermatófitas (35%, com predomínio de filicaleanas).

Adicionalmente, Moura *et al.* (2006) apresentaram uma análise percentual da diversidade taxonômica da Paleoflora Crato, estimando um índice de diversidade total igual a 281 espécies, com parciais de 42,7% para as gimnospermas, 36,3% de pteridófitas, 18,9% de angiospermas e 2,1% para briófitas.

Apesar dessas estimativas (micro e macroflorísticas) expressarem matematicamente a diversidade taxonômica total, é preciso cautela na análise de suas implicações, já que esses métodos aparentemente simples, carregam limitações de amostragem selecionada.

Por exemplo, a estimativa de Mohr & Friis (2000) apesar de conter um “*n*” amostral relativamente grande ($n = 800$ espécimes depositados, mais algumas centenas de fotografias) a origem dos mesmos não é levada em conta. Os espécimes fósseis do Araripe são descobertos e prospectados por mineiros da população local do Vale do Cariri, que trabalham na exploração dos lajeiros (Martill, 1993; *observação pessoal*). Os restos fósseis de vertebrados assim como de invertebrados (insetos) são as formas mais visadas pelos mineiros (e por consequência pelos intermediadores) já que se aproximam mais dos representantes faunísticos atuais e por representarem as “espécies-bandeira” da Chapada do Araripe que são mundialmente famosas (por exemplo, ossos de pterossauros).

Freqüentemente os espécimes vegetais preservados tendem a ser morfologicamente muito distintos das formas viventes. Por este motivo os fitofósseis acabam sendo menos coletados ou ainda abandonados pelos mineiros. Em consequência, exemplares importantes para o entendimento da diversidade total da Paleoflora Crato podem ser ainda desconhecidos da ciência. Dessa maneira os espécimes depositados nas coleções européias podem representar uma amostragem enviesada que não reflete necessariamente o universo amostral taxonômico total da Paleoflora Crato.

Outro problema diz respeito à origem estratigráfica dos espécimes. É sabido que tanto o Membro Crato quanto o Membro Romualdo são fossilíferos (inclusive para o caso de vegetais fósseis) e que a informação do exato posicionamento estratigráfico não é colhida pelos mineiros durante a prospecção.

A estimativa de diversidade taxonômica a partir de dados microflorísticos pode também apresentar limitações embora haja vantagem no que diz respeito ao controle do posicionamento estratigráfico.

7.5. Contexto paleoflorístico global & Distribuição fitogeoprovincial

Nas últimas décadas, a compilação e análise de dados palinológicos oriundos de estratos do Cretáceo Inferior permitiram contextualizar a distribuição paleoflorística global. Durante o final do Mesozóico, apesar do clima global, em grande escala, ter sido homogêneo, a distribuição dos grupos vegetais não foi uniforme. Vários tipos de vegetação, controlados por diferentes condições climáticas e edáficas, foram distribuídos por amplas regiões do globo (Vakhrameev, 1991).

O movimento das placas e a expansão do planeta provocaram mudanças latitudinais nos continentes, influenciando assim as mudanças climáticas dessas áreas. O planeta evoluiu rapidamente a partir de altas taxas de expansão desde o meio do período Cretáceo (Termier & Termier, 1969). A evolução acelerada levou às altas taxas de rifteamento e deriva dos continentes, à ampla distribuição de intensa atividade vulcânica e ao aumento considerável do nível dos oceanos (Le Pinchon & Huchon, 1984). A deriva continental acelerada modificou constantemente a configuração paleogeográfica global, que por sua vez governou significativamente a distribuição dos oceanos, a circulação atmosférica e as condições climáticas gerais (Barron & Washington, 1982a,b, 1984). A influência substancial da paleogeografia sobre o paleoclima provavelmente incitou a evolução biótica durante o Cretáceo (Srivastava, 1994).

Uma fitogeoprovíncia pode ser definida como uma porção de terra isolada associada à sua flora característica. O *drift* continental associado ao contexto climático produzido, providenciou um amplo e dinâmico quadro da migração e da distribuição das floras desde o Siluriano até o presente (Srivastava, 1994).

A evolução das fitogeoprovíncias do Cretáceo foi proposta por Srivastava (1978, 1994) baseada nas assembléias palinológicas terrestres globalmente distribuídas. Esse autor embasou a distribuição das fitogeoprovíncias a partir da discussão paleogeográfica e paleoclimática, considerando o conceito de isolamento das massas de terra por oceanos, constituindo barreiras à dispersão das plantas terrestres.

Deteremos-nos na configuração das fitogeoprovíncias delimitadas durante o Eocretáceo, nomeadas respectivamente conforme o intervalo de tempo: as **Fitogeoprovíncias “neocomianas”** (do início do Cretáceo), correspondente aos andares Berriasiano até Hauteriviano e as **Fitogeoprovíncias barremiana-albianas** (do Cretáceo “médio”), conforme

Srivastava (1994). Na **Figura 7** é possível visualizar a distribuição paleogeoprovincial dessas floras.

Fitogeoprovíncias neocomianas (~144-127 Ma). As assembléias globais do Berriasiano até o Hauteriviano herdaram do período Jurássico o predomínio florístico gimnospérmico, sendo os palinomorfos mais amplamente distribuídos *Alisporites*, *Araucariacites*, *Callialasporites*, *Classopolis* (*Corollina*), *Cycadopites*, *Equisetosporites* (*Ephedripites*), *Eucommiidites* e *Exesipollenites*. Alguns esporos de briófitas e pteridófitas que aparecem no Jurássico permanecem e se tornam muito comuns no registro do Neocomiano, tais como *Concavissimisporites*, *Contignisporites*, *Coronatispora*, *Impardecispora*, *Krauselisporites*, *Sestrosporites*, *Staplinisporites* e *Trilobosporites*. O gênero *Cicatricosisporites* surge no Berriasiano e se torna muito abundante, bem como outros gêneros que proliferam durante o Neocomiano, como por exemplo, *Aequitriradites*, *Appendicisporites*, *Arcellites*, *Cooksonites*, *Coptospora*, *Crybelosporites*, *Foraminisporis*, *Schizaeosporites*, *Schizozporis* e *Taurocusporites* (Doyle, 1983; Traverse, 1988; Srivastava, 1994). Foram descritas também díades do grão de pólen gimnospérmico *Dicheiropollis* (Trevisan, 1972), que é muito similar ao grão de pólen *Classopolis*, salvo sua organização em díades.

Registros posteriores indicaram que as plantas produtoras de *Dicheiropollis* ocupavam uma área equatorial limitada pelo norte Africano e nordeste Sul-americano, junto ao sul Europeu (Jardiné *et al.* 1974). Esta área equatorial designada de Fitogeoprovíncia *Dicheiropollis* (Srivastava, 1978) passou a incluir também a porção sul da América do Norte, aonde foram observados tais palinomorfos.

A partir de então, três fitogeoprovíncias discretas podem ser reconhecidas: A **Província boreal** *Cerebropollenites*, a **Província equatorial** *Dicheiropollis* e a **Província austral** *Microcachyridites* (**Figura 7**).

As Províncias Boreal e Austral ocuparam latitudes mais elevadas (subtropicais a temperadas) com um clima relativamente mais ameno (menos quente) e sazonalmente mais úmido do que a Província Equatorial árida. As mesmas províncias ocuparam latitudes mais ou menos similares aos cinturões: polar sazonalmente-úmido e equatorial árido propostos por Hallam (1985), para o Jurássico Superior.

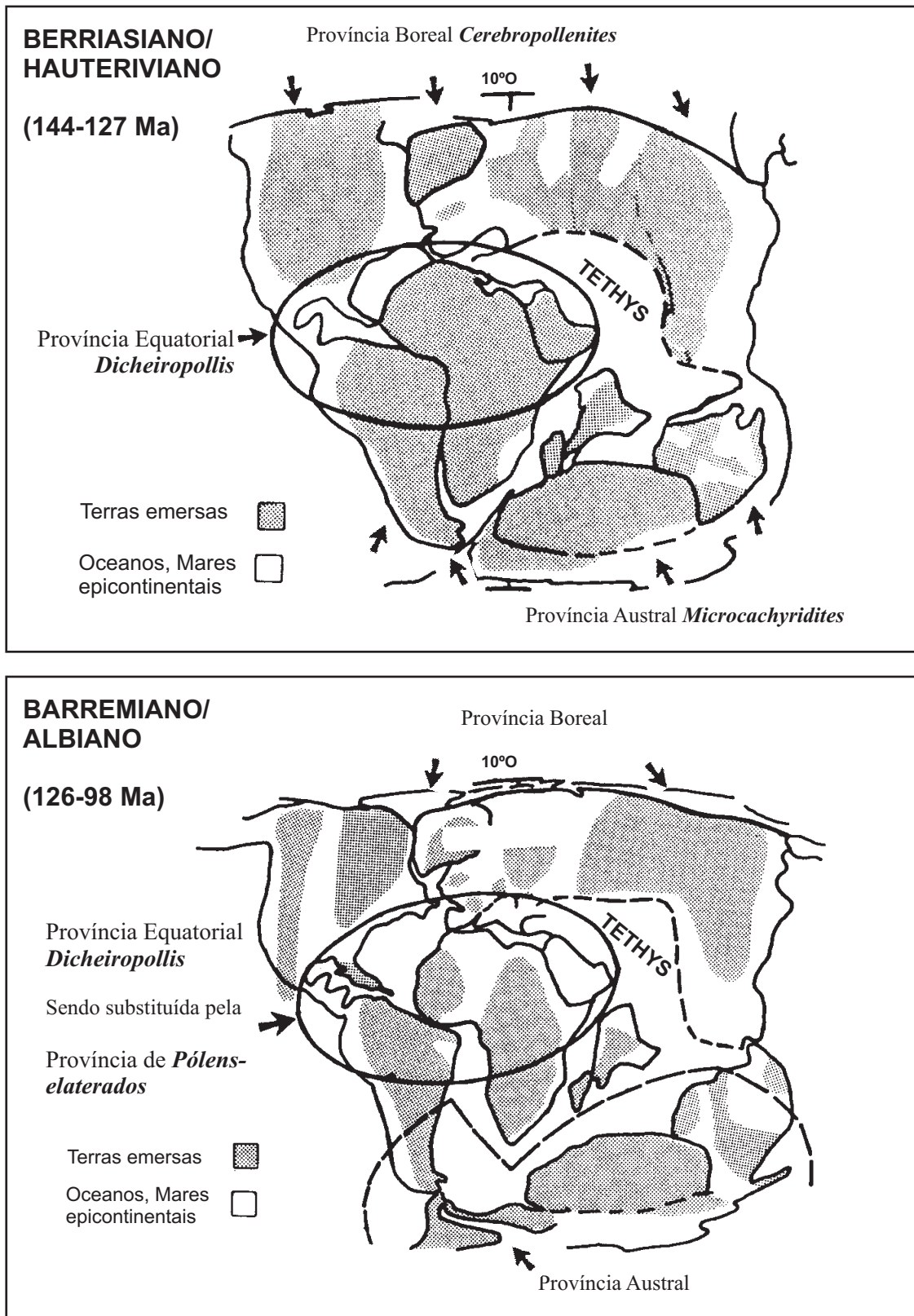


Figura 7. A evolução da distribuição fitogeoprovincial durante o Eocretáceo: a configuração global paleoflorística. Modificado de Srivastava (1994) e Hengreen & Chlonova (1981).

O provincialismo palinológico do Cretáceo já percorrido aqui com a proposta anterior de Herengreen & Chlonova (1981). A Província equatorial *Dicheiropollis* corresponde em distribuição paleogeográfica e em diversidade palinológica à **Província microflorística WASA** (*West African and South American*, Pré-Albiana) de Herengreen & Chlonova (1981), da mesma maneira em que as províncias Boreal e Austral correspondem às províncias palinológicas Boreal e Gondwana, respectivamente.

