

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

FLAVIANA JORGE DE LIMA

CONTRIBUIÇÃO A PALEOBOTÂNICA DO GRUPO SANTANA: NOVAS ESPÉCIES
DE MACROFÓSSEIS E ANÁLISE DE *CHARCOAL*

Recife

2017

FLAVIANA JORGE DE LIMA

CONTRIBUIÇÃO A PALEOBOTÂNICA DO GRUPO SANTANA: NOVAS ESPÉCIES
DE MACROFÓSSEIS E ANÁLISE DE *CHARCOAL*

Tese submetida ao curso de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutora em Geociências.

Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental.

Linha de pesquisa: Paleobotânica.

Orientador (a): Profa. Dra. Juliana Manso Sayão.

Coorientador (a): Profa. Dra. Etienne Fabbrin Pires.

Recife

2017

Catálogo na fonte

Biblioteca Margareth Malta, CRB-4 / 1198

L732c Lima, Flaviana Jorge de.

Contribuição a paleobotânica do Grupo Santana: novas espécies de macrofósseis e análise de *Charcoal* / Flaviana Jorge de Lima. – 2017. 146 folhas, il., gráfs., tabs.

Orientadora: Profa. Dra. Juliana Manso Sayão.

Coorientadora: Profa. Dra. Etienne Fabbrin Pires.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2017. Inclui Referências.

1. Geociências. 2. Bacia do Araripe. 3. *Macro-charcoal*. 4. Monocotiledônea. 5. Cretáceo Inferior. 6. Paleoincêndios. I. Sayão, Juliana Manso. (Orientadora). II. Pires, Etienne Fabbrin. (Coorientadora). III. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.)

BCTG/2018-253

FLAVIANA JORGE DE LIMA

CONTRIBUIÇÃO A PALEOBOTÂNICA DO GRUPO SANTANA: NOVAS ESPÉCIES
DE MACROFÓSSEIS E ANÁLISE DE *CHARCOAL*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de doutora em Geociências.

Aprovada em: 10/07/2017

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Juliana Manso Sayão (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. André Jasper (Examinador Externo)
Universidade do Vale do Taquari

Profa. Dra. Margot Guerra Sommer (Examinadora Externa)
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva (Examinador Externo)
Universidade Regional do Cariri

Dedico aos meus pais,
Francisca e José, por tudo.

AGRADECIMENTOS

Esta tese é o resultado de um conjunto de etapas que não se realizam isoladamente e não seria possível sem a ajuda de pessoas e instituições que foram determinantes para o desenvolvimento e finalização deste trabalho, e também para o meu crescimento pessoal e profissional, por isso agradeço:

- À minha orientadora Profa. Dra. Juliana Manso Sayão, pela amizade, disponibilidade, dedicação e pelo exemplo de competência que é.
- À minha co-orientadora Profa. Dra. Etienne Fabbrin Pires, pela paciência, confiança e pelas valorosas dicas que enriqueceram este trabalho.
- Ao Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva por ser meu primeiro guia por esse mundo da Paleontologia e por tudo que me ensinou desde a iniciação científica. Além dos inúmeros trabalhos de campo, dos quais me ajudaram no desenvolvimento desta tese.
- Ao Prof. Dr. André Jasper por gentilmente ter me recebido na Univates e me guiado nos estudos de paleoincêndios.
- À Marjorie Kauffmann e seu esposo Diogo Botti que me receberam em sua casa durante a minha rápida passagem por Lajeado-RS. Sou grata pelo carinho e gentileza.
- Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências, através dos professores e funcionários, pela formação, logística e apoio durante o doutorado. Meu reconhecimento aos professores, por tudo que me ensinaram, em particular, Gorki Mariano, Lúcia Valença, Sônia Agostinho e Virgínio Neumann, e aos funcionários Igor Bandim e Krishnamurti pela disponibilidade para ajudar em todos os momentos.
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento e Pesquisa (CNPq) que me concedeu uma bolsa durante a realização deste doutorado, fato este que muito contribuiu para a viabilização desta tese.
- Aos amigos do Laboratório de Paleontologia da URCA, Artur Fernandes, Alita Neves, Ana Maria, Daniel Araújo, Edilson Bezerra, Islandia Santos (Bia), Jennyfer Ferreira, Lucio Silva e Thatiany Batista que, inúmeras vezes, me auxiliaram no laboratório, bem como nos muitos trabalhos de campo. Obrigada pela prontidão.

- Aos amigos que a pós-graduação me deu: Alex Moraes, Edjane Santos, Fernando Barbosa, Flávia Pedrosa, Gina Cardoso, Leomir Campos, Lúcia Helena, Paulo Victor Oliveira, Rafael Andrade, Rony Barroso, Robbyson Melo e Thaís Guimarães. Dedico a vocês todo o meu carinho, apesar da distância geográfica.

- Agradeço aos meus pais José e Francisca, que sempre me motivaram, entenderam as minhas faltas e momentos de afastamento e reclusão, e me mostraram o quanto era importante estudar, mesmo não tendo eles a mesma oportunidade no passado.

- Aos meus irmãos maravilhosos Flávio, Flávia, Flaviano e Fábio, pelo apoio prestado, pela compreensão e claro, por estarem sempre torcendo por mim.

- Aos meus tios Antonia Oliveira (Mãe Tonha) e Alcides Mandú (*in memoriam*) pelo estímulo e fonte de inspiração.

- Ao meu esposo Renan Bantim, pelo incentivo, compreensão, encorajamento e apoio absoluto, durante todo este longo e intenso período. Como esperamos por esse momento.

Finalmente, gostaria de agradecer de coração a todas as pessoas que torceram por mim, mesmo que de forma anônima ou discreta, meu muito obrigada.

“A emoção mais bela que podemos experimentar é o mistério. É a emoção que está no coração da verdadeira arte e da ciência. Aquele que desconhece essa emoção e não sabe se maravilhar, está mais morto do que vivo.”

Albert Einstein

RESUMO

Os fósseis da Bacia do Araripe são abundantes e diversificados, apresentando excelente estado de preservação. As camadas mais fossilíferas desta bacia pertencem ao Grupo Santana e sua paleoflora representa um dos melhores registros do Cretáceo Inferior. Neste trabalho foi realizado um estudo paleobotânico do Grupo Santana com ênfase na descrição de vegetais fósseis provenientes da Formação Crato, além da descrição de carvão vegetal macroscópico encontrado nas formações Crato, Ipubi e Romualdo. Para a obtenção das amostras foram realizadas coletas nas minas de calcário laminado (Formação Crato), nas pedreiras de extração de gipsita (Formação Ipubi) e em afloramentos da Formação Romualdo. Dos fósseis analisados, dois provenientes da Formação Crato puderam ser relacionados as monocotiledôneas, representando novas espécies de angiospermas. O primeiro foi denominado de *Cratosmilax jacksoni* e corresponde a um mesófilo com quatro ordens de venação e veias principais acródromas, sendo o primeiro registro fóssil de Smilacaceae no Brasil e o mais antigo da família. O segundo fóssil descrito corresponde a uma nova espécie de Poaceae, que compartilha muitas características com o grupo, tais como flores pequenas envoltas por bractéolas e dispostas em inflorescência do tipo espiguetas. Este registro pode confirmar a origem gondwânica para Poaceae. Além desses novos registros, restos de *macro-charcoal* foram identificados para o Grupo Santana (Formações Crato, Ipubi e Romualdo), demonstrando a ocorrência de paleoincêndios no Cretáceo Inferior pela primeira vez nesta região e que se soma a outros três registros para a América do Sul. Os restos de madeira carbonizados foram identificados como gimnospermas, componentes importantes da paleoflora do Nordeste do Brasil, durante o Cretáceo. O registro de novas monocotiledôneas amplia o conhecimento sobre esse grupo de plantas que no início do Cretáceo e a presença de *macro-charcoal* em três níveis diferentes demonstra que os incêndios eram comuns nos paleoambientes associados ao Grupo Santana, da Bacia do Araripe.

Palavras-chave: Bacia do Araripe. *Macro-charcoal*. Monocotiledônea. Cretáceo Inferior. Paleoincêndios.