Durante o Neocomiano, o Mar de *Tethys* mais o Oceano Pacífico Central haviam formado um braço oceânico sobre o cinturão tropical (**Figura 7**). Conforme Bowen (1961) a influência do Oceano Ártico (com águas relativamente frias) caracterizou climas subtropicais e um pouco mais frios (médias de 20°C) sobre a Província Boreal. No hemisfério Sul, altas latitudes também tiveram suas temperaturas reduzidas devido ao resfriamento oceânico (Gordon, 1973). A maior parte da Província Equatorial era banhada pelo Mar de *Tethys*.

Fitogeoprovíncias barremianas-albianas (~126-98 Ma). Com o advento das angiospermas, talvez já em épocas anteriores (mas sem expressiva participação nas assembléias), a partir do Barremiano o registro de palinomorfos característicos de afinidades angiospérmicas torna-se evidente, em todas as províncias (Boreal, Equatorial e Austral). *Jugella*, um grão de pólen monocarpado similar ao grão de pólen efedróide, mas afim da família *Araceae* passa a ocorrer a partir do Barremiano em porções asiáticas. Outro gênero bem característico é *Clavatipollenites*, um grão de pólen monocarpado subtectado, que ocorre no final do Barremiano na Província Boreal, e durante o Aptiano distribui-se pela Província Equatorial, presente nos sedimentos do Brasil e Egito (Lima, 1978; Penny, 1991).

O gênero *Afropollis*, um grão de pólen zonocarpado e carpado, foi um elemento muito comum no intervalo Aptiano-Albiano da Província Equatorial (Doyle *et al.* 1982), embora tenha sido registrado em latitudes mais altas ao norte a partir do mesmo intervalo de tempo e adiante.

Grãos de pólen tricarpados, também de afinidades angiospérmicas, tais como *Tricolpites*, *Tricolpopollenites* passam a integrar as assembléias a partir do final do Aptiano e mais abundantemente durante o Albiano, ocorrendo em ampla distribuição latitudinal (Burden & Langille, 1991). Grãos de pólen tricarpados reticulados também têm sido registrados no Aptiano principalmente, e talvez com afinidades hamamelidaleanas (Endress & Friis, 1991). Outros

gêneros de tricolpados como *Rousea* e *Phimopollenites* também já apresentam vasta distribuição pelo Albiano.

Especialmente a partir do Albiano, vários grãos de pólen elaterados (como por exemplo, os gêneros *Elaterosporites*, *Galeacornea*) passam a ocorrer nas assembléias, fato este que permitiu a caracterização da **Província de Pólen Elaterados (Figura 7)**, que gradativamente substitui, nas latitudes equatoriais, a antecedente Província equatorial *Dicheiropollis* (Jardiné, 1967; Herngreen, 1974; Srivastava, 1984, 1994).

De modo geral, o intervalo de tempo abordado pode ser caracterizado (mais explicitamente durante o Albiano) como uma fase de transgressão marinha em escala global (Douglas *et al.* 1973), conforme **Figura 7**. Glaciações continentais de larga escala estavam ausentes e as condições climáticas permaneciam um tanto quanto uniformes. A concentração atmosférica de certos gases como o gás-carbônico e o oxigênio atingiram altos níveis pelo Aptiano/ Albiano (Herbert & Fisher, 1986) e certamente o intercâmbio de águas do Atlântico Norte e do Sul já havia começado (Koutsoukos *et al.* 1991).

A Paleoflora Crato situava-se temporalmente e espacialmente nos limites da Província Equatorial *Dicheiropollis* (de Srivastava, 1994) ou WASA (de Herngreen & Chlonova, 1981), uma zona florística que cobria amplamente a parte setentrional do Gondwana, incluindo as porções mais ao norte da África e da América do Sul (**Figura 7**). Palinologicamente, este intervalo de tempo é caracterizado pela ocorrência dos grãos de pólen angiospérmicos diagnósticos tais como *Afropollis*, *Clavatipollenites*, *Brenneripollis* e uns poucos tricolpados. Localidades do nordeste sul-americano e do domínio gondwânico setentrional africano compartilham a ocorrência desses palinomorfos durante o intervalo Aptiano/ Albiano, bem como elementos macroflorísticos, discutidos a seguir.

7.6. Relações com outras paleofloras eocretáceas

Espera-se que outras paleofloras temporalmente e espacialmente delimitadas nos domínios da Província Equatorial do Gondwana setentrional compartilhem elementos macroflorísticos com a paleoflora brasileira Crato, além das semelhanças palinológicas compartilhadas já descritas no fitogeoprovincialismo durante o Eocretáceo.

Localidades ao sul da Laurásia, que hoje correspondem a Península Ibérica, como por exemplo, as regiões centrais de Portugal (Leiria, Cercal) e da Espanha (Teruel, Vale do Rio Martín) e também localidades ao norte da África, tais como Bir El Karma, na Tunísia, e as ocorrências da Formação Abu Ballas, no Egito, demonstram similaridades macroflorísticas tanto em termos de ocorrências de *taxa* particulares como em composição taxonômica de grupos vegetais. Contudo outras localidades que se encontravam muito distanciadas geograficamente (tais como paleofloras asiáticas) e que certamente não compartilharam de uma mesma gênese florística pretérita, ainda assim apresentam similaridades substanciais, quanto à expressividade taxonômica e abundância de certos grupos vegetais. Estes fatos sugerem a ampla distribuição geográfica e o caráter dominante de certos grupos nas províncias florísticas eocretácicas.

Paleoflora de Cercal, Portugal. A paleoflora de Cercal, de idade aptiana/ albiana, região central de Portugal é composta por elementos tais como escassas licófitas (*Isoetites*), abundantes pteridófitas filicaleanas (*Ruffordia*), abundantes coníferas das famílias Araucariaceae (*Brachyphyllum*), Cheirolepidiaceae (as frenelopsídeas), Podozamitaceae (*Podozamites*) e *Incertae sedis* (*Lindleycladus*), algumas angiospermas do clado ‘ANITA’ como ninfealeanas e outras aquáticas, algumas angiospermas magnoliídeas, e a peculiar monocotiledônea *Klitzschophyllites flabellatus* (Teixeira, 1947, 1948, 1952; Mohr *et al.* 2006b). Todos os elementos dos grupos anteriores comparecem em proporções relativamente semelhantes nos registros da paleoflora brasileira Crato. Apesar dessa flora portuguesa não pertencer geograficamente ao domínio da Província Equatorial do Gondwana setentrional, seu caráter transicional (entre as zonas florísticas da Laurásia e do Gondwana) já havia sido confirmado por dados palinológicos (Batten & Li, 1987) durante este intervalo de tempo, além do fato da proximidade geográfica à porção setentrional gondwânica, e de possíveis condições climáticas similares.

Paleoflora do Vale do Rio Martín, Espanha. A diversa paleoflora do Vale do Rio Martín, Teruel, na Espanha, de idade albiana, compreende registros de abundantes pteridófitas filicaleanas, Ginkgoales (como *Sphenobaiera*), Bennettitales (*Zamites*), Caytoniales (*Sagenopteris*), abundantes Coniferales (tais como *Brachyphyllum* e *Pagiophyllum*) e certas espécies de angiospermas não determinadas (Sender *et al.* 2005). Estudos preliminares a respeito

dessa paleoflora sugeriram que a mesma foi um misto florístico das províncias européia e norte-americana, devido a muitas similaridades com a província florística Potomac (EUA) e que evoluiu sob um clima subtropical (semi-árido).

A Paleoflora Crato compartilha da alta proporção de fetos filicaleanos e da vasta ocorrência de coníferas Cheirolepidiaceae *Brachyphyllum*, bem como das presenças ainda não confirmadas de Ginkgoales e Bennettitales (apenas a ocorrência microflorística é certa). O registro caytonialeano é proposto na presente dissertação, inclusive com a presença de folhagem tipo *Sagenopteris* organicamente conectada com estruturas reprodutivas, compondo a espécie *Cratopteris fertilis*. Contudo, o material espanhol de *Sagenopteris* trata-se de folhas destacadas, com alguns exemplares irregularmente lobados.

Paleoflora de Bir El Karma (Formação Hassen), Tunísia. Essa localidade abunda de registros de fetos filicaleanos (abundante gênero *Weichselia*), certas coníferas (como o gênero *Sphenolepis*) e algumas angiospermas aquáticas, como ninfealeanas (clado ‘ANITA’) e a monocotiledônea *Klitzschophyllites* (Barale & Ouaja, 2001, 2002; Mohr *et al.* 2006b). A ocorrência de outras coníferas tais como *Podozamites* e *Lindleycladus* ainda não foi confirmada. O clima relativamente árido e a sazonalidade de ciclos úmidos a secos também foi sugerida, condições sob as quais a paleoflora da Tunísia vivia. Os elementos florísticos acima descritos (exceto as particularidades de gêneros de pteridófita *Weichselia* e de conífera *Sphenolepis*) bem como as interpretações paleoclimáticas são compartilhadas com a paleoflora brasileira Crato.

Paleoflora da Formação Abu Ballas, Egito. A paleoflora egípcia da Formação Abu Ballas, de idade neoptiana, conforme proposta de Schrank (1992) a partir de marcadores estratigráficos palinológicos e macroflorísticos, compreende um registro diverso, dominado por pteridófitas (gêneros não compartilhados com a Paleoflora Crato), por coníferas da família Araucariaceae como *Brachyphyllum* (além de registros de *Sphenolepis*) e pela gnetaleanas, com amplo e diverso registro palinológico, e macroregistros de cones gnetaleanos denominados de *Afrasita lejalnicoliae* e do registro da angiosperma monocotiledônea *Klitzschophyllites* (Schrank, 1999; Krassilov *et al.* 2004, Mohr *et al.* 2006b).

Tal como a Paleoflora Crato, a paleoflora da Formação Abu Ballas registra ampla diversidade micro e macroflorística de gimnospermas, entre coniferaleanas e gnetaleanas,

inclusive de certas famílias e gêneros, como *Brachyphyllum*. A angiosperma monocotiledônea *Klitzschophyllites*, apesar de constituir um registro pontual de angiosperma comum entre as duas localidades confirma a distribuição provincial do Gondwana setentrional (Mohr *et al.* 2006b).

Paleoflora Jehol (Formação Yixian), China. A paleobiota mesozóica chinesa Jehol é conhecida por sua bela e riquíssima fauna terrestre e aquática preservada, incluindo numerosos peixes, dinossauros, pássaros, pterossauros e mamíferos basais, além de vários grupos de invertebrados como bivalves, conchostráceos, ostracódeos, gastrópodes e insetos (Chang, 2001; Chen & Jin, 1999). A flora preservada, igualmente abundante e diversa, nos últimos anos rendeu a descrição de uma possível família basal, clado-irmão de todas as angiospermas (Sun *et al.* 1998, Sun *et al.* 2002). Por este motivo é considerada de alto interesse por fornecer informações sobre as condições paleoambientais daquele intervalo de tempo e por seu grande potencial em elucidar a história da diversificação das angiospermas basais (Leng & Friis, 2003). Em termos de riqueza de espécies e representatividade de certos grupos, a paleobiota chinesa Jehol compartilha muitas similaridades particularmente com a paleobiota brasileira Crato, bem como o caráter típico dos biomas mesozóicos, confirmando a ampla diversidade e distribuição geográfica de certos grupos da fauna e flora durante o Eocretáceo (Zhou *et al.* 2003).

Litoestratigraficamente, a Formação Yixian caracteriza-se principalmente por depósitos vulcânicos com camadas sedimentares altamente fossilíferas subordinadas àqueles (Wang *et al.* 2000a,b). Sua sequência caracteriza-se por depósitos lacustres de folhelhos e tufos vulcânicos distribuídos em três camadas principais: Jianshangou, a mais basal, Dawangzhangzi a média e a camada mais superior, Jingangshan (Wang *et al.* 2000a,b). Atualmente não há consenso quanto à idade da Formação Yixian. Diferentes propostas cronológicas já admitiram idade jurássica-superior apenas, idade durante o intervalo Jurássico Superior/ Cretáceo Inferior ou ainda idade exclusivamente cretácea inferior (Barret, 2000; Leng & Friis, 2003). Estimativas de datações de tufos vulcânicos sugeriram cerca de 125 Ma para a camada mais inferior da Formação Yixian e 122 Ma para a camada média, atribuindo o intervalo de tempo Barremiano/ Aptiano para tais estratos (Jianshangou/ Dawangzhangzi) da Formação Yixian (Wang *et al.* 2000a,b; Leng & Friis, 2003).