ABSTRACT

The fossils of the Araripe Basin are abundant and diversified, presenting an excellent preservation. The Santana Group comprises the most fossiliferous layers of this basin and its paleoflora represents one of the best-preserved records of the Early Cretaceous. In this work a paleobotanical study of the Santana Group was carried out, with emphasis on the description of fossil plants from the Crato Formation, besides the description of macroscopic charcoal found in the Crato, Ipubi and Romualdo formations. The samples were collected in the laminated limestone mines (Crato Formation), in the gypsum extraction quarries (Ipubi Formation) and in outcrops of the Romualdo Formation. The fossils analyzed, two from the Crato Formation could be related to monocots, representing new species of angiosperms. The first was named *Cratosmilax jacksoni* and corresponds to a mesophyll with four venation orders and main veins acrodromous, being the first fossil record of Smilacaceae in Brazil and the oldest of the family. The second fossil described corresponds to a new species of Poaceae, which shares many features with the group, such as flowers surrounded by small bracteoles and arranged in the inflorescence spikelet type. This record can confirm the Gondwanian origin for Poaceae. In addition to these new records, macro-charcoal remains were identified for the Santana Group (Crato, Ipubi and Romualdo formations), demonstrating the occurrence of paleowildfires in the Early Cretaceous for the first time in this region and adding to three other records for the America South. The charred wood remains were identified as gymnosperms, important components of paleoflora from the Northeast of Brazil, during the Cretaceous. The record of new monocots extends the knowledge about this group of plants at the beginning of the Cretaceous and the presence of macro-charcoal at three different levels shows that the fires were common in the paleoenvironments associated to the Santana Group, of the Araripe Basin.

Keywords: Araripe Basin. Charcoal. Monocot. Early Cretaceous. Palaeowildfires.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - A co-evolução de estruturas florais e de insetos polinizadores durante todo o Cretáceo e da primeira parte do Paleógeno.	18
Figura 2 - Abundância dos principais grupos de plantas desde o Jurássico até o Paleoceno ...	20
Figura 3 - <i>Ruffordia goeppertii</i> da Formação Crato.	22
Figura 4 - Táxons de gimnospermas do Grupo Santana.	26
Figura 5 - Táxons de angiospermas do Grupo Santana.	29
Figura 6 - Mapa da Bacia do Araripe.	36
Figura 7 - Mina de extração de calcário laminado da Formação Crato, no município de Nova Olinda, Ceará.	39
Figura 8 - Afloramento da Formação Ipubi na Mina Pedra Branca, Município de Nova Olinda, Ceará.	41
Figura 9 - Escavação realizada no Parque dos Pterossauros em Santana do Cariri, Ceará.	43
Figura 10 - Coletas em afloramentos da Formação Crato.	46
Figura 11 - Afloramento da Formação Ipubi na Mina Pedra Branca, município de Santana do Cariri-CE.	48
Figura 12 - Escavação realizada no Geossítio Parque dos Pterossauros.	49
Figura 13 - Preparação mecânica do espécime LPU 904 utilizando ponteiras e lupa binocular.	50
Figura 14 - Preparação das amostras para serem analisadas no MEV.	52
Figura 15 - Localização da Bacia do Araripe na América do Sul.	57
Figura 16 - <i>Cratosmilax jacksoni</i> nov. gen. nov. sp.	62
Figura 17 - A. Detalhe da venação de <i>Cratosmilax jacksoni</i> nov. gen. nov. sp.	64

Figura 18 - Mapa de distribuição das angiospermas durante o Mesozoico e Cenozoico.	66
Figura 19 - Comparação entre as morfologias foliares externas de <i>Cratosmilax jacksoni</i> nov. gen. nov. sp. e sete espécies de <i>Smilax</i>	68
Figura 20 - Primeiro padrão de distribuição de Smilacaceae durante o Mesozoico e Cenozoico.	89
Figura 21 - Mapa de localização da Bacia do Araripe.	85
Figura 22 - LPU 904 n. gen. n. sp., cada número representa um antécio.	88
Figura 23 - A. Detalhe da flor estaminada.	91
Figura 24 - Mapa de localização da Bacia do Araripe.	105
Figura 25 - Afloramentos do Grupo Santana e respectivas amostras de charcoal que foram encontradas.	108
Figura 26 - Imagens de MEV do <i>macro-charcoal</i> da Formação Crato.	109
Figura 27 - Imagens de MEV do <i>macro-charcoal</i> da Formação Ipubi.	111
Figura 28 - Imagens de MEV do <i>macro-charcoal</i> da Formação Romualdo.	112

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BIONE	Laboratório de Biodiversidade do Nordeste
CAV	Centro Acadêmico de Vitória
LPU	Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri
MPSC	Museu de Paleontologia de Santana do Cariri
URCA	Universidade Regional do Cariri
f	fibras
p	pontoações
r	raios
t	traqueídes
vp	veia primária
vs	veia secundária
vt	veia terciária
vq	veia quaternária
w	paredes celulares (<i>walls</i>)
MEV	microscópio eletrônico de varredura

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
1.1	GENERALIDADES SOBRE O CRETÁCEO	16
1.2	DIVERSIDADE DA FLORA DO GRUPO SANTANA	20
1.2.1	Pteridófitas	21
1.2.2	Gimnospermas	23
1.2.3	Angiospermas	27
1.3	RECONHECIMENTO DE CARVÃO VEGETAL (<i>CHARCOAL</i>) MACROSCÓPICO	30
1.3.1	Incêndios vegetacionais no Cretáceo	31
1.4	OBJETIVOS	33
1.4.1	Geral	33
1.4.2	Específicos	33
2	ESTRUTURA DA TESE	34
3	GEOLOGIA REGIONAL	35
3.1	GRUPO SANTANA	38
3.1.1	Formação Crato	38
3.1.2	Formação Ipubi	40
3.1.3	Formação Romualdo	41
4	MATERIAL E MÉTODOS	44
4.1	MATERIAL	44
4.2	PROCEDÊNCIA	45
4.3	ATIVIDADES DE CAMPO	45
4.4	METODOLOGIAS DE ANÁLISE	49
4.4.1	Preparação dos fósseis	49
4.4.2	Análises laboratoriais	51
4.4.2.1	MEV	51
4.4.2.2	Descrições morfológicas	52
5	UMA NOVA ANGIOSPERMA DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE, BRASIL) E COMENTÁRIOS SOBRE AS MONOCOTILEDÔNEAS DO CRETÁCEO INFERIOR	54

6	UMA DELICADA INFLORESCÊNCIA DE POACEAE (GRAMINEAE), DO CRETÁCIO INFERIOR DO NORTE DO GONDWANA, FORMAÇÃO CRATO, NORDESTE DO BRASIL	81
7	FOGO NO PARAÍSO: MÚLTIPLAS EVIDÊNCIAS DE PALEOINCÊNDIOS NO <i>FOSSIL LAGERSTÄTTE</i> ARARIPE (BACIA DO ARARIPE, APTIANO-ALBIANO), NORDESTE DO BRASIL	102
8	CONSIDERAÇÕES FINAIS	125
	REFERÊNCIAS	127

1. INTRODUÇÃO

As plantas foram preservadas na crosta terrestre de diversas maneiras e sob a atuação de diferentes tipos de processos físicos e químicos, inerentes a sua fossilização (GASTALDO, 1989). Associados a estas diferenças na fossilização das plantas, vários processos deposicionais também contribuíram, resultando em uma variedade de formas fósseis (GASTALDO, 1989; GEE; GASTALDO, 2005). Devido às inúmeras maneiras de preservação das plantas, os paleobotânicos devem empregar diferentes técnicas para extrair o máximo de informação sobre seus fósseis (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009).

Nas últimas décadas, muitos paleobotânicos têm se esforçado para compreender o paleoambiente em que as plantas fósseis viveram de uma maneira mais completa e acurada (DIMICHELE; PHILLIPS, 1994; DIMICHELE; STEIN; BATEMAN, 2001; WAGNER; DIEZ, 2007). Bateman e Scott (1990) por exemplo, examinaram depósitos do Carbonífero (Tournaisiano) na Escócia sob diferentes perspectivas, incluindo uma análise da história geológica e sedimentológica do depósito, bem como interpretações paleoambientais e paleoecológicas. Além disso, indicaram que a flora de Oxroad Bay é encontrada em oito níveis e em cinco fácies sucessivas, essas fácies mostraram o aumento da influência dos vulcões próximos da área marginal (BATEMAN; SCOTT, 1990). Estudos dessa natureza, por sua vez, vem estimulando a pesquisa interdisciplinar focada em questões como a evolução dos principais ecossistemas terrestres ao longo do tempo geológico (BEHRENSMEYER et al., 1992; DIMICHELE; HOOK, 1992).

Sabe-se que os vegetais são excelentes indicadores das condições climáticas e ambientais às quais foram submetidos em vida (BENTON; HARPER, 2009). Isso porque, além de serem sensíveis às modificações climáticas em escala continental, algumas estruturas morfológicas e anatômicas específicas evidenciam mecanismos de sobrevivência em diferentes condições de umidade, incidência solar, temperatura, entre outros (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009; GUERRA-SOMMER; PIRES, 2011; BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014). A densidade de estômatos presentes na superfície foliar, por exemplo, é utilizada para inferir mudanças nas concentrações atmosféricas de CO₂ em diferentes períodos geológicos (SCHMIDT; GUERRA-SOMMER; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2011). Outro exemplo são as feições adaptativas das plantas, como folhas reduzidas, crescimento caulinar retorcido,

cutículas espessas, estômatos imersos na epiderme que podem ser utilizados como evidências de adaptações a um clima semiárido a árido (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

A ocorrência de paleoincêndios, importantes indicadores das mudanças climáticas ocorridas no passado, tem sido utilizada como ferramenta para proposições relacionadas às alterações nos níveis de oxigênio atmosférico global ao longo da história da Terra (ABU HAMAD; JASPER; UHL, 2012; JASPER et al., 2012; BROWN et al., 2012). Por ser facilmente preservado, o carvão vegetal macroscópico pode ser usado como *proxy* para indicar a ocorrência de incêndios vegetacionais em um contexto sedimentar moderno e fóssil (KOMAREK, 1973; BELCHER, 2013), fornecendo dados sobre o histórico a longo prazo (SCOTT, 2000; 2010).

1.1. GENERALIDADES SOBRE O CRETÁCEO

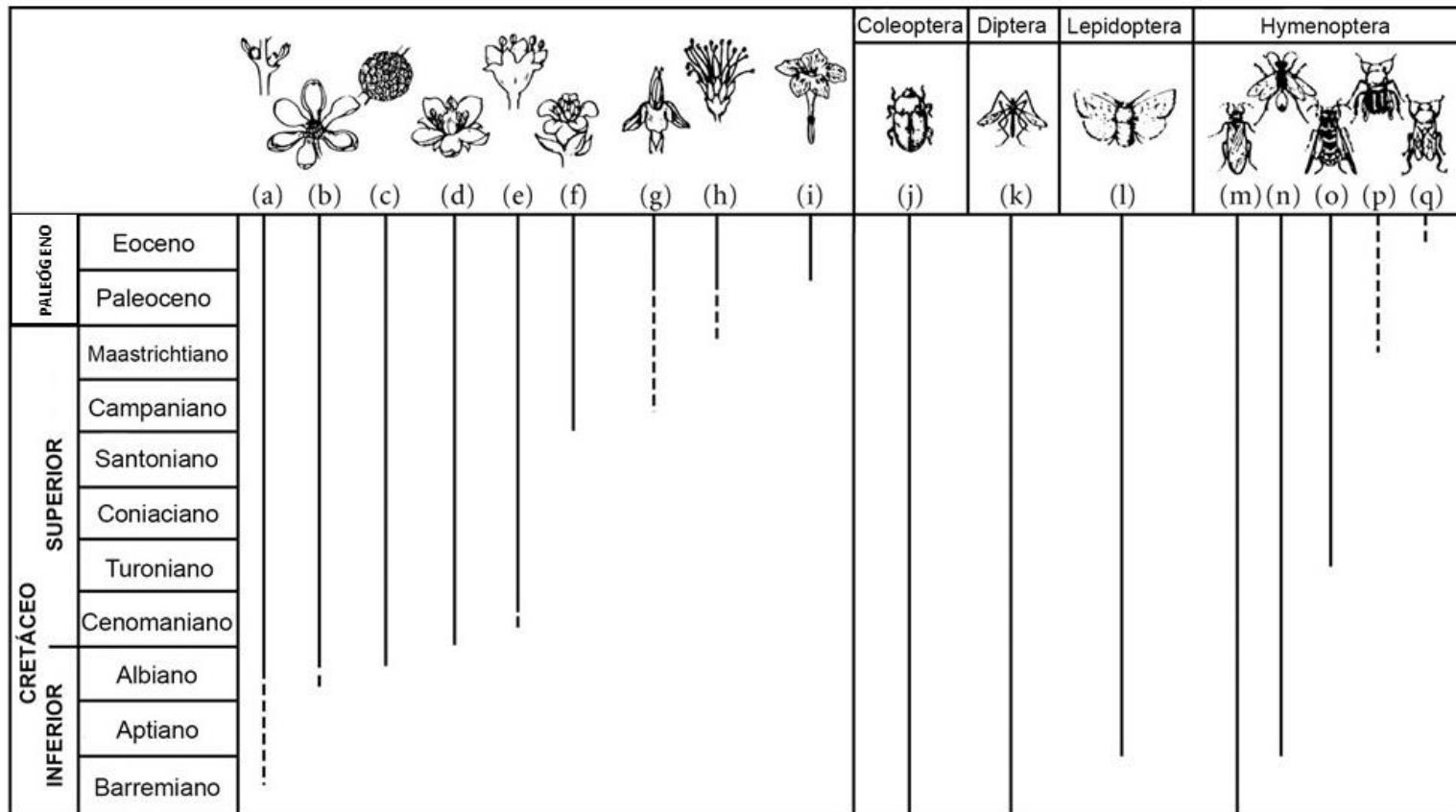
O período Cretáceo compreende o intervalo de tempo que vai desde 145 a 65 milhões de anos, sendo subdividido em duas épocas, Eocretáceo e Neocretáceo (COHEN; FINNEY; GIBBARD, 2013). As correlações cronoestratigráficas do Cretáceo são feitas geralmente utilizando o registro fossilífero, tendo como grupos fósseis mais relevantes deste período os amonoides, belemnoides, ostracodes, foraminíferos planctônicos e nanofósseis calcários para os depósitos de origem marinha, e grãos de pólen e esporos para os depósitos de origem continental (BARNARD, 1973; SKELTON et al., 2003). Além disso, o Cretáceo pode ser considerado como um dos períodos da História da Terra mais expressivos em termos de eventos geológicos de longa duração (LIMA, 1989), pois nesse período se deu o início da separação entre os continentes africano e sul americano (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003) e essa dinâmica exercida na crosta terrestre, impulsionada pela movimentação e separação das placas tectônicas, originou a abertura e instalação do Oceano Atlântico (MENDES et al., 1972; ARAI, 1990; BRITO NEVES, 1990; ASSINE, 1992). Isso resultou em mudanças nos padrões gerais das correntes oceânicas e da circulação atmosférica decorrentes de rearranjos das placas continentais e da intensa atividade de cinturões orogenéticos, que acabaram influenciando os padrões continentais de vento e chuva, resultando em grandes mudanças florísticas sobre os continentes (WOODWARD; WILLIAMS, 1987; BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

Os vários eventos que ocorreram durante o Cretáceo influenciaram consideravelmente a vida continental e oceânica (KELLER, 2008). Podemos destacar as mudanças de temperatura (picos de aquecimento e esfriamento do clima global), as inundações marinhas frequentes, os eventos anóxicos oceânicos, as oscilações no registro de isótopos de carbono e a grande atividade vulcânica. Estes atuaram individualmente ou coletivamente modificando as condições ambientais vigentes, além de provocar extinções e/ou diversificações de diferentes grupos de organismos (BARNARD, 1973; STOLL; SCHRAG, 1996; WEISSERT et al., 1998; WIGNALL, 2001; JENKYNS, 2003; WISSLER et al., 2003; KIDDER; WORSLEY, 2010; FÖLLMI, 2012; SUCERQUIA, 2015).

Durante o Cretáceo Inferior ocorreu um aquecimento gradual desde o limite Aptiano-Albiano até o Cenomaniano (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014). Evidências mostram que as temperaturas e os níveis de CO₂ atmosférico, em geral, foram mais elevados do que os atuais durante todo o período, (FRAKES; FRANCIS; SYKTUS, 1992; BARRON et al., 1993; BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014). De acordo com modelos de circulação geral para o Cretáceo houve um aumento de até 8°C nos fundos oceânicos e valores até quatro vezes maiores de CO₂ na atmosfera (SELLWOOD; VALDES, 2006). O Cretáceo estava em um estado de “efeito estufa” durante praticamente toda a sua duração (BARRON, 1983; HAY, 2008). Porém, há evidências de que houve intervalos episódicos mais frios, e que a existência de gelo polar teria ocorrido apenas em curtos intervalos de tempo neste período (HAY, 2008).