A Paleoflora Jehol, descrita a seguir, está inserida nas camadas basal e média da Formação Yixian, de idade barremiana a aptiana, embora alguns autores, devido às características

da associação paleoflorística, atribuem idades anteriores, no limite do final do Jurássico Superior ao início do Cretáceo Inferior.

A Paleoflora da Formação Yxian é abundante, diversa e dominada por coníferas. A mesma é constituída por briófitas, licófitas, esfenófitas, pteridófitas, gimnospermas bennettitaleanas, cycadaleanas, czekanowskialeanas, ginkgoaleanas, coniferaleanas e gnetaleanas, além de plantas enigmáticas incluindo possíveis angiospermas basais (Zhou *et al.* 2003).

A diversidade de pteridófitas é grande, com representantes de Filicales e Equisetales, sendo a última ordem representada pelo gênero *Equisetites*, comum à paleoflora brasileira do Membro Crato. Dentre as Filicales, há representantes das famílias Dicksoniaceae, Osmundaceae e Schizaeaceae, que comumente ocorrem no registro microfossilífero da Formação Santana (Membro Crato). A família Schizaeaceae é representada por frondes de *Ruffordia goeppertii*, elemento também constituinte dentre os macrofósseis da Paleoflora Crato.

Na paleoflora da Formação Yixian ressaltam-se os componentes gimnospérmicos, principalmente as coníferas. Ocorrem abundantes Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales, Czekanowskiales, além de Coniferales e Gnetales (Sun *et al.* 2000, 2001). Dentre as coníferas pode-se destacar as do gênero *Brachyphyllum*, da família Cheirolepidiaceae, que também são abundantes nos membros Crato e Romualdo (Formação Santana), além de *Lindleycladus* (*Incertae sedis*). Dentre as gnetaleanas, destacam-se as plantas efedróides e a família Ephedraceae propriamente dita, representadas por exemplo, pelo gênero *Ephedrites*, sinônimo de *Liaoxia* (Guo & Wu, 2000; Rydin *et al.* 2006b) e pela espécie *Ephedra archaeorhytidosperma* (Yang *et al.* 2005). A Paleoflora Crato compartilha também do amplo registro de plantas gnetaleanas efedróides, incluindo a famílias Ephedraceae e Welwitschiaceae, sendo que a última não fora ainda reportada para a Paleoflora Jehol.

Os componentes angiospérmicos estão representados por linhagens basais, incluindo o clado Archaemagnoliidae, possível grupo-irmão de todas as angiospermas segundo proposta de Sun *et al.* (1998, 2002). Esta linhagem, de afinidades ainda controversas (Friis *et al.* 2003), comportaria a família Archaeofructaceae composta pelo gênero *Archaeofructus* representado por três espécies: *A. liaoningensis*, *A. sinensis* e *A. eoflora*.

Outras possíveis angiospermas de afinidades duvidosas foram propostas, contudo, análises detalhadas têm rejeitado tais propostas sistemáticas (Leng & Friis, 2003). Duas espécies de Eudicots basais de posição sistemática incerta foram descritas, sendo elas *Archaeamphora*

longicervia (Li, 2005) e *Sinocarpus decussatus* (Leng & Friis, 2003). As linhagens basais angiospérmicas estão presentes na Paleoflora Crato na forma de representantes afins do clado Magnoliids.

Durante o Eocretáceo as regiões nordestes da China (Eurásia) e do Brasil (América do Sul) apesar de que estavam geograficamente mais próximas do que hoje, permaneciam relativamente distantes, separadas pelas massas de terra da África e sul da Ásia e também pelo Mar de Tethys. O fato de compartilharem elementos da flora (em termos de proporção taxonômica e presença de certos *taxa*) reflete exatamente o caráter cosmopolita e dominante de certos grupos vegetais durante o Eocretáceo.

Por exemplo, as gimnospermas coniferaleanas, particularmente as cheirolepidiáceas e frenalopsídeas, junto às gnetaleanas, deveriam dominar a partir de altas proporções taxonômicas os ecossistemas da época.

As gnetaleanas efedróides representavam altas proporções nas paleofloras *Jehol* e Crato e análises posteriores poderão confirmar a presença mútua de espécies particulares, ou se cada região possuía seus próprios elementos gnetaleanos, compondo endemismos. Esse é também o caso de elementos angiospérmicos de ambas as paleofloras, que ainda não foram reportados reciprocamente.

7.7. Implicações paleoambientais, paleoclimáticas e tafonômicas

Neumann *et al.* (2003) delimitaram quatro principais zonas hipotéticas de distribuição da Paleoflora Crato, baseadas em registros palinológicos (ver Cap. 5, **Figura 5.2**). As coníferas de grande porte (tal como Araucariaceae e Cupressaceae, compondo o dossel) junto às bennettitaleanas e a algumas poucas pteridófitas (compondo o estrato inferior) habitariam as terras mais elevadas de drenagem escassa. As gnetaleanas compartilhariam habitats com as anteriores, contudo preferencialmente se distribuiriam nas áreas elevadas drenadas, mas não influenciadas por inundações periódicas do grande ambiente lacustre. As angiospermas, possivelmente restritas ao porte herbáceo e arbustivo (conforme considerações da literatura para o grupo, durante o Cretáceo Inferior) se desenvolveriam ao longo das planícies periodicamente inundáveis, e competiriam com as gnetaleanas e as pteridófitas pelos habitats abertos tipo savana nas regiões tropicais áridas (Batten, 1984; Doyle *et al.* 1982). As coníferas cheirolepidiáceas

possivelmente habitariam as áreas inundáveis junto à margem do ambiente lacustre, sendo elas influenciadas pelas condições salinas e/ ou doces da água que encharcava o substrato, bem como pela sazonalidade do clima árido, o que está em consonância com a ampla diversidade de hábitos e zonas adaptativas enunciadas para esta dominante família de coníferas mesozóicas (Alvin, 1982, 1983; Doyle *et al.* 1982).

A sazonalidade climática enunciada por dados paleobotânicos é também corroborada pela aplicação de modelos de circulação global (oceânica e atmosférica), como o modelo de Baroon & Moore (1994), que analisa paleoclimaticamente as condições das áreas gondwânicas tropicais durante o Eocretáceo. Segundo esses dados, a paleotemperatura teria sido de 35°C a 40°C no verão e de 30°C a 35°C durante o inverno, um clima predominantemente quente, com altas taxas de evaporação. As precipitações anuais teriam variado de 900-1.000 mm no verão e de 0-90 mm no inverno, representando um clima semi-árido a árido, marcadamente sazonal.

As três novas espécies descritas na presente dissertação estariam distribuídas em vida em certas áreas hipotéticas de Neumann *et al.* (2003), ver Cap. 5, (**Figura 5.2**), em paleohabitats distintos discutidos a seguir, segundo o que já foi anteriormente interpretado a respeito de seus hábitos e portes, bem como segundo as interpretações tafonômicas resultantes da análise do tipo de material preservado, de sua conformação na matriz rochosa e da associação de outros elementos preservados.

A nova caytonialeana *Cratopteris fertilis* possivelmente constituía um arbusto ou árvoreta que talvez compusesse os estratos intermediários num perfil vertical da vegetação. A espécie caytonialeana era “sombreada” pelas coníferas de grande porte (como Araucariaceae e Cupressaceae) e outras gimnospermas (como Bennettitaleanas) que ali co-habitavam, compondo os estratos superiores do dossel. Nos estratos inferiores habitariam algumas pteridófitas que conseguissem acessar áreas sombreadas e úmidas. Essa vegetação pouco esparsa e que compunha adensamentos delineava-se próxima aos arredores do paleoambiente deposicional do Membro Crato, talvez nas áreas não inundáveis. Circunstancialmente, durante tempestades ou rajadas de ventos fortes, galhos e folhagens eram destacados das plantas-mãe sendo depositados no ambiente lacustre junto a outros materiais, tais como palinomorfos. O transporte rápido e de pouco atrito (comparado ao transporte em meio líquido, como num delta ou estuário) propiciou que os elementos vegetativos e reprodutivos do galho caytonialeano destacado permanecessem organicamente unidos. O fato de que as estruturas reprodutivas não tinham ainda atingido plena

maturação, poderia ter contribuído para a condição relativamente intacta do ramo, pois caso os eixos sinangíados e cupulados já se apresentassem maduros, os mesmos poderiam ser destacados após a polinização (no caso dos sinângios) ou ainda durante a dispersão das sementes (no caso das cúpulas).

O aspecto lenhoso de *C. fertilis* corrobora as interpretações de um clima quente (árido a semi-árido), embora a ausência de dados anatômicos preservados não permita maiores interpretações. As folhas de amplas lâminas e de margens lisas sugerem microambientes de exposição moderada à luz solar, caracterizando adensamentos de vegetação que propiciariam áreas de sombreamento em estratos intermediários a inferiores, e não uma vegetação necessariamente rala e esparsa, como o é tipicamente em atuais regiões quentes (áridas a semi-áridas).

A nova gnetaleana Ephedraceae *Araripephedra papiliofoliata* constituía um sub-arbusto de porte muito reduzido, rasteiro, e que possivelmente via propagação vegetativa, formava adensamentos tipo moita, ancorados fortemente ao substrato. O caráter praticamente intacto da preservação que inclui ramificações caulinares, abundantes raízes e estruturas reprodutivas estrobiladas, todas organicamente conectadas, sugerem que se houve transporte, o mesmo foi rápido e curto. Bruscas rajadas de ventos poderiam arrancar indivíduos do substrato e depositá-los diretamente no lago do Membro Crato. As condições salinas e anóxicas, bem como a pouca profundidade do paleoambiente deposicional contribuiriam ao sepultamento relativamente rápido e livre da decomposição de microorganismos não halófilos e aeróbios, permitindo o excelente grau de conservação anatômica, auxiliado pelo caráter xeromórfico dessas estruturas.

Caracteres morfológicos e anatômicos como a presença pronunciada do lenho com abundantes cordões de fibra de paredes engrossadas, caules fotossintéticos (devido à presença de zonas estomatíferas em entrenós e nós), estômatos afundados e cutículas muito espessadas, além das próprias paredes das células epidérmicas espessadas, podem ser interpretadas como adaptações a certas circunstâncias e que portanto *A. papiliofoliata* deveria crescer sob condições xéricas, em ambientes de déficit hídrico. Plantas xerófilas são encontradas em áreas sujeitas à condições de déficit hídrico, incluindo desde desertos e dunas de areia (solos caracteristicamente muito porosos) até solos salinos ou alpinos. Na maior parte desses ambientes o suprimento de água é limitado frente aos altos níveis de radiação solar e baixos níveis de umidade do ar. Xerófitas são caracterizadas por adaptações anatômicas, morfológicas e fisiológicas que

permitem contornar o déficit hídrico proporcionado, tais como cutículas altamente cutinizadas (freqüentemente com células epidérmicas de paredes espessadas), estômatos muito afundados em relação à cutícula e por ela arqueados para dentro, lignificação das células epidérmicas foliares (folhas esclerófilas), lâmina foliar reduzida, presença de pêlos, espinhos ou processos, além da suculência (Fahn, 1990; Thévenard *et al.* 2005). As próprias efédras atuais (atualmente a família monogenérica Ephedraceae, Kubitzki, 1990) são exemplos clássicos de xeromorfismo levado à condições extremas, apresentando as adaptações anatômicas já citadas (exceto a suculência) bem como ampla redução da área foliar, resultando em resquícios de escamas foliares, possivelmente como consequência de sua distribuição restrita à ambientes áridos a semi-áridos.