As mudanças climáticas e geográficas que ocorreram no planeta durante o Cretáceo afetaram a paleobiota, por exemplo, as grandes inovações evolutivas apresentadas por alguns répteis (dinossauros, ictiossauros, plesiossauros e pterossauros) foram atribuídas à deriva continental, promovendo modificações por vicariância até sua extinção no final do Cretáceo (SKELTON et al., 2003). Além disso, neste mesmo momento ocorreu a primeira diversificação das angiospermas e a co-evolução dos insetos (Fig. 1). Este grupo vegetal acabou por passar a dominar todo o ambiente durante o Cenozoico (CRANE; LIDGARD, 1989; BENTON, 2008).

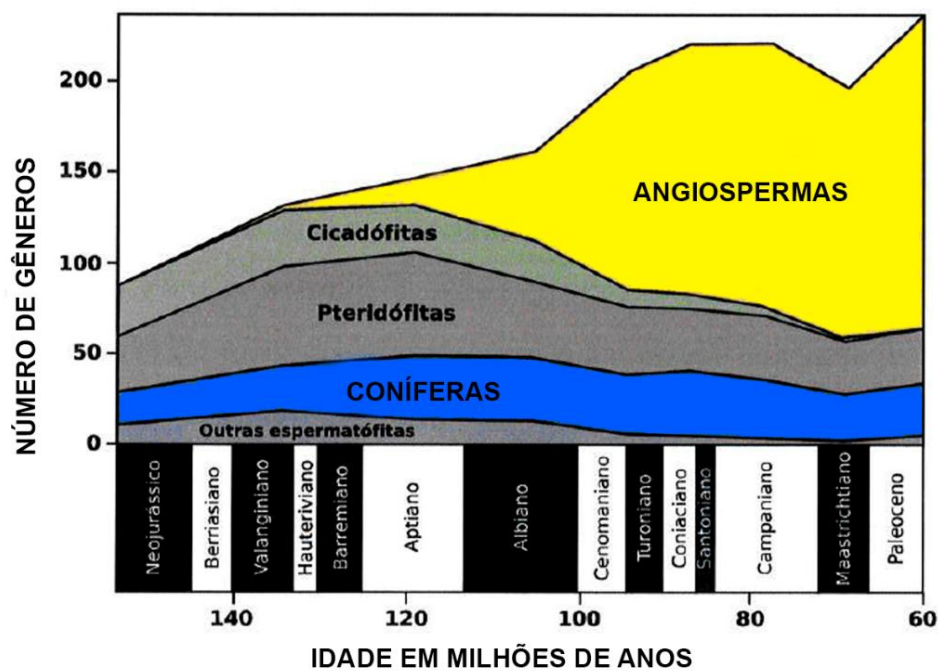
Figura 1 - A co-evolução de estruturas florais e de insetos polinizadores durante todo o Cretáceo e da primeira parte do Paleógeno. Alguns dos principais tipos florais são: (a) pequenas flores simples, (b) flores com numerosas partes, (c) pequenas flores unissexuais, (d) flores com partes dispostas em verticilos de cinco, (e) flores com pétalas, sépalas e estames inseridos acima do ovário, (f) flores com pétalas fundidas, (g) flores bilateralmente simétricas, (h) flores de tipo pincel, e (i) flores profundas em funil. Os insetos polinizadores incluem (j) besouros, (k) moscas, (l) mariposas e borboletas e (m-q) vários grupos de vespas e abelhas: (m) Symphyta, (n) Sphecidae, (o) Vespoidea, (p) Meliponinae e (q) Anthophoridae.



Fonte: Retirado de Benton e Harper (2009).

A radiação das plantas com flores durante o Cretáceo representa um marco evolutivo uma vez que os ecossistemas que antes eram dominados por gimnospermas foram sobrepostos por angiospermas, dentro de um período de tempo que durou aproximadamente 30 milhões de anos (HEIMHOFER; HOCHULI, 2010) (Fig. 2). Apesar da importância dessa profunda transformação ecológica, muitos aspectos relacionados a este momento, à composição da paleoflora e à distribuição espacial das primeiras angiospermas ainda estão mal documentados (HEIMHOFER E HOCHULI, 2010). As informações sobre a composição e a estrutura das comunidades de plantas tropicais do Cretáceo, antes e durante a ascensão das angiospermas, permanecem limitadas (MORLEY, 2000; FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2001a; JACOBS, 2004).

Figura 2 - Abundância dos principais grupos de plantas desde o Jurássico até o Paleoceno.



Fonte: Retirado de Crane (1987).

Devido à escassez de microfósseis de plantas no Norte do Gondwana e ao domínio quase total das angiospermas em ambientes tropicais modernos, a compreensão sobre os ecossistemas de baixa latitude do Cretáceo Inferior tem se tornado difícil (DOYLE; JARDINÉ; DOERENKAMP, 1982; RUSSELL; PAESLER, 2003). Além das samambaias, coníferas, gnetófitas, cicadáceas, bennettitales, as angiospermas representam um componente essencial

das paleofloras equatoriais Aptiano-Albianas (HUGHES, 1994; CRANE; FRIIS; PEDERSEN, 1995; FEILD et al., 2004; FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006; FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). Diferente do registro escasso de macrofósseis, o registro de pólenes de angiospermas forma um componente comum de microfloras de baixa latitude e representa, até então, a única janela direta para a fase inicial da evolução das angiospermas (DOYLE et al., 1977; 1982; FEILD; CHATELET; BRODRIBB, 2009). Uma rara exceção é representada pelos estratos do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, que além de possuir um rico registro de pólenes também possui macrofósseis de plantas bem preservados, muitas vezes completos e, portanto, de grande interesse paleobotânico (HEIMHOFER; HOCHULI, 2010; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; SARAIVA et al., 2015). No entanto, as descobertas de macrofósseis estão restritas a um único horizonte rico em fósseis dentro da Formação Crato e fornecem pouca informação sobre as mudanças da comunidade vegetal dentro de um intervalo estratigráfico até o momento (HEIMHOFER; HOCHULI, 2010; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007).

1.2. DIVERSIDADE DA FLORA DO GRUPO SANTANA

A paleoflora do Grupo Santana de maneira geral inclui várias plantas com esporos, mas é dominada por plantas com sementes, incluindo gimnospermas e angiospermas (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). É conhecida por ser relativamente diversa, mas com muitos elementos ainda não descritos. São conhecidos até o momento 35 táxons entre pteridófitas (7%), gimnospermas (70%) e angiospermas (23%) (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2003; SUCERQUIA, 2006; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012; SARAIVA et al., 2015; SAYÃO et al., 2015). Além dos dados sobre a macroflora, as informações palinológicas também revelam uma grande variedade de pteridófitas e de plantas com sementes (LIMA, 1989; HEIMHOFER; HOCHULI, 2010). Essa é considerada uma das poucas floras do Norte do Gondwana que tem sido estudada continuamente e, portanto, fornece uma visão relativamente detalhada da composição e da diversidade florística nesta área paleoequatorial (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011).

As plantas fósseis do Grupo Santana, especialmente as da Formação Crato, não são apenas notáveis devido à sua beleza, mas são igualmente especiais em relação ao seu valor

científico, representando o declínio das gimnospermas e o início da radiação das angiospermas (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA; LOVERIDGE, 2007). Muitos destes fósseis estão preservados praticamente inteiros, com raízes, caules, folhas, esporângios ou estruturas florais conectadas, além da presença de paleosolo em alguns espécimes (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA; LOVERIDGE, 2007; FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). Os fósseis quase completos são de imensa importância para os paleobotânicos, que muitas vezes têm que lidar com órgãos dispersos, dos quais a conexão natural permanece desconhecida, até que um espécime mais completo seja encontrado (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA; LOVERIDGE, 2007). Embora os fósseis mais completos sejam destaque, por outro lado há a ocorrência de fragmentos de plantas que complementam os dados sobre a paleoflora da Bacia do Araripe (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Dentre esses fósseis, ainda há a provável ocorrência de carvão vegetal macroscópico (MARTILL et al., 2012; SILVA et al., 2013a).