Araripephedra papiliofoliata porta algumas dessas adaptações anatômicas, contudo morfológicamente, os abundantes pares de folhas com lâminas muito pronunciadas discordam da redução foliar tipicamente xerofítica. É possível que a folha fosse esclerófila, talvez de aspecto coriáceo, o que reduziria a perda de água, contudo essa característica não pôde ser identificada no fóssil. A cutícula foliar relativamente espessa e a possível ausência de estômatos em pelo menos uma das faces da folha foram detectadas durante a análise anatômica dos espécimes.

Por outro lado é possível que essa efédra vivesse ancorada em substrato relativamente poroso próximo ao ambiente lacustre do Crato, mas em áreas não sujeitas à inundações periódicas. A taxa de evaporação deveria ser alta, e possivelmente a umidade relativa do ar era baixa, justificando as adaptações xeromórficas. As moitas rasteiras de *A. papiliofoliata* poderiam viver sob arbustos de gnetaleanas também xerofíticas e de outras gimnospermas, que poderiam ter vivido em pequenos maciços de arbustos esparsamente espaçados. Esses maciços propiciariam microambientes de sombra e retenção de umidade, permitindo que *A. papiliofoliata* desenvolvesse amplas lâminas foliares.

Iara ipaguassu, de afinidades incertas (gimnosperma gnetaleana ou angiosperma alismataleana) possivelmente foi uma planta hidrófila, morfológicamente adaptada a viver imersa em meios líquidos. A redução foliar, a organização numa sucessão de verticilos, as ramificações cilíndricas a tubulares, delgadas, filamentosas e flexíveis proporcionavam o *design* hidrodinâmico do conjunto vegetativo da planta. Elementos associados tais como juvenis do peixe *Dastilbe* sp., preservados no mesmo plano dos espécimes analisados, e a ocorrência reportada de outros elementos aquáticos nas camadas inferiores do Membro Crato, como algas filamentosas e angiospermas ninfealeanas (famílias Cabombaceae e Nymphaeaceae) corroboram

o possível hidrofítismo de *I. ipaguassu*. Considerando a ampla variedade de ambientes aquáticos do sistema lacustre do Membro Crato é possível sugerir que os habitats de *I. ipaguassu* foram áreas lacustres influenciadas por rios, deltas e/ ou estuários que ofereciam condições físico-químicas moderadas (em termos de gases dissolvidos, salinidade e pH) para o desenvolvimento de uma comunidade aquática. Às margens dessa comunidade localizavam-se muito próximos, os adensamentos de coníferas cheirolepidiáceas, que viviam em áreas inundáveis influenciadas pelas condições físico-químicas da água que encharcava o substrato.

Em condições adversas propiciadas pela sazonalidade climática, a comunidade aquática sofria perdas e seus elementos eram lentamente arrastados para serem depositados no fundo do ambiente deposicional, transportados pelas correntes geradas pelo delta ou estuário.

O transporte não tão breve que permitia a incrustação de microorganismos halófilos-anaeróbios bem como a decomposição de certos tecidos aliado ao atrito proporcionado em meio líquido, explicariam a preservação razoável, sem detalhes anatômicos. Frequentemente os eixos e as ramificações preservadas nos espécimes de *Iara ipaguassu* apresentam-se dobrados e emaranhados, fato este que corrobora a hipótese do transporte pouco breve.

Capítulo 8. CONCLUSÕES

- O presente estudo contribuiu para o preenchimento de importantes lacunas taxonômicas da Paleoflora eocretácea Crato, descrevendo três novos gêneros e por consequência três novas espécies-tipo de espermatófitas com hábitos e ocupação de habitats bem diferenciados. Duas espécies, *Cratopteris fertilis* e *Araripephedra papiliofoliata* são indubitavelmente gimnospermas de afinidade caytonialeana (família Caytoniaceae) e gnetaleana (família Ephedraceae), respectivamente. *Iara ipaguassu* prudentemente permanece com afinidades incertas, sendo possível que arrogue afinidade gimnospérmica (ordem Gnetales) ou ainda angiospérmica (Monocots, ordem Alismatales). Tais entidades taxonômicas, ainda inéditas, em breve serão formalmente validadas (inclusive com a designação aqui sugerida) através de publicações em periódicos especializados.

- A espécie *Cratopteris fertilis* (Caytoniaceae, Caytoniales), preservada na forma de um galho destacado, portador de folhagem tipicamente caytonialeana e de ramificações férteis (cupuladas e sinangiadadas) organicamente conectadas, possivelmente foi um planta lenhosa, que constituía um arbusto ou arvoreta. Habitaria áreas mais elevadas, não inundáveis, compondo florestas junto a outras gimnospermas e outros grupos. A nova descrição constitui macroregistro formal inédito de uma caytoniácea na Paleoflora Crato e em todo o limite gondwânico brasileiro. Registra também, fato até então inusitado da literatura paleobotânica, o primeiro espécime caytonialeano com estruturas vegetativas e reprodutivas (masculinas e femininas) organicamente conectadas.

- A espécie *Araripephedra papiliofoliata* (Ephedraceae, Gnetales), preservada como caules, ramificações caulinares estéreis e férteis, e abundantes raízes, todos unidos de forma orgânica, possivelmente foi um sub-arbusto muito reduzido, rasteiro, que formava moitas devido à propagação vegetativa. Habitaria áreas secas e de grande exposição solar, ancorada fortemente ao substrato devido ao denso sistema radicular. Adaptações anatômicas tais como estômatos afundados, cutículas espessadas altamente cutinizadas e paredes epidérmicas muito engrossadas sugerem que a nova espécie foi uma xerófita. As lâminas foliares amplamente desenvolvidas indicam que apesar de adaptada a condições xéricas, a nova efedrácea poderia ter vivido sob tufos de outras gimnospermas arbustivas também xerofíticas. Os microambientes propiciados

pelos tufos de vegetação distribuídos esparsamente evitavam a exposição solar direta e permitiam a retenção de certa umidade.

- A espécie *Iara ipaguassu* (*Incertae sedis*, ?Gnetales/ ?Angiospermae, Alismatales) preservada na forma de um eixo principal lenhoso, com sucessivos verticilos de ramificações cilíndricas a tubulares, áfilas, delgadas e caracteristicamente flexíveis, ou ainda preservada apenas como verticilos de ramificações destacados, possivelmente foi uma planta hidrófila. Devido ao seu *design* hidrodinâmico e sugestivas similaridades morfológicas (vegetativas e reprodutivas) com as atuais ervas aquáticas alismataleanas, essa planta de afinidades incertas poderia ter vivido submersa em ampla variedade de ambientes aquáticos proporcionados pelo sistema lacustre do Crato. As condições físico-químicas não adversas eram mantidas pelo aporte de água doce de deltas ou estuários nesse sistema lacustre. Junto a outros vegetais (por exemplo, algas filamentosas e angiospermas ninfaleanas), vertebrados (peixes Gonorhynchiforme *Dastilbe* sp.) e invertebrados, *Iara ipaguassu* fazia parte da comunidade aquática marginal e superficial (delimitada pela halóclina) que sobreviveria até o estabelecimento de um novo ciclo de estiagem.

- A análise em conjunto dos caracteres morfológicos, anatômicos e das implicações tafonômicas e paleoecológicas permitiu corroborar as condições paleoambientais e paleoclimáticas sob as quais a Paleoflora Crato evoluiu. As espermatófitas descritas são novos elementos da flora que habitava ao redor do amplo paleoambiente lacustre do Crato. As condições climáticas eram geralmente quentes, com altas taxas de evaporação, embora com marcada sazonalidade. Grande diversidade de habitats evoluiu (tais como as florestas compostas de arbustos e arbóreas com áreas sombreadas, áreas abertas revestidas por tufos e moitas de xerófitas e corpos lacustres influenciados por deltas ou estuários habitados por hidrófilas) devido à alternância climática de ciclos úmidos a secos.

Capítulo 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A.N. (Ed.) 2003. *Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas*. Ateliê Editorial, São Paulo, 160 pp.
- Agassiz, L. 1841. On the fossil found by Mr. Gardner in the province of Ceará in the north of Brazil. *Edinb. New Philos. J.*, **30**:82-84.
- Almeida, F.F.M. 1967. *Origem e evolução da Plataforma Brasileira*. Rio de Janeiro, DNPM/ DGM, Boletim 241, 36 p.
- Almeida, F.F.M. & Hasui, Y. (Eds.) 1984. *O Pré-Cambriano do Brasil*. Edgard Blücher, São Paulo. 378 pp.
- Almeida, F.F.M., Hasui, Y., Brito-Neves, B.B.de. 1976. *The upper Precambrian of South America*. São Paulo, IGc/ USP, Boletim **7**, p. 45-80.
- Almeida, F.F.M., Hasui, Y., Brito-Neves, B.B. de, Fuck, R. 1977. Províncias estruturais brasileiras. *Simp. Geol. Nordeste*, **8**, Atas, p. 363-391.
- Alvin, K.L. 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and palaeoecology. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **37**:71-98.
- Alvin, K.L. 1983. Reconstruction of a Lower Cretaceous conifer. *Bot. J. Linn. Soc.*, **86**:169-176.
- APG II, Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Phylogeny group Classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.*, **141**:399-436.
- Arai, M., Coimbra, J.C., Silva-Telles Jr., A.C. 1999. Biostratigraphical synthesis of the Araripe Basin, Northeast Brazil. Summary of communications. *An. Acad. Bras. Cienc.*, **71**(4-D):816.
- Arber, E. & Parkin, J. 1908. Studies on the evolution of angiosperms. The relationship of the angiosperms to the Gnetales. *An. Bot.*, **22**:489-515.
- Archangelsky, S. 1963. A new Mesozoic flora from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.*, **8**:45-92.
- Assine, M.L. 1990. *Sedimentação e tectônica da Bacia do Araripe (nordeste do Brasil)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências e Ciências exatas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Campus Rio Claro, 124 p.
- Assine, M.L. 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Rev. Bras. Geoc.*, **22**(3):289-300.
- Assine, M.L. 1994. Paleocorrentes e Paleogeografia na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Rev. Bras. Geoc.*, **24**(4):223-232.
- Axsmith, B.J. 2006. The vegetative structure of a Lower Cretaceous conifer from Arkansas: further implications for morphospecies concepts in the Cheirolepidiaceae. *Cretaceous Res.*, **27**:309-317.
- Bailey, I. 1953. Evolution of the tracheary tissue of land plants. *Am. J. Bot.*, **40**: 4-8.
- Balme, B.E. 1995. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **87**:81-323.
- Barale, G. & Ouaja, M. 2001. Découvert de nouvelles flores avec des restes à affinités angiospermiennes dans le Crétacé inférieur du Sud Tunisien. *Cretaceous Res.*, **22**:131-143.
- Barale, G. & Ouaja, M. 2002. La biodiversité végétale des gisements d'âge Jurassique supérieur-Crétacé inférieur de Merbah El Asfer (Sud-Tunisien). *Cretaceous Res.*, **23**:707-737.
- Barbacka, M. & Bóka, K. 2000. A new early Liassic Caytoniales fructification from Hungary. *Acta Palaeobot.*, **40**:85-111.
- Barreto, A.M.F., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Mandarim-de-Lacerda, A.F., Viana, S.S. 2000. Fruto monocarpelar eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil. *Rev. Univ. Guarulhos, Geoc.* **5** (nº especial):121-124.
- Barreto, A.M.F., Mandarim-de-Lacerda, A.F., Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Viana, M.S.S. 2001. Fruto alado eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, NE, Brasil. In: SBP, Cong. Bras. Paleont., **17**, *Boletim de Resumos*, p. 78.