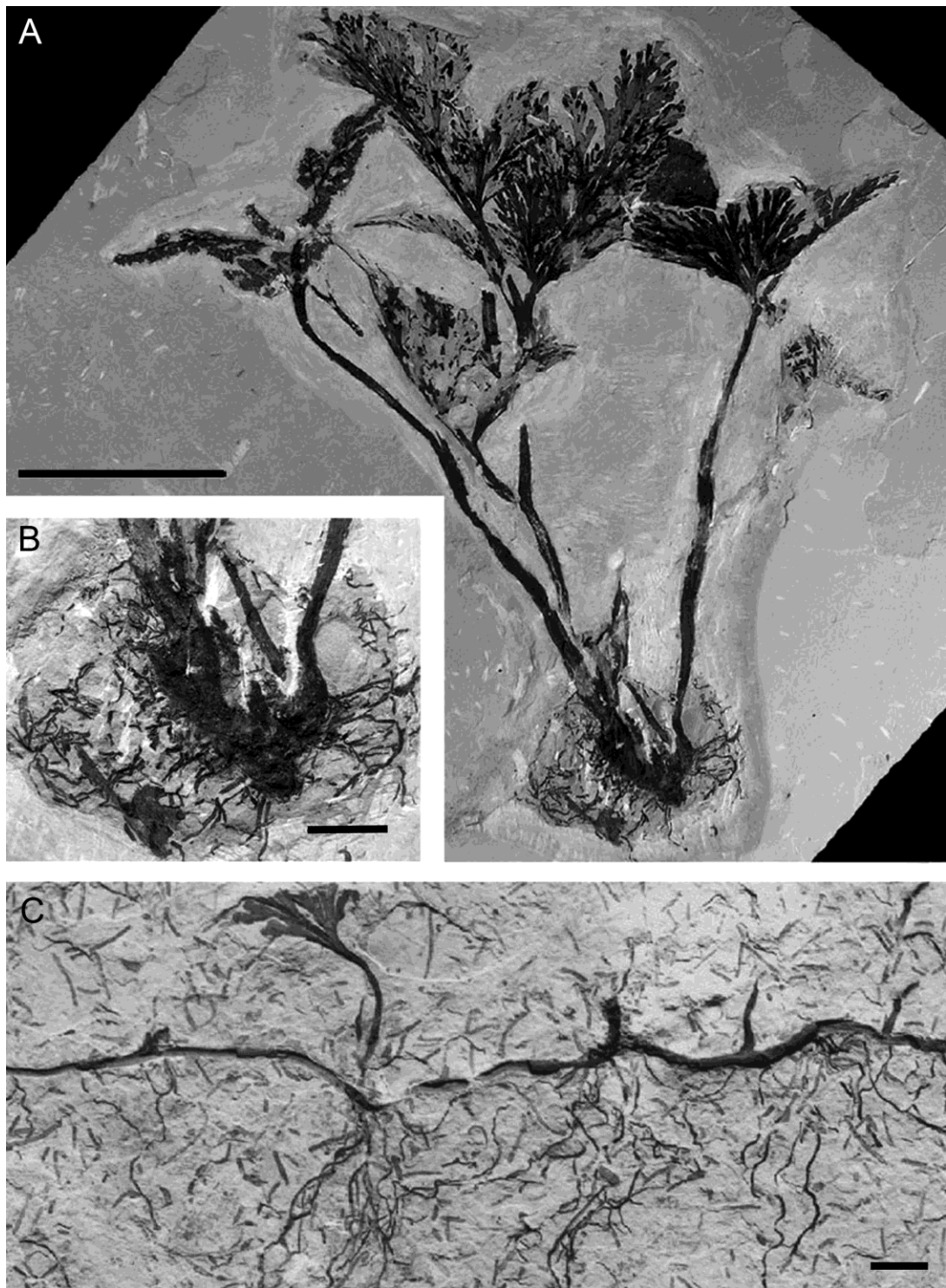
A localização paleogeográfica da paleoflora do Grupo Santana é extremamente importante, pois está inserida dentro da Província Florística Paleoequatorial Árida (VAKHRAMEEV, 1984; MEYEN, 1987). Tendo em vista as crescentes publicações sobre essas plantas, em seguida será apresentada um levantamento dessa paleoflora.

1.2.1. **Pteridófitas**

Os macrofósseis de samambaias, extraordinariamente bem preservados, pertencem a espécie *Ruffordia goeppertii* (Dunker) Seward (Schizaeales, Anemiaceae) descrita para a Formação Crato (Fig. 3) (MOHR et al., 2015). Essa planta extinta e relativamente pequena, exibe frondes dimórficas com pínulas estéreis e férteis, além de esporângios schizaeoides, incluindo esporos cicatriose (MOHR et al., 2015). De acordo com Mohr et al. (2015), a abundância desta samambaia nas rochas da Formação Crato reflete seu papel como cobertura do solo em áreas ensolaradas, possivelmente em habitats semelhantes a savanas, com adaptações para sobreviver ao stress de seca. Sua ocorrência no Norte do Gondwana estende a distribuição paleogeográfica deste táxon. *Ruffordia goeppertii* é conhecida em muitas rochas do Mesozoico através de macro e microfósseis (*Cicatricosisporites* sp.) (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1991; DETTMANN; CLIFFORD, 1992) e possui fortes

relações filogenéticas com o gênero atual *Anemia*, especialmente com *Anemia adiantifolia* (L) Sw. 1806 (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA; LOVERIDGE, 2007).

Figura 3 - *Ruffordia goeppertii* da Formação Crato: A - Espécime completo com frondes estéreis e férteis, rizoma e raízes adventícias. Escala: 50 mm; B - Rizomas. Escala: 10 mm; C - Detalhe da raiz. Escala: 10 mm.



Fonte: Retirado de Mohr et al. (2015).

Algumas plantas mais raras no registro fóssil foram relatadas por Dilcher et al. (2000) – escassos eixos caulinares de pequeno porte – similar a algumas espécies do morfogênero *Schizoneura*, provavelmente compondo a vegetação marginal; e Bernardes-de-Oliveira et al. (2003) descreveram cerca de cinco espécimes relacionados ao gênero *Isoetites*, devido à semelhança com o gênero atual *Isoetes*, por apresentar caules curtos e suculentos (tipo corno), com micrófilas estéreis e férteis, exibindo uma lígula e a abertura do esporângio (ver LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Assim como as plantas atuais, *Isoetites* da Formação Crato pode ter vivido na borda do paleolago.

1.2.2. Gimnospermas

Durante a primeira parte do Mesozoico, além dos períodos anteriores, as gimnospermas foram o componente mais dominante da flora e isto só mudou com a ascensão das angiospermas durante o Cretáceo Médio (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). No Grupo Santana, as gimnospermas estão presentes na forma de coníferas e membros das famílias Araucariaceae, Cheirolepidiaceae, Cicadáceas e Gnetófitas (Fig. 4) (SAYÃO et al., 2015). As gnetófitas são diversas com representantes de Ephedraceae, Welwitschiaceae e gêneros ainda não atribuídos às famílias (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

Vários espécimes das espécies de coníferas encontradas no Grupo Santana representam algumas das famílias que ainda hoje crescem na América do Sul, como as Araucariaceae e as Podocarpaceae, sendo que a última é conhecida no Grupo Santana apenas a partir do registro polínico (LIMA, 1979). Contudo, também existem membros de famílias extintas, incluindo as Cheirolepidiaceae e táxons afins, como *Lindleycladus* sp. Harris, 1979, que apresenta afinidade com Araucariaceae (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). *Lindleycladus* sp. é representada por ramos com folhas aparentemente espessas, cada uma com 22 finas nervuras paralelas, encontrada na Formação Crato (KUNZMANN, L. MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004).

A maioria dos restos de coníferas da paleoflora das formações Crato e Romualdo correspondem a ramos contendo folhas estéreis, conhecidos como *Brachyphyllum obesum* Heer, 1881 (DUARTE, 1985; KUNZMANN, L. MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004). *Brachyphyllum obesum* constitui a espécie mais comum nos estratos da Formação Crato

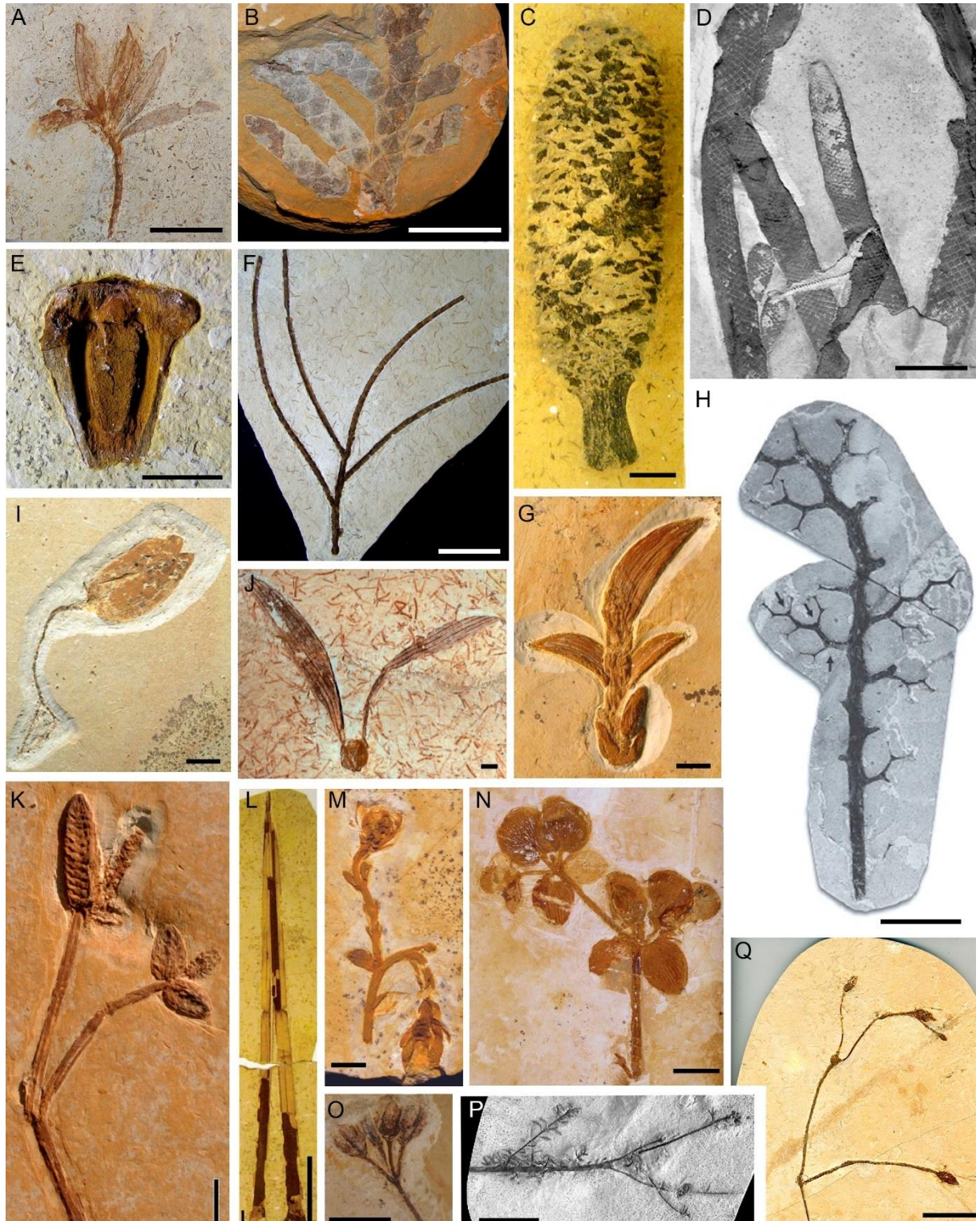
e, provavelmente, algumas sementes isoladas e cones relacionados a Araucariaceae podem pertencer a este gênero (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). Uma conífera de afinidade desconhecida, *Brachyphyllum castilhoi* Duarte, 1985, descrita para as formações Crato (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007) e Romualdo (DUARTE, 1985), é rara em contraste com a espécie *B. obesum* (KUNZMANN, L. MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004). Em *B. castilhoi* os eixos são bastante grossos até os de última ordem e os ramos laterais são curtos e arredondados nas extremidades, além disso, têm muitas folhas pequenas, dispostas helicoidalmente (DUARTE, 1985). Outras três formas relacionadas às araucariáceas também foram descritas para a Formação Crato: escamas destacadas de *Araucarites vulcanoi* Duarte, 1989, folhas destacadas de *Araucaria cartellei* Duarte, 1993 e um estróbilo de *Brachyphyllum insigne* Heer, 1881, conhecido até então, apenas para o Jurássico Inferior da Sibéria (DUARTE, 1993; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Entre os vários cones indeterminados da paleoflora da Formação Crato, Kunzmann et al. (2004) descreveram alguns conectados aos ramos. Eles ainda utilizaram o morfogênero *Araucariostrobus* sp. Krasser 1921, indicando que esses fósseis possuíam afinidade com as Araucariaceae. A presença de araucariáceas está relacionada com condições climáticas especificamente mais secas (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

Muitos espécimes têm sido relacionados também com a Família Cheirolepidiaceae: o gênero *Pseudofrenelopsis* que corresponde a ramos cilíndricos, articulados com nós e entrenós e diminutas folhas dispostas helicoidalmente raramente ocorre na Formação Crato, porém é mais frequente na Formação Romualdo (SUCERQUIA, 2006; LIMA, 2013; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). *Tomaxellia biforme* Archangelsky, 1966, outra cheirolepidiaceae dimórfica com características cuticulares e morfológicas de cones, foi descrita para as camadas da Formação Crato. Possui folhas curtas e coriáceas dispostas helicoidalmente, com estômatos espalhados sobre toda a superfície e no topo além de um botão aberto com folhas mais longas (KUNZMANN et al., 2006). *Duartenia araripensis* Mohr, Schultka, Süss e Bernardes-de-Oliveira, 2012, corresponde a uma conífera com vários ramos laterais, exibindo um padrão anisotômico, com folhas coriáceas típicas de *Brachyphyllum*, tendo sido encontrada apenas na Formação Crato (MOHR et al., 2012). Todas essas cheirolepidiaceas descritas apresentam caracteres morfológicos e anatômicos que corroboram com o seu caráter xerofítico (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

As Gnetales da Formação Crato são comuns e diversas, tendo sido reconhecidos três gêneros - *Gnetum* (Gnetaceae), *Ephedra* (Ephedraceae) e *Welwitschia* (Welwitschiaceae) - cada um com morfologias distintas e com diferentes exigências ecológicas (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). Até o momento, oito espécies foram relacionadas às gnetales: *Cratonia cotyledon* Rydin, Mohr e Friis, 2003, uma planta com dois cotilédones ovados e grandes, arredondados na base e convexos no ápice, com folhas inteiras exibindo nervuras paralelas principais e as secundárias em formato de “Y” (RYDIN; MOHR; FRIIS, 2003); *Welwitschiaprisca austroamericana* Dilcher, Bernardes-de-Oliveira, Pons e Lott, 2005, *Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher, Bernardes-de-Oliveira, Pons e Lott, 2005 e *Welwitschiostrobis murili* Dilcher, Bernardes-de-Oliveira, Pons e Lott, 2005, correspondem, respectivamente, a uma planta com dois cotilédones laterais, à folhas alongadas com formato triangular e nervuras paralelinérveas, e a cones reprodutivos com presença de escamas (DILCHER et al., 2005). *Cearania heterophylla* Kunzmann, Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2009, apresenta ramos vegetativos que compreendem, pelo menos, três níveis de ramificação, com folhas opostas, ovaladas a lanceoladas, dorsoventralmente achatadas, paralelodromas, coriáceas e que variam de tamanho (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2009). *Cariria orbiculiconiformes* Kunzmann, Mohr, Wild e Bernardes-de-Oliveira, 2011 consiste de uma planta com estruturas reprodutivas e vegetativas que ainda estão conectadas aos eixos rastejantes, vegetativos comuns e terminais curtos com órgãos reprodutivos (KUNZMANN et al., 2011). *Itajuba yansanae* Ricardi-Branco, Torres, Tavares, Carvalho e Campos, 2013 é uma planta com ramos que carregam cones femininos terminais e com a haste estriada nos entrenós (RICARDI-BRANCO et al., 2013) e, por último, *Friedsellowia gracilifolia* Löwe, Mohr, Coiffard e Bernardes-de-Oliveira, 2013, representada por vários espécimes quase completos, incluindo mudas, plantas jovens e mais maduras, preservadas com raízes, ramos, folhas e órgãos reprodutivos terminais, que correspondem a cones ovulados (LÖWE et al., 2013). Gnetaleanas efedráceas são atualmente encontradas em regiões áridas, enquanto as welwitschiáceas são encontradas em uma faixa costeira desértica – ambas apresentam características xerofíticas (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

A espécie *Novaolindia dubia* Kunzmann, Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2007 da Formação Crato corresponde a vários ramos laterais com folhas simples e alongadas, e cápsulas globosas achatadas consistindo de duas válvulas (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2007). Esta gimnosperma de afinidade desconhecida parece não apresentar feições adaptativas para clima árido (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

Figura 4 - Táxons de gimnospermas do Grupo Santana: A - *Lindleycladus* sp. (Escala 5 cm); B - *Brachyphyllum obesum* (Escala 2 cm); C - *Araucariostrobus* sp. (Escala 2 cm); D - *Brachyphyllum castilhoi* (Escala 2 cm); E - *Araucarites vulcanoi* (Escala 1 cm); F - *Pseudofrenelopsis* sp. (Escala 4 cm); G - *Tomaxelia biforme* (Escala 4 mm); H - *Duartenia araripensis* (Escala 10 cm); I - *Cratonia cotyledon* (Escala 1 cm); J - *Welwitschiaprisca austroamericana* (Escala 5 mm); K - *Welwitschiostrobus murili* (Escala 5 mm); L - *Welwitschiophyllum brasiliense* (Escala 5 cm); M - *Cearania heterophylla* (Escala 15 mm); N - *Cariria orbiculiconiformes* (Escala 5 mm); O - *Itajuba yansanae* (Escala 5 cm); P - *Novaolindia dubia* (Escala 2 cm); Q - *Friedsellowia gracilifolia* (Escala 5 cm).