- Barrett, P.M. 2000. Evolutionary consequences of dating the Yixian Formation. *TREE*, **15**:99-436.
- Barron, E.J. & Washington, W.M. 1982a. Cretaceous climate: a comparison of atmospheric simulation with the geologic record. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoec. (Palaeos)*, **50**:45-61.
- Barron, E.J. & Washington, W.M. 1982b. Atmospheric circulation during warm geologic periods: Is the equator-to-pole surface-temperature gradient the controlling factor? *Geology*, **10**:633-636.
- Barron, E.J. & Washington, W.M. 1984. The role of geographic variables in explaining paleoclimates: results from Cretaceous climate model sensitivity studies. *J. Geophys. Res.* **89**(D1):1267-1279.
- Barron, E.J. & Moore, G.T. 1994. *Climate Model Application in Paleoenvironmental Analysis*, Society for Sedimentary Geology. Society for Sedimentary Geology, Short Course #33, USA, 339 pp.
- Batten, D.J., 1984. Palynology, climate and the development of floral provinces in the northern hemisphere. A review. In: P. Brenchley (ed.) *Fossils and Climate*. Wiley, London, pp.: 127-164.
- Batten, D.J. & Li, W.B. 1987. Aspects of palynomorph distribution, floral provinces and climates during the Cretaceous. *Geologisches Jahrbuch A*, **96**:219-237.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 1977. *Tafoflora eogondvânica da camada Irapuá, Formação Rio Bonito (Grupo Tubarão)*, SC. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 301 p.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Lima, M.R., Pons, D. 1993. Folhas de Araucariaceae da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste Brasileiro. *An. Acad. Bras. Cienc.* **65**:329-330.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Pons, D., Mussa, D., Mandarin-de-Lacerda, A.F. 1996. Ephedrales eocretáceas da Formação Santana, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: SBB, Cong. Nac. Bot., 47, *Resumos*, p. 491.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Mandarin-de-Lacerda, A.F., Pons, D. 1999a. Registro Aptiano-Albiano de Welwitschiaceae na Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil. In: SBP/URCA, Cong. Bras. Paleont., 16, *Resumos*, p. 26.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Rabelo-Leite, F.P., Ricardi-Branco, F.S., Mandarin-de-Lacerda, A.F. 1999b. Esquizeácea da Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. In: SBP/URCA, Cong. Bras. Paleont., 16, *Resumos*, p. 26-27.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Ricardi-Branco, F.S., Dilcher, D.L., Pons, D., Mandarin-de-Lacerda, A.F. 2000. Gnetalean macrofossils of the Crato member, Santana Formation, Late Aptian-Early Albian, Chapada do Araripe, Brazil. In: IUGS, Intern. Geol. Cong., 31, *Abstracts*, E 43, CD-Room.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Barreto, A.M.F., Ricardi-Branco, F.S., Mohr, B., Castro-Fernandes, M.C. 2002. O Estado d'Arte da Tafoflora do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, NE do Brasil. In: UNESP-Rio Claro, Simp. Cretáceo Brasil, 6, *Boletim de Resumos*, p.61-65.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Franca-Barreto, A.M., Ricardi-Branco, F.S., Mohr, B.A.R., Castro-Fernandes, M.C. 2003. La flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico temprano de la cuenca del Araripe, noreste del Brasil. In: UC, Congr. Geol. Chileno, 10, *Resúmenes*, CD-Room.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Mohr, B.A.R., Sucerquia, P.A., Castro-Fernandes, M.C., Barreto, A.M.F. 2006a. Avanços no estudo da flora eocretácea do Membro Crato. In: UNESP-Rio Claro, Simp. Cretác. Brasil, 7 e Simp. Terc. Brasil, 1, *Boletim*, p. 23.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Mohr, B.A.R., Sucerquia, P.A., Castro-Fernandes, M.C. 2006b. The angiosperms components of the Crato Formation, Lower Cretaceous, northeastern Brazil. In: UNESP-Rio Claro, Simp. Cretác. Brasil, 7 e Simp. Terc. Brasil, 1, *Boletim*, p. 21.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Mohr, B.A.R., Pons, D., Loveridge, R., Ricardi-Branco,

- F., Castro-Fernandes, M.C. 2006c. Schizaeacean ferns from the Early Cretaceous Crato Formation, Northeast Brazil. *In*: NMP, Europ. Palaeobot.-Palyno. Conf., 7, *Abstracts*, p. 14.
- Berthou, P.Y. 1990. Le bassin d'Araripe et les petits bassins intracontinentaux voisins (N.E. du Brésil): formation et évolution dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique équatorial. Comparaison avec les bassins ouest-Africains situés dans le même contexte. *In*: Simp. sobre a Bacia do Araripe e Bacias Inter. do Nordeste, 1, *Atas*, p. 113-114.
- Beurlen, K. 1962. A geologia da Chapada do Araripe. *An. Acad. Bras. Cienc.*, **34**(3):365-370.
- Beurlen, K. 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. *In*: SBP/ SUDENE, Cong. Bras. Geol., 17, *Anais*, (supl.), p. 47.
- Beurlen, K. 1971. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). *An. Acad. Bras. Cienc.*, **43**(supl.):411-415.
- Bose, M.N. & Banerji, J. The fossil floras of Kachchh. 1. Mesozoic megafossils. *The Palaeobotanist*, **33**:1-189.
- Bowe, L.M., Coat, G., de Pamphilis, C.W. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: extant gymnosperms are monophyletic and gnetales' closest relatives are conifers. *P. Natl. Acad. Sci. USA.*, **97**:4092-4097.
- Bowen, R. 1961. Paleotemperature analyses of Mesozoic Belemnoidea from Germany and Poland. *J. Geol.*, **69**:75-83.
- Brener, G.J. 1968. Middle Cretaceous spores and pollen from northeastern Peru. *Pollen et Spores*, **10**:341-383.
- Brito, I.M. 1990. Breve histórico sobre a estratigrafia da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *In*: Simp. sobre a Bacia do Araripe e Bacias Inter. Nordeste, 1, *Atas*, p. 1-18.
- Brito, I.M. & Campos, D.de A. 1982. O Cretáceo no Brasil. *An. Acad. Bras. Cienc.* **54**:197-218.
- Brito, I.M. & Campos, D.de A. 1983. The Brazilian Cretaceous. *Zitteliana*, **10**:277-283.
- Brito-Neves, B.B.de. 1975. *Regionalização geotectônica do Pré-Cambriano Nordestino*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo, 198 p.
- Brito-Neves, B.B.de. 1990. A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. *In*: Simp. sobre a Bacia do Araripe e Bacias Inter. do Nordeste, 1, *Atas*, p. 21-33.
- Brito-Neves, B.B.de., Van Schmus, W.R., Basei, M.A.S. 1990. Contribuição ao estudo da evolução geocronológica do Sistema de dobramentos Piancó-Alto Brígida. *In*: SBP, Congr. Bras. Geol., 36, *Anais*, v. 6, p. 2697-2710.
- Burden, E.T. & Langille, A.B. 1991. Palynology of Cretaceous and Tertiary strata, northeast Baffin Island, Northwest Territories, Canada: implications for the history of rifting in Baffin Bay. *Palynol.* **15**:91-114.
- Campos, C.W.M., Ponte, F.C., Mirra, K. 1990. Geology of the Brazilian continental margin. *In*: C.A. Burk & C.L. Drake (eds.) *The Geology of continental margins*. Springer Verlag, Berlin, pp.:447-461.
- Carlquist, S. 1996. Wood, bark, and stem anatomy of Gnetales: a summary. *Int. J. Plant Sci.*, **157**:S58-S76.
- Chang, M.M. 2001. *Jehol Biota*. Shanghai Science & Technology Press, Shanghai, 300 pp.
- Chateaufort, J.J., Fauconnier, D., Giot, D. 1981. *Étude palynostratigraphique et sédimentologique de deux sondages dans les kimberlites de Japocanga 6. (Minas Gerais, Brésil)*. B.R.G.M., 81 SNG 430, Rapport, Geo., p. 1-20.
- Chaw, S.M., Parkinsin, C.L., Cheng, Y., Vincent, T.M., Palmer, J.D. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. *P. Natl. Acad. Sci. USA.*, **97**:4086-4091.
- Chen, P.J. & Jin, F. 1999. *Jehol Biota*. University of Science and Technology of China Press, Hefei, 204 pp.
- Coimbra, J.C., Arai, M., Carreño, A.L. 2002. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. *Geóbios*, **35**:687-698.

- Collinson, M.E. 1999. Scanning electron microscopy of megafossils and mesofossils. In: T.P. Jones & N.P. Rone (eds.) *Fossil Plant and Spores: modern techniques*. Geological Society, London, pp.: 57-64.
- Cordani, U.G., Brito-Neves, B.B.de, Fuck, R.A., Porto, R., Thomaz Filho, A., Cunha, F.M.B. 1984. *Estudo preliminar da integração do pré-Cambriano com os eventos tectônicos das bacias sedimentares brasileiras*. Rio de Janeiro, PETROBRAS/CENPES. Série Ciência-Técnica-Petróleo, 15, 70 p.
- Cornet, B. 1996. A new gnetophyte from the late Carnian (Late Triassic) of Texas and its bearing on the origin of the angiosperm carpel and stamen. In: D.W. Taylor & L.J. Hickey (eds.) *Flowering plants origin, evolution and phylogeny*. Chapman and Hall, New York, pp.: 32-67.
- Corsini, M., Vauchez, A., Archanjo, C., De Sá, E.F.J. 1991. Strain transfer at continental scale from a transcurrent shear zone to a transpressional fold belt: the Pato-Seridó system, northeastern Brazil. *Geology*, **19**:586-589.
- Crane, P.R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *An. Mo. Bot. Gard.*, **72**:716-793.
- Crane, P.R. 1988. Major clades and relationships in the "higher" gymnosperms. In: C.B. Beck (ed.) *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp.:218-272.
- Crane, P.R. 1996. The fossil history of the Gnetales. *Int. J. Plant Sci.*, **157**:S50-S57.
- Crane, P.R. & Upchurch, G.R. 1987. *Drewria potomacensis* gen. et sp. nov., an Early Cretaceous member of Gnetales from the Potomac Group of Virginia. *Am. J. Bot.*, **74**:1722-1736.
- Crane, P.R. & Lidgard, S. 1989. Angiosperm diversification and palaeolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science*, **246**:675-678.
- Crane, P.R. & Maysey, J.G. 1991. Fossil Plants of the Santana fossils. In: J.G. Maysey (ed.) *Santana Fossils, an illustrated Atlas*. Neptune Publications, New Jersey, pp.: 414-421.
- Crane, P.R., Friss, E.M., Pedersen, K.R. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, **374**: 27-33.
- Crepani, E. 1987. *Análise de fraturas através de imagens fotográficas de Baixa resolução espacial: uma contribuição ao estado de evolução tectônica da região da Chapada do Araripe- NE do Brasil*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. 139 p.
- Cristalli, P.S., Salles, A.M.F., Albuquerque, P.R.F. 1999. Ocorrência de compressão cárpica de Leguminosae na Formação Santana, Chapada do Araripe, NE do Brasil. In: SBP, Cong. Bras. Paleont., 16, *Resumos*, p. 38-39.
- Davis, S.P. & Martill, D.M. 1999. The Goniorhynchiform fish *Dastilbe* from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontol.*, **42**(4):715-740.
- Dewey, J.F., Pitman III, W.C., Ryan, W.B.F., Bonin, J. 1973. Plate tectonics and the evolution of the Alpine system. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **84**:3137-3180.
- Dilcher, D.L. 2000. Toward a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**:7030-7036.
- Dilcher, D.L. 2001. Paleobotany: some aspects of non-flowering and flowering plant evolution. *Taxon*, **50**:697-711.
- Dilcher, D.L., Mandarin-de-Lacerda, A.F., Barreto, A.M.F., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2000. Selected fossils from the Santana Formation, Chapada do Araripe, Brazil. *Rev. Univ. Guarulhos, Geoc.*, **5** (nº especial):249-254.
- Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Pons, D., Lott, T.A. 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. *Am. J. Bot.*, **92**(8):1294-1310.
- Dino, R. 1994. *Algumas espécies novas de grãos de pólen do Cretáceo Inferior do nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro, PETROBRÁS, Boletim de Geociências 8, 98 p.
- Donoghue, M. J. 1994. Progress and prospects in reconstructing plant phylogeny. *An. Mo Bot. Gard.*, **81**:405-418.
- Donoghue, M.J. & Doyle, J.A. 2000. Seed plant phylogeny: demise of the anthophyte hypothesis?. *Curr. Biol.*, **10**:R106-R109.

- Douglas, R.G., Moullade, M., Nairn, A.E.M. 1973. Causes and consequences of drift in the South Atlantic. *In: D.H. Tarling & S.K. Runcorn (eds.) Implications of continental Drift to the Earth Sciences*. Academic Press, London, pp.: 517-537.
- Doyle, J.A. 1983. Palynological evidence for Berriasian age of basal Potomac group sediments, Crisfield Well, eastern Maryland. *Pollen et Spores*, **25**(3/4):499-530.
- Doyle, J.A. 1996. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *Int. J. Plant Sci.*, **157**:S3-S39.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. 1986a. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach. *Bot. Rev.*, **52**:321-431.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. 1986b. Relationships of angiosperms and Gnetales: a numerical cladistic analysis. *In: R.A. Spicer & B.B. Thomas (eds.) Systematic and Taxonomic Approaches in Paleobotany*. Clarendon, Oxford, pp.: 177-198.
- Doyle, J.A., Jardiné, S., Doerenkamp, A. 1982. *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and paleoenvironments of northern Gondwana. *Bull. Cent. Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitane*. **6**(1):39-117.
- Duarte, L. 1985. *Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil*. Rio de Janeiro, DNPM, Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Seção Paleontologia e Estratigrafia, n. 2, 563 p.
- Duarte, L. 1989. Remains of the Lower Cretaceous plants from North-East of Brazil. *In: SBP, Cong. Bras. Paleont.*, **11**, *Anais*, v. 1, p. 223-225.
- Duarte, L. 1993. Restos de Araucariáceas da Formação Santana – Membro Crato (Aptiano), NE do Brasil. *An. Acad. Bras. Cienc.*, **65**(4): 357-362.
- Eames, A.J. 1952. Relationships of Ephedrales. *Phytomorphol.*, **2**:79-100.
- Endress, P.K. & Friis, E.M. 1991. *Archamamelis*, hamamelidalean flowers from the Upper Cretaceous of Sweden. *Plant Syst. Evol.*, **175**:101-114.
- Esau, K. 1976. *Anatomia de Plantas com Sementes*. 2ª. ed., Editora Edgard Blücher Ltda, São Paulo, 294 pp.
- Evans, W.H. 1888. The Stem of *Ephedra*. *Bot. Gaz.*, **13**(10):265-268.
- Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy*. 4ª ed, Oxford Pergamon Press, England, 558 pp.
- Fanton, J.C.M., Dilcher, D.L., Ricardi-Branco, F.S., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2005a. Nova forma aquática da paleoflora eocretácea do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: SBP, Cong. Bras. Paleont.*, **19** e *Cong. Lat.-Amer. Paleont.*, **6**, *Resumos*, CD Room.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F.S., Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2005b. Nova planta herbácea da paleoflora eocretácea do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: SBP, Cong. Bras. Paleont.*, **19** e *Cong. Lat.-Amer. Paleont.*, **6**, *Resumos*, CD Room.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F., Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2006a. Aportes al conocimiento y evolución de Ephedraceae, obtenidos de uma nueva especie de la paleoflora del Miembro Crato, Formación Santana, (cuenca del Araripe), noreste del Brasil. *In: SLAB, Cong. Latinoamer. Bot.*, **9**, *Libro de Resúmenes*, p. 538.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F., Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2006b. *Iara*, a new genus of aquatic angiosperm from the Crato Palaeoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). *In: UNESP- Rio Claro, Simp. Cretáceo Brasil*, **7** e *Simp. Terc. Brasil*, **1**, *Boletim*, p. 50.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F., Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2006c. New gymnosperm related with Gnetales from the Crato Palaeoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). *In: UNESP- Rio Claro, Simp. Cretáceo Brasil*, **7** e *Simp. Terc. Brasil*, **1**, *Boletim*, p. 51.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F., Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2006d. Nova forma de hábito aquático ocorrente na

- Paleoflora do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: SLAB, Cong. Latinoamer. Bot., 9, *Libro de Resúmenes*, p. 536.
- Fairon-Demaret, M., Hilton, J., Berry, C.M. 1999. Surface preparation of macrofossils (dégagement). In: T.P. Jones & N.P. Rone (eds.) *Fossil Plant and Spores: modern techniques*. Geological Society, London, pp.: 33-35.
- Fodor, R.V., Sial, A.N., Mukasa, S.B., McKee, E.H. 1990. Petrology, isotope characteristics and K-Ar ages of the Maranhão, northern Brazil, Mesozoic basalt province. *Contrib. Mineral. Petrol.*, **104**:555-567.
- Friis, E.M., Doyle, J.A., Endress, P.K., Leng, Q. 2003. *Archaeofructus* – angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends Plant Sci.*, **8**(8):369-373.
- Ghignone, J.I., Couto, E.A., Assine, M.L. 1986. Estratigrafia e Estrutura das bacias do Araripe, Iguatu e Rio do Peixe. In: SBG, Cong. Bras. Geol., 34, Anais, vol. 1, p. 271-285.
- Gordon, W.A. 1973. Marine life and ocean surface currents in the Cretaceous. *J. Geol.*, **81**:269-284.
- Gould, R.E. & Delevoryas, T. 1977. The biology of *Glossopteris*: Evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs. *Alcheringa*, **1**:387-399.
- Guerra-Sommer, M. & Cazzulo-Klepzig, M. 2002. As floras gonduânicas do Paleozóico Superior do Rio Grande do Sul. In: M. Holz & L.F. de ROS (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. CIGO/ UFRGS, Porto Alegre, pp.:67-84.
- Guerra-Sommer, M., Cazzulo-Klepzig, M., Bolzon, R.T., Alves, L.S.R., Iannuzzi, R. 2002. As Floras Triássicas do Rio Grande do Sul: Flora Dicroidium e Flora Araucarioxylon. In: M. Holz & L.F. de ROS (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. CIGO/ UFRGS, Porto Alegre, pp.:85-106.
- Guo, S.X. & Wu, X.W. 2000. *Ephedrites* from latest Jurassic Yxian Formation in western Liaoning, Northeast China. *Acta Palaeontol. Sinica*, **39**:81-91.
- Hajibabei, M., Xia, J., Drouin, G. 2006. Seed plant phylogeny: Gnetophytes are derived conifers and a sister group to Pinaceae. *Molec. Phylog. Evol.*, **40**:208-217.
- Hallam, A. 1975. A review of Mesozoic climates. *J. Geol. Soc. London*, **142**:433-445.
- Harris, T.M. 1937. The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. V. Stratigraphic relations of the plant beds. *Medd. om Grønland*, **112**(2):3-104.
- Harris, T.M. 1964. *The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms*. British Museum (Natural History), London, 191 pp.
- Harris, T.M. 1972. The stem of *Caytonia*. *Geophytol.*, **1**(1):23-29.
- Herbert, T.D. & Fisher, A.G. 1986. Milankovitch climatic origin of mid-Cretaceous black shale rhythms in central Italy. *Nature*, **321**(6072):739-743.
- Herngreen, G.F.W. 1974. Middle Cretaceous palynomorphs from the northeastern Brazil. *Sci. Géol. Bull.*, **27**:101-116.
- Herngreen, G.F.W. & Chlonova, A.F. 1981. Cretaceous microfloral provinces. *Pollen et Spores*, **13**(3/4):441-555.
- Hickey, L.J. & Doyle, J.A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.*, **43**:3-104.
- Ickert-Bond, S.M., Skvarla, J.J., Chissos, W.F. 2003. Pollen dimorphism in *Ephedra* L. (Ephedraceae). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **124**:325-334.
- Inamdar, J.A. & Bhatt, D.C. 1972. Epidermal structure and ontogeny of stomata in vegetative and reproductive organs of *Ephedra* and *Gnetum*. *Ann. Bot.*, **36**:1041-1046.
- Jardiné, S. 1967. Spores à expansions en forme d'élatères du Crétacé Moyen d'Afrique occidentale. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **1**:235-258.
- Jardiné, S., Doerenkamp, A., Biens, P. 1974. *Dicheiropollis etruscus*, un pollen caractéristique du Crétacé inférieur: Afro-Sudaméricain conséquences pour l'évaluation des unités climatiques et implications dans la dérive des continents. *Geol. Bull.*, **27**(1/2):87-100.
- Kerkhoff, M.H., Stranz, A., Dutra, T.L. 2005. Early Cretaceous reproductive structures

- related with Gnetales from the Araripe Basin, northeast Brazil. *In: ANCM, Gondwana Cong.*, 12, *Abstracts*. p. 217.
- Koutsoukos, E.A.M., Mello, M.R., de Azambuja-Filho, N.C., Hart, M.B., Maxwell, J.R. 1991. The upper Aptian-Albian succession of the Sergipe Basin Brazil: an integrated palaeoenvironmental assessment. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, **75**(3):479-498.
- Krassilov, V.A. 1986. New floral structures from the Lower Cretaceous of Lake Bikal area. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **47**:9-16.
- Krassilov, V.A., Dilcher, D.L., Douglas, J.G. 1998. New ephedroid plant from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed., Victoria, Australia. *Alcheringa*, **22**:123-133.
- Krassilov, V.A., Lewy, Z., Nevo, E. 2004. Controversial fruit-like remains from the Lower Cretaceous of the Middle East. *Cretaceous Res.*, **25**:697-707.
- Kubitzki, K. (Ed.) 1990. *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. I. *Pteridophytes and Gymnosperms*. K.U. Kramer & P.S. Green (eds. vol. I). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, 404 pp.
- Kunzmann, L., Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2004. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). I. *Araucariaceae* and *Lindleycladus* (*incertae sedis*). *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss. Reihe*, **7**:155-174.
- Kunzmann, L., Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Wilde, V. 2006. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. *Cheirolepidiaceae*. *Fossil Record Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss. Reihe*, **9**(2):213-225.
- Leme, E.M.C., Brown, G.K., Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Siqueira, J.A., Sales, A. 2005. Protananaceae, a new fossil monocot family from the Lower Cretaceous, Santana Formation, northeastern Brazil. *In: BSA, Botany Conf. Austin, Abstracts*, p. 35.
- Leng, Q. & Friis, E.M. 2003. *Sinocarpus decussates* gen. et sp. nov., a new angiosperm with basally sinocarpous fruits from the Yixian Formation of Northeast China. *Plant Syst. Evol.*, **241**:77-88.
- Le Pinchon, X. & Huchon, P. 1984. Geoid, Pangea and convection. *Earth Planet. Sc. Lett.*, **67**:123-135.
- Li, H. 2005. Occurrence of crow Eudicot angiosperm – Sarraceniacean - like pitcher plants- in the Early Cretaceous, China. *In: BSA, Botany 2005, Palaeobotany section, Abstracts*, CD Room.
- Lima, M.R. 1978. *Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil)*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 335 p.
- Lima, M.R. 1979a. Considerações sobre a subdivisão estratigráfica da Formação Santana- Cretáceo do Nordeste do Brasil. *Rev. Bras. Geoc.*, **9**(2):116-121.
- Lima, M.R. 1979b. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil): Estágio atual de conhecimento. *An. Acad. Bras. Cienc.*, **51**(3):545-556.
- Lima, M.R. & Campos, D.A. 1980. *Palinologia dos folhelhos da Fazenda Muzinho, Floriano, Piauí*. São Paulo, IGc/ USP, Boletim 11, p. 149-154.
- Lima, M.R. & Coelho, M.P.C.A. 1987. *Estudo palinológico da sondagem estratigráfica da Lagoa do Forno, bacia do Rio do Peixe, Cretáceo do Nordeste do Brasil*. São Paulo, IGc/ USP, Boletim 18, p. 67-83.
- Lima, M.R. & Oliveira-Babinski, M.E.C. 1991. Pteridophyte remains from the lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *In: SBP, Cong. Bras. Paleont.*, 12, *Boletim de Resumos*, p. 65.
- Lima, M.R., Mandarin-de-Lacerda, A.F., Pons, D., Mussa, D., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Cristalli, P.S. 1996. Angiospermas fósseis da Formação Santana, Albo-Aptiano, Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *In: SBB, Cong. Nac. Bot.*, 47, *Resumos*, p. 491.
- Lupia, R., Lidgard, S., Crane, P.R. 1999. Comparing palynological abundance and diversity: implications for biotic replacement during the Cretaceous angiosperm radiation. *Paleobiology*, **25**:305-340.