Fonte: A-C: autor; D e G: retirado de Mohr et al. (2007); E-F: retirado de Sucerquia (2006); H: retirado de Mohr et al. (2012); I: retirado de Rydin et al. (2007); J-K: retirado de Taylor et al. (2009); L: retirado de Martill et al. (2007); M: retirado de Kunzmann et al. (2009); N: retirado de Kunzmann et al. (2011); O: retirado de Ricardi-Branco et al. (2013); P: retirado de Kunzmann et al. (2007); Q: retirado de Löwe et al. (2013).

1.2.3. Angiospermas

O registro de angiospermas do Grupo Santana está melhor documentado nos calcários laminados da Formação Crato e apresenta especialmente representantes dos clados das magnoliídeas, monocotiledôneas e eudicotiledôneas (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). Além da Formação Crato, a Formação Romualdo apresenta registro de angiospermas, porém é bastante escasso (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012) (Fig. 5).

O destaque deste grupo de plantas na Bacia do Araripe se deu pela excelente preservação de seus fósseis, onde as estruturas florais estão conectadas a partes vegetativas (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). Além disso, os macrofósseis de angiospermas são diversos e, na maioria das vezes, preservados como impressões de partes da planta ou plantas inteiras contendo raízes, caules, folhas e estruturas reprodutivas em conexão orgânica (MOHR; FRIIS, 2000; MOHR; RYDIN, 2002; MOHR; EKLUND, 2003; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; MOHR et al., 2006; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007), embora, frequentemente ocorram folhas isoladas (MOHR; FRIIS 2000; LIMA et al., 2014).

Na Formação Crato muitos espécimes têm sido relacionados às angiospermas basais (Magnoliídeas) que representam a maioria dos registros. No entanto, apenas dois táxons foram formalmente descritos: os membros das Magnoliales *Endressinia brasiliana* Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2004 e *Schenkeriphyllum glanduliferum* Mohr, Coiffard e Bernardes-de-Oliveira, 2012. A presença desses táxons confirma a idade das Magnoliales, previamente inferida apenas por registro de pólen (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004). *Endressinia brasiliana* consiste de um eixo ramificado com as folhas ovadas, simples, estreitamente conectadas e várias flores pequenas no ápice dos ramos (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004). Já *S. glanduliferum* é composta por eixos simples, sésseis e ramificados, com folhas ovadas, contendo glândulas e flores solitárias axilares (MOHR; COIFFARD; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2012). Além disso, várias estruturas florais de *S. glanduliferum* estão preservadas em diferentes estágios de desenvolvimento (MOHR; COIFFARD; BERNARDES-DE-

OLIVEIRA, 2012). Ambas parecem estar adaptadas ao clima seco, seja pela produção de óleos terais ou pelas feições adaptativas xeromórficas (BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2014).

O registro de eudicotiledôneas é escasso, composto por *Araripia florifera* Mohr e Eklund, 2003 e *Hexagyne philippiana* Coiffard, Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2014 encontradas apenas na Formação Crato. *Araripia florifera* é caracterizada por apresentar folhas e flores conectadas a um talo, além de possuir características compartilhadas com vários membros de Laurales, o que a torna uma possível representante extinta desta ordem de plantas (MOHR; EKLUND, 2003). *Hexagyne philippiana* representa o primeiro macrofóssil piperaleano do Cretáceo e consiste de um galho contendo folhas com a venação bem preservada, além da presença de várias flores (COIFFARD; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2014). Sua morfologia demonstra que poderia habitar áreas de sub-bosque em ambientes sombreados (COIFFARD; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2014).

Algumas angiospermas foram descritas como tendo hábito aquático: *Choffatia francheti* Saporta, 1884, angiosperma com afinidade desconhecida encontrada nas rochas da Formação Romualdo. Está representada por hastes finas onde densamente se inserem radículas longas (Duarte, 1985); *Klitzschophyllites flabellatus* Mohr e Rydin, 2002, tem afinidade com as monocotiledôneas e possui ramos articulados com folhas flabeladas, margem serrilhada e glândulas secretoras de sais (MOHR; RYDIN, 2002). Esta espécie foi encontrada nas formações Crato e Romualdo (DUARTE, 1985; MOHR; RYDIN, 2002; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012); *Pluricarpellatia peltata* Mohr, Bernardes-de-Oliveira e Taylor, 2008 está relacionada provavelmente a uma linhagem basal de Nymphaeales da Formação Crato e consiste de uma planta com folhas pecioladas, ovadas, peltadas, elípticas e algumas flores (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; TAYLOR 2008); *Iara iguassu* Fanton, Ricardi-Branco, Dilcher e Bernardes-de-Oliveira, 2006 representa provavelmente uma linhagem de plantas aquáticas com flores, não relacionadas a monocotiledôneas ou eudicotiledôneas existentes e que tem o caule com ramos verticilados, da Formação Crato (FANTON et al., 2006); *Jaguariba wiersemaniana* Coiffard, Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2013 é um membro de Nymphaeaceae e apresenta uma morfologia claramente adaptada aos ambientes aquáticos tendo sido encontrada apenas na Formação Crato. As folhas de *J. wiersemaniana* são simples, pecioladas e decurrentes que portam diretamente um rizoma (COIFFARD; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2013a); e *Spixiarum kipea* Coiffard, Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2013 que pertence à família Araceae, uma monocotiledônea da Formação Crato com raízes altamente

ramificadas, lateralmente finas e folhas pecioladas (COIFFARD; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2013b).

Figura 5 - Táxons de angiospermas do Grupo Santana: A - *Endressinia brasiliana* (Escala 1 cm); B - *Schenkeriophyllum glanduliferum* (Escala 1 cm); C - *Araripia florifera* (Escala 2 cm); D - *Hexagyne philippiana* (Escala 1 cm); E - *Choffatia francheti* (Escala 2 cm); F - *Klitzchophyllites flabellatus* (Escala 1 cm); G - *Pluricarpellatia peltata* (Escala 2 cm); H - *Iara iguassu* (Escala 2 cm); I - *Jaguariba wiersemaniana* (Escala 2 cm); J - *Spixiarum kipea* (Escala 3 cm).



Fonte: A: retirado de Taylor et al. (2009); B: retirado de Mohr et al. (2013); C, F: Sucerquia; D: retirado de Coiffard et al. (2014); E: retirado de Duarte (1985); G: retirado de Mohr et al. (2008); H: retirado de Fanton et al. (2006); I: retirado de Coiffard et al. (2013a); J: retirado de Coiffard et al. (2013b).

1.3. RECONHECIMENTO DE CARVÃO VEGETAL (*CHARCOAL*) MACROSCÓPICO

Carvão vegetal (*charcoal*) macroscópico fóssil, ocorre predominantemente como o produto de um incêndio (KUHNBUSCH; CRUTZEN, 1996; BIRD, 1997; SCHMIDT; NOACK, 2000) e possui duas características fundamentais: primeiro, as estruturas anatômicas da planta ficam preservadas em pequenos fragmentos com tamanhos de poucos micrômetros (SCOTT, 2001) que permite a identificação taxonômica; segundo, é relativamente inerte (SCOTT; GLASSPOOL, 2007), sendo, portanto, facilmente preservado no registro fóssil (SCOTT; JONES, 1991a; SCOTT, 2000). Macroscopicamente, os fragmentos de madeira exibem cor e traços pretos, brilho sedoso e microscopicamente suas paredes celulares estão homogeneizadas quando observadas sob o Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV). Tais características são consideradas diagnósticas para *charcoal* (por exemplo, JONES; CHALONER, 1991; SCOTT, 1989; 2000; 2010) e são evidência direta para a ocorrência de incêndios paleovegetacionais (SCOTT, 2010).