- Mabesoone, J.M., Viana, M.S.S., Lima-Filho, M.F. 1994. Sedimentary fill of the Araripe-Potiguar depression (NE Brazil). Internat. Sediment. Congress, 14, *Abstracts*, p. G46-G47.
- Magallón, S. & Sanderson, M.J. 2002. Relationships among seed plants inferred from highly conserved genes: sorting conflicting Phylogenetic signals among ancient lineages. *Am. J. Bot.*, **89**:1991-2006.
- Maisey, J.G. (Ed.) 1991. *Santana fossils: an illustrated atlas*. Tropical Fish Hobbyist Publications, New Jersey, 459 pp.
- Maisey, J.G. 1993. Tectonics, the Santana Lagerstätten, and the Implications for Late Gondwanan Biogeography. In: P. Goldblatt (ed.) *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven and London, pp.: 435-454.
- Mandarim-de-Lacerda, A.F., Dilcher, D.L., Barreto, A.N.F., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Pons, D. 2000. Floral structures of Anthophytae – Magnoliid the Santana formation, Late Aptian-Early Albian, Chapada do Araripe, Brazil. In: IUGS, Inter. Geol. Cong., 31, *Abstracts*, CD Room.
- Martill, D.M. 1990. The significance of the Santana Biota. In: SBP, Simp. sobre a Bacia do Araripe e Bacias Inter. Nordeste, 1, *Atas*, p. 253-264.
- Martill, D.M. (Ed.) 1993. *Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil-Field guide to fossil, number 5*. The Palaeontological Association, London, Great Britain, 159 pp.
- Martill, D.M., Loveridge, R.F., de Andrade, J.A.F.G., Cardoso, A.H. 2005. An usual occurrence of amber in laminated limestones: The Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. *Palaeontology*, **48**(6):1399-1408.
- Martins Netto, R.G. 2003. Systematics of the Caelifera (Insecta, Orthopteroida) from the Santana Formation, Araripe Basin (Lower Cretaceous, Northeast Brazil). *Ac. Zool. Cracov. Cracov. Poland*, **46**(suppl.):205-228.
- Martins Netto, R.G. 2005. New Neuroptera (Nymphidae and Araripeneuridae) from Santana Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, Northeast Brazil). *Gaea, São Leopoldo*, **1**(1):5-10.
- Martins Netto, R.G., Ribeiro Junior, C., Prezoto, F. 2006. New fossils (Isoptera: Hodotermitidae) from the Santana Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, northeast Brazil) with descriptions of new taxa including a new subfamily. *Sociobiol.* **47**(1):125-134.
- Meyen, S. (Ed.) 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, London, 431 pp.
- Mohr, B.A.R. & Friis, E.M. 2000. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. *Int. J. Plant Sci.*, **161**(6):S155-S167.
- Mohr, B.A.R. & Rydin, C. 2002. *Trifurcatia flabellata* n. gen. n. sp., a putative monocotyledon angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss. Reihe*, **5**: 335-344.
- Mohr, B.A.R. & Eklund, H. 2003. *Araripia florifera*, a magnoliid angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Rev. Palaeobot. Palyno.*, **126**:279-292.
- Mohr, B.A.R. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2004. *Endressinia brasiliensis*, a magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Int. J. Plant Sci.* **165**:1121-1133.
- Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Barreto, A.M.F., Castro-Fernandes, M.C. 2004. Gnetophyte preservation and diversity in the early Cretaceous Crato Formation (Brazil). In: Internat. Organiz. Palaeobot. Conf., 7, *Abstracts*. p. 81.
- Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Barale, G., Ouaja, M. 2006a. Palaeogeographic distribution and ecology of *Klitzchophyllites*, an early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. *Cretaceous Res.* **27**:464-472.
- Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Pons, D. 2006b. Angiosperm diversity and biology of the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). In: NMP, Europ.

- Palaeobot.-Palyno. Conf., 7, *Abstracts*, p. 95.
- Moraes, L.J.de, Barros, F.C.de, Ramos, E. 1962. *Reconhecimento fotogeológico do nordeste do Brasil. Araripina, Síntese da Geologia SB. CARTA 24-T, Escala 1:250.000. Rio de Janeiro, DNPM.*
- Moura, G.J.B.de, Barreto, A.M.F., Báez, A.M. 2006. *A Biota da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.* Livro Rápido Editora, Olinda, 101 p.
- Muller, J., Di Giacomo, E., Van Erve, E.W. 1987. *Palynological zonation for the Cretaceous, Tertiary and Quaternary of northern South America.* Contributions Series, 19, American Association of Stratigraphic Palynologists, 76 p.
- Neumann, V.H.M. 1999. *Estratigrafía, sedimentología, geoquímica y diagénesis de los sistemas lacustres aptiense-albiense de la Cuenca de Araripe (Nordeste de Brasil).* Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, 233 p.
- Neumann, V.H.M. & Cabrera, L. 1999. Una Nueva Propuesta Estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la Cuenca de araripe, Noreste de Brasil. *In: Simp. Cretác. Brasil, 5 e Simp. Cretác. Amér. Sur, 1, Atas*, p. 85.
- Neumann, V.H.M., Cabrera, L., Mabesoone, J.M., Valença, L.M.M., Silva, A.L. 2002. Ambiente sedimentar e fácies da seqüência lacustre aptiana-albiana da bacia do Araripe, NE do Brasil. *In: Simp. Cretác. Brasil, 6 e Simp.Cretác. Amér. Sur, 2, Boletim*, p. 37-41.
- Neumann, V.H.M., Borrego, A.G., Cabrera, L., Dino, R. 2003. Organic matter composition and distribution through the Aptian-Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Int. J. Coal Geol.* **54**:21-40.
- Nixon, K.C., Crepet, W.L., Stevenson, D., Friis, E.M. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *An. Mo. Bot. Gard.*, **81**:484-533.
- Norton, I.O. & Sclater, J.G. 1979. A model for the evolution of the Indian Ocean and the breakup of Gondwanaland. *J. Geophys. Res.*, **94**:1293-1320.
- Oliver, F.W. & Scott, D.H. 1904. On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*. *Philos. T. Roy. Soc. B*, **197**:193-247.
- Osborn, J.M. 1994. The morphology and ultrastructure of *Caytonanthus*. *Can. J. Bot.*, **72**:1519-1527.
- Osborn, J.M.; Taylor, T.N. & Lima, M.R.de. 1993. The ultrastructure of fossil ephedroid pollen with gnetalean affinities from the Lower Cretaceous of Brazil. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **77**:171-184.
- Pant, D.D. & Mehra, B. 1964. Epidermal Structure and Development of stomata in *Ephedra foliata* Boiss. *New Phytol.*, **63**(1):91-95.
- Penny, J.H.J. 1991. Early Cretaceous angiosperm pollen from the borehole Mersa Matruh 1, north west desert, Egypt. *Palaeontogr. B*, **222**(1/3):31-88.
- Picard, M.D. & High Jr., L.R.1972. Criteria for recognizing lacustrine rocks. *In: Recognition of Ancient Sedimentary Environments* (eds.) J.K. Rigby & W.K. Hamblin. *The Society of the Economical Paleontology and Mineralogy*, Special publication, 16, p. 108-145.
- Pindell, J. & Dewey, J.F. 1982. Permo-Triassic reconstruction of western Pangea and the evolution of the Gulf of Mexico/ Caribbean region. *Tectonics*, **1**:179-211.
- Pitman III, W.C., Cande, S., Labrecque, J., Pindell, J. 1993. Fragmentation of Gondwana: The separation of Africa from South America. *In: P. Goldblatt (ed.) Biological Relationships between Africa and South America.* Yale University Press, New Haven and London, pp.:15-36.
- Pons, D., Berthou, P.Y., Campos, D.A. de. 1990. Quelques observations sur la palynologie de l'Aptien et de l'Albien du Bassin d'Araripe (N.E. du Brésil). *In: Simp. Bacia do Araripe e Bacias Inter. Nordeste, 1, Atas*, p. 241-252.
- Pons, D., Oliveira-Babinski, M.E.C., Lima, M.R. 1992. Les Ephédrales de la Formation Santana, Crétacé inférieur du bassin d'Araripe (Brésil). *In: MNHN/ OIP, Conférence, 4, Organisation Internationale de Paléobotanique, Resumens*, p. 125.

- Pons, D., Berthou, P.Y., Melo-Figueira, J.B., Alcântara Sampaio, J.J. 1996. Palynologie des unités lithostratigraphiques "Fundão", "Crato" et "Ipubi" (Aptien Supérieur à Albien Inférieur-Moyen, Bassin d'Araripe, N.E. du Brésil): enseignements paléocéologiques, stratigraphiques et climatologiques. In: S. Jardiné, I. De Klasz, J.P. Debenay (eds.) *Géologie de l'Afrique et de l'Atlantique Sud*. Elf-Aquitaine Édition, *Mémoire*, 16(B), p. 383-401.
- Ponte, F.C. & Appi, C.J. 1990. Proposta de Revisão da Coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 36, *Anais*, vol. 1, p. 211-226.
- Ponte, F.C. & Ponte-Filho, F.C. 1996. Evolução tectônica e classificação da Bacia do Araripe. In: Simp. sobre o Cretáceo do Brasil, 4, *Boletim*, p.123-133.
- Ponte-Filho, F.C. 1992. Análise geohistórica do poço 2-AP-1-C E, Bacia do Araripe. In: Simp. sobre Bacias Cretác. Bras., 2, *Boletim*, p. 85-89.
- Popoff, M. 1988. Du Gonwana à l'Atlantique sud: Les connexions du fossé de las Bénoué avec les bassins du Nord-Est brésilien jusqu'à l'ouverture du golfe de Guinée au Crétacé inférieur. *J. Afr. Earth Sc.*, Special publication, 7(2):409-431.
- Price, R.A. 1996. Systematics of Gnetales: a review of morphological and molecular evidence. *Int. J. Plant Sci.* **157**:S40-S49.
- Rabinowitz, P.D. 1979. The Mesozoic South Atlantic Ocean and evolution of its continental margins. *J. Geophys. Res.*, **84**:5973-6002.
- Rabinowitz, P.D. & Labrecque, J.L. 1977. The isostatic gravity anomaly: Key to the evolution of the ocean-continent boundary at passive continental margins. *Earth. Planet. Sc. Lett.*, **35**:145-150.
- Rees, P.M. 1993. Caytoniales in Early Jurassic floras from Antarctica. *Géobios*, **26**:33-42.
- Reineck, H.E. & Singh, I.B. (Eds.) 1975. *Depositional Sedimentary Environments*. New York Springer, New York, 632 pp.
- Regali, M.S.P. 1987. Palinologia do Barremiano/Albiano brasileiro. Partes I e II. In: SBP, Cong. Bras. Paleont., 10, *Anais*, v. 2, p. 638-655.
- Regali, M.S.P. & Gonzaga, S.M. 1985. Palinocronoestratigrafia da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil. Brasília, SBP, Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia, 27, Seção Paleontologia e Estratigrafia, 2, p. 443-460.
- Regali, M.S.P., Uesugui, N., Santos, A.S. 1974. *Palinologia dos sedimentos meso-cenozóicos do Brasil (II)*. Rio de Janeiro, PETROBRÁS, *Boletim Técnico* 17, 301 p.
- Retallack, G.J. & Dilcher, D.L. 1988. Reconstructions of selected seed ferns. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **75**:1010-1057.
- Rowe, N.P. 1999. Macrophotography. In: T.P. Jones & N.P. Rone (eds.) *Fossil Plant and Spores: modern techniques*. Geological Society, London, pp.: 41-46.
- Rydin, C., Källersjö, M., Friis, E.M. 2002. Seed plant relationships and the systematic position of Gnetales based on nuclear and chloroplast DNA: conflicting data, rooting problems and the monophyly of conifers. *Int. J. Plant Sci.*, **163**:197-214.
- Rydin, C., Mohr, B.A.R., Friis, E.M. 2003. *Cratonia cotyledon* gen. et sp. nov.: a unique Cretaceous seedling related to Welwitschiaceae. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, **270**:S1-S4.
- Rydin, C., Wu, S.Q., Friis, E.M. 2006a. *Liaoxia* Cao et S.Q. Wu (Gnetales): ephedroids from the Early Cretaceous Yxian Formation in Liaoning, northeastern China. *Pl. Syst. Evol.*, **262**:239-265.
- Rydin, C., Pedersen, K.R., Crane, P., Friis, E.M. 2006b. Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *An. Bot.*, **98**:123-140.
- Saraiva, A.A.F., Cardoso, A.H., de Andrade, J.A.F.G. 1999. Ocorrência de macroalga na formação Santana (Membro Crato). In: SBP/ URCA, Cong. Bras. Paleont., 16, *Resumos*, p. 96.
- Saraiva, I.C.T. & Saraiva, A.A.F. 1999. Levantamento dos vegetais superiores fósseis da formação Santana- bacia sedimentar do Araripe- Nordeste do Brasil. In: SBP/ URCA, Cong. Bras. Paleont., 16, *Resumos*, p. 97.
- Schrank, E. 1992. Nonmarine Cretaceous correlations in Egypt and northern Sudan:

- palynological and palaeobotanical evidence. *Cretaceous Res.*, **13**:351-368.
- Schrank, E. 1999. Mesozoische Floren aus Nordost-Afrika und ihre Beziehungen zum Klima am Palaäoaquator. In: E.Klitzsch & E. Thorweihe (eds.) *Nordost-Afrika: Strukturen und Ressourcen. Ergebnisse aus dem Sonderforschungsbereich "Geowissenschaftliche Probleme in ariden und semiariden Gebieten"*. Deutsche Forschungsgemeinschaft, Wiley, Weinheim, pp.: 137-166.
- Scotese, C.R., Boucot, A.J. & McKerrow, W.S. 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *J. Afric. Eart. Sci.*, **28**(1):99-114.
- Selden, P. & Nudd, J. (Eds.) 2005. *Evolution of Fossil Ecosystems*. The University of Chicago Press, Chicago, 160 pp.
- Sender, L.M., Diez, J.B., Ferrer, J., Pons, D., Rubio, C. 2005. Preliminary data on a new Albian flora from the Valle del Río Martín, Teruel, Spain. *Cretaceous Res.*, **26**:898-905.
- Silva, M.A.M. 1986. Lower Cretaceous sedimentary sequences in the Araripe Basin, Northeastern Brazil: a revision. *Rev. Bras. Geoc.* **16**(3):311-319.
- Small, H.I. 1913. *Geologia e suprimento de água subterrânea no Piauí e parte do Ceará*. Recife, Inspectoria obra contra secas, publicação 25, 80 p.
- Spix, J.B.Von & Martius, C.F.PH. (Eds.) 1828-31. *Reise in Brasilien in den Jahre 1817 bis 1820*. Munchen, 3 vols., 1 atlas, 1388 pp.
- Srivastava, S.K. 1978. Cretaceous spore-pollen floras- a global evaluation. *Biol. Memm.*, **3**(1):1-130.
- Srivastava, S.K. 1984. A new elater-bearing late Albian pollen species from offshore eastern Saudi Arabia. *Bot. J. Linn. Soc.*, **89**:231-238.
- Srivastava, S.K. 1994. Evolution of Cretaceous phytogeoprovinces, continents and climates. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **82**:197-224.
- Srivastava, N.K. 1999. Algas calcárias e calcários algálicos das bacias mesozóicas do Nordeste do Brasil. In: SBP/ URCA, Cong. Bras. Paleontol., 16, *Resumos*, p. 114.
- Stearn, W.T. (Ed.) 1992. *Botanical Latin: history, grammar, syntax, terminology and vocabulary*. 4th edition, David & Charles publishers, Redwood Books, Trowbridge, 806 pp.
- Stevenson, D.W. & Loconte, H. 1995. Cladistic analysis of monocot families. In: P.J. Rudall, P.J. Crib, F.D. Cutler, Humphries, C.J. (eds.) *Monocotyledons: Systematic and Evolution*. The Royal Botanic Gardens Press, Kew, pp.:543-578.
- Szatmari, P., Françolin, J.L., Zanotto, O., Wolff, S. 1987. Evolução tectônica da margem equatorial Brasileira. *Rev. Bras. Geoc.*, **17**(2):180-188.
- Sucerquia, P.A. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2006. Novo registro de Cheirolepidiáceas eocretáceas na Formação Santana (Membro Crato) na Bacia do Araripe, Brasil. In: UNESP- Rio Claro, Simp. Cretáceo Brasil, 7 e Simp. Terc. Brasil, 1, *Boletim*, p. 125.
- Sucerquia, P.A., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Castro-Fernandes, M.C., Sales, A.M.F. & Pons, D. 2005. Órgãos foliares gimnospermicos destacados do Membro Crato, Formação Santana, Neoptiano da Bacia do Araripe. In: SBP, Cong. Bras. Paleont., 19 e Cong. Lat.-Amer. Paleont., 6, *Resumos*, CD Room.
- Sun, G., Dilcher, D.L., Zheng, S.L., Zhou, Z.K. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science*, **282**:1692-1695.
- Sun, G., Zheng, S.L., Mei, S.W. 2000. Discovery of *Liaoningocladus gen. nov.* from the lower part of Yixian Formation (Upper Jurassic) in western Liaoning, China. *Acta Palaeontol. Sinica*, **39**:S220-S228.
- Sun, G., Zheng, S.L., Dilcher, D.L., Wang, Y.D., Mei, S.W. 2001. *Early angiosperms and their associated plants from western Liaoning, China*. Shanghai Scientific & Technological Education Publishing House, Shanghai, 406 pp.
- Sun, G., Ji, Q., Dilcher, D.L., Zheng, S.L., Nixon, K.C., Wang, X.F. 2002. *Archaeofructaceae*, a new basal angiosperm family. *Science*, **296**:899-904.
- Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. (Eds.) 1993. *Palaeobotany and the evolution of plants*.

- Second edition, Cambridge University Press, New York, 521 pp.
- Taylor, T.N. & Archangelsky, S. 1985. The Cretaceous pteridosperms *Rufflorinia* and *Ktalenia* and implications on cupule and carpel evolution. *Am. J. Bot.*, **72**:1842-1863.
- Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, 982 pp.
- Taylor, E.L., Taylor, T.N., Kerp, H., Hermsen, E.J. 2006. Mesozoic seed ferns: Old paradigms, new discoveries. *J. Torrey Bot. Soc.*, **133**(1):62-82.
- Teixeira, C. 1947. Nouvelles recherches et révision de la flore de Cercal (Port.). *Broteria*, **16**(43):1-13.
- Teixeira, C. 1948. *Flora mesozoica portuguesa*. Geological Survey of Portugal, Lisboa, 116 pp.
- Teixeira, c. 1952. Notes sur quelques gisements de végétaux fossils du Crétacé des environs de Leiria. Universidade de Lisboa, Faculdade de Ciências, Revista C2, 133-154 p.
- Termier, H. & Termier, G. 1969. Global paleogeography and Earth expansion. In: S.K. Runcorn (ed.) *The application of modern physics to the Earth and planetary interiors*. Wiley, London, pp.: 87-101.
- Thévenard, F., Gomez, B., Daviero-Gomez, V. 2005. Xeromorphic adaptations of some Mesozoic gymnosperms. A review with palaeoclimatological implications. *Palevol*, **4**:67-77
- Thomas, H.H. 1925. The Caytoniales, a new group of angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire. *Philos. T. Roy. Soc. B*, **213**:299-363.
- Thomas, H.H. 1933. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. *Philos. T. Roy. Soc. B*, **222**:193-265.
- Tonlison, P.B. 1982. Detailed descriptions of Alismatales order. In: C.R. Metcalfe (ed.) *Anatomy of the Monocotyledons. v. VII. Helobiae (Alismatidae)*, Oxford University Press Oxford, pp.:225-245.
- Traverse, A. 1988. *Palaeopalynology*. Unwin Hyman, Boston, 600 pp.
- Trevisan, L. 1972. *Dicheiropollis*, a pollen type from Lower Cretaceous of southern Tuscany (Italy). *Pollen et Spores*, **13**(4):561-596.
- Twenhofel, W.H. 1932 (Ed.) *Treatise on Sedimentation*. 2th edition, The Williams & Wilkins Company, Baltimore, 716 pp.
- Vakhrameev, V.A. 1991. *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth*. Cambridge University Press, Cambridge, 318 pp.
- Viana, M.S.S. 1999. *Estudo Paleoambiental na parte superior da Formação Santana (Cretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil): natureza dos sedimentos e tafonomia*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 124 p.
- Yang, Y., Geng, B., Dilcher, D.L., Chen, Z., Lott, T.A. 2005. Morphology and affinities of an Early Cretaceous Ephedra (Ephedraceae) from China. *Am. J. Bot.*, **92**:231-241.
- Wang, X.L., Wang, Y.Q., Zhou, Z.H., Jin, F., Zhang, J.Y., Zhang, F.C. 2000a. Vertebrate faunas and Biostratigraphy of the Jehol Group in western Liaoning, China. *Vertebrata Palasiatica*, **38**:S40-S63.
- Wang, X.L., Wang, Y.Q., Zhang, F.C., Zhang, J.Y., Zhou, Z.H., Jin, F., Hu, Y.M., Gu, G., Zhang, H.C. 2000b. Vertebrate Biostratigraphy of the Lower Cretaceous Yixian Formation in Lingyuan, eastern Liaoning and its neighboring southern Nei Mongol (Inner Mongolia), China. *Vertebrata Palasiatica*, **38**:81-99.
- Watson, J., 1988. The Cheirolepidiaceae. In: Beck, C.B. (ed.) *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp.:382-447.
- Weiszflog, W. (Ed.) 2002. *Atlas Geográfico Melhoramentos*. 2ª edição, Editora Melhoramentos Ltda, São Paulo, 112 pp.
- Wing, S.L. & Sues, H.D. 1992. Cretaceous biotas: Cretaceous biota-Mesozoic and Early Cenozoic terrestrial ecosystems. In: A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. Dimichele, R. Potts, H.D. Sues, S.L. Wing (eds.) *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. The University of

- Chicago Press, Chicago and London, pp.: 360-371.
- Wu, X.W., He, Y.L., Mei, S.W. 1986. Discovery of *Ephedrites* from the Lower Jurassic Xiaomeigou Formation, Qinghai. *Acta Palaeobot. Palynol. Sinica*, **8**:13-21.
- Zavada, M.S. & Crepet, W.L. 1985. Pollen wall ultrastructure of the type material of *Pteruchus africanus*, *P. dubius* and *P. papillatus*. *Pollen et Spores*, **27**:271-276.
- Zhou, Z., Barret, P.M., Hilton, J. 2003. An exceptionally preserved lower cretaceous ecosystem. *Nature*, **421**:807-814.