Evidências de paleoincêndios vegetacionais na forma de *charcoal* podem ser encontradas em diferentes quantidades associadas às mais diversas idades geológicas, desde o Siluriano (EDWARDS; AXE, 2004; GLASSPOOL; EDWARDS; AXE, 2004) até o Quaternário (MACDONALD et al., 1991; SCOTT, 1989; 2000; SCOTT; GLASSPOOL, 2006), confirmando a afirmativa de Glasspool et al. (2004) sobre a sua frequência desde o surgimento da vegetação terrícola (PYNE, 1982). Além disso, é o indicativo mais confiável da ocorrência/manifestação de incêndios vegetacionais em ambientes pretéritos e atuais (HARRIS, 1958; SCOTT, 1989; 2000).

Os estudos sobre a ocorrência dos paleoincêndios são abundantes para muitos períodos e regiões, mas podem ser raros em outros (SCOTT, 2000; SCOTT, 2010). O Paleozoico Superior é um exemplo dessa discrepância, tendo diversos trabalhos relatando em detalhe a anatomia de carvão, significado paleoambiental e frequência de ocorrência no Hemisfério Norte (SANDER, 1987; SANDER; GEE, 1990; SCOTT, 1990; SCOTT; JONES, 1994; FALCON-

LANG, 2000; WANG; CHEN, 2001; UHL; KERP, 2003; DIMICHELE et al., 2004; UHL et al., 2004; 2008), enquanto no Hemisfério Sul as publicações ainda são escassas e muito recentes (JASPER et al., 2011; MANFROI et al., 2015; DOS SANTOS et al., 2016).

Apesar de ser comum a ocorrência de carvão vegetal macroscópico em rochas sedimentares (SCOTT, 2003), esse registro é frequentemente negligenciado por geólogos, sedimentólogos e paleontólogos (SCOTT, 2010). Isto se deve, em parte, à falta de reconhecimento desse material, principalmente pela maioria dos pesquisadores nos trabalhos de campo (JONES, 1993; SCOTT, 2010; ABU HAMAD; JASPER; UHL, 2012). Essa falta de conhecimento ainda é surpreendente dado o elevado nível de descobertas de carvão vegetal, como por exemplo, a ocorrência generalizada de flores de angiospermas no Cretáceo e o seu papel no entendimento da evolução das primeiras angiospermas (FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006). Apesar da relevância de tal trabalho e da abundância de material existem poucos estudos sobre *charcoals* do Cretáceo (HERENDEEN et al., 1999; EKLUND; DOYLE; HERENDEEN, 2004).

Informações anatômicas normalmente são preservadas em carvão vegetal fóssil macroscópico e mesoscópico (SCOTT, 2001). Além disso, o *charcoal* pode flutuar por um tempo considerável (horas, dias ou semanas) antes de afundar (NICHOLS et al., 2000) e, portanto, pode ser transportado a longas distâncias antes de ser depositado e incorporado em sequências sedimentares. Isso faz com que sua deposição possa ocorrer não apenas nas sequências terrestres e não-marinhas, mas também em águas marinhas rasas, próximas à costa, e em sedimentos marinhos mais profundos (MASIELLO; DRUFFEL, 1998). O carvão microscópico, embora não seja taxonomicamente identificável, pode ser encontrado em depósitos oceânicos profundos, fornecendo um importante registro de incêndios vegetacionais (SMITH; GRIFFIN; GOLDBERG, 1973; GRIFFIN; GOLDBERG, 1979; HERRING, 1985; PETERS; HIGUERA, 2007; POWER et al., 2008; MARLON et al., 2008; 2009).

1.3.1. Incêndios vegetacionais no Cretáceo

Incêndios constituem uma parte importante do sistema da Terra nos dias de hoje (BOWMAN et al., 2009), mas a função desse processo ao longo do tempo profundo apenas começou a ser explorado nas últimas décadas (PAUSAS; KEELEY, 2009; BELCHER et al.,

2010a, b; GLASSPOOL; SCOTT, 2010; HARRISON; MARLON; BARTLEIN, 2010). Até o momento, ocorreram poucas tentativas para avaliar a natureza e a extensão de incêndios no Cretáceo da América do Sul (por exemplo, SCOTT, 2000).

Scott e Collinson (1978) e Harris (1981) publicaram trabalhos sobre a anatomia de plantas cretáceas carbonizadas e alertaram aos paleobotânicos para esse tipo de preservação, abrindo caminho para investigações taxonômicas mais intensas (BROWN et al., 2012). No entanto, foi a descoberta de flores carbonizadas (FRIIS; SKARBY, 1981) e outras estruturas reprodutivas que, posteriormente, impulsionaram a busca de novas localidades com ocorrência de carvão do Cretáceo (BROWN et al., 2012). Vários estudos sobre angiospermas do Cretáceo foram realizados nos últimos 30 anos (ver, FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006 para uma revisão), mas as floras chave do Cretáceo Inferior com flores e estruturas reprodutivas preservadas contêm assembleias de macrofósseis carbonizados (FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006; BROWN et al., 2012). Apesar destes avanços ainda se tem pouca informação sobre a natureza da vegetação propensa ao fogo durante o Cretáceo ou sobre como o fogo afeta e é afetado pelas mudanças nos sistemas de incêndios durante o período (BROWN et al., 2012).

O Cretáceo foi particularmente significativo pois representa um período com altos índices de pCO_2 (HAWORTH et al., 2005) e um *greenhouse* (SPICER, 2003). Estudos usando fósseis de regiões costeiras e interiores continentais indicam diferenças climáticas distintas entre os dois (SPICER et al., 2008). Os modelos concordam que durante o Cretáceo Inferior os níveis de pO_2 aumentaram acentuadamente e posteriormente declinaram gradualmente (BERGMAN; LENTON; WATSON, 2004; BERNER, 2009; GLASSPOOL; SCOTT, 2010), o que pode ter propiciado a ocorrência de incêndios durante este período. Além disso, a atividade de relâmpagos aumenta com a temperatura do ar (PRICE; RIND, 1994) e assim, a atividade de relâmpagos no Cretáceo pode ter sido semelhante ou maior que atualmente, se estendendo até latitudes mais altas (BOND; SCOTT, 2010). Evidências de evaporitos, minerais argilosos e anéis de crescimento de árvores também indicam que durante o Cretáceo existiam áreas sazonalmente secas propícias aos incêndios (BEERLING; WOODWARD, 2001; FINKELSTEIN et al., 2005).

Brown et al. (2012) listaram em seu trabalho apenas um único registro de *charcoal* para o Cretáceo do Brasil e um para o Cretáceo da Argentina, somando apenas dois registros para toda a América do Sul: Formação Kachaike (Cretáceo Inferior, Bacia Austral) na Patagônia, Argentina (PASSALIA, 2007) e Formação Romualdo (Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe) do

Nordeste do Brasil (MARTILL et al., 2012). Em ambos os casos, os autores não forneceram informações sobre a presença de paredes celulares homogeneizadas nos fósseis ou outras características diagnósticas de carvão vegetal macroscópico para este material específico. Além destes, mais recentemente, o registro de *macro-charcoal* foi identificado no Cretáceo Inferior (Formação Serra do Tucano, Aptiano-Albiano) de Roraima (Norte do Brasil) por Dos Santos et al. (2016), com a diferença de que a homogeneização das paredes celulares foi claramente registrada.

1.4. OBJETIVOS

1.4.1. **Geral**

Realizar um estudo paleobotânico do Grupo Santana com ênfase na descrição de vegetais fósseis provenientes da Formação Crato, além da descrição de carvão vegetal macroscópico encontrado nas formações Crato, Ipubi e Romualdo.

1.4.2. **Específicos**

- Realizar coletas sistematizadas nas minas de extração de calcário laminado (Formação Crato), nas pedreiras de extração de gipsita (Formação Ipubi) e nos afloramentos da Formação Romualdo;
- Analisar e descrever os exemplares de carvão macroscópico vegetal em cada uma das formações;
- Realizar a determinação taxonômica dos componentes florísticos encontrados, ampliando os registros paleobotânicos do Grupo Santana.

2. ESTRUTURA DA TESE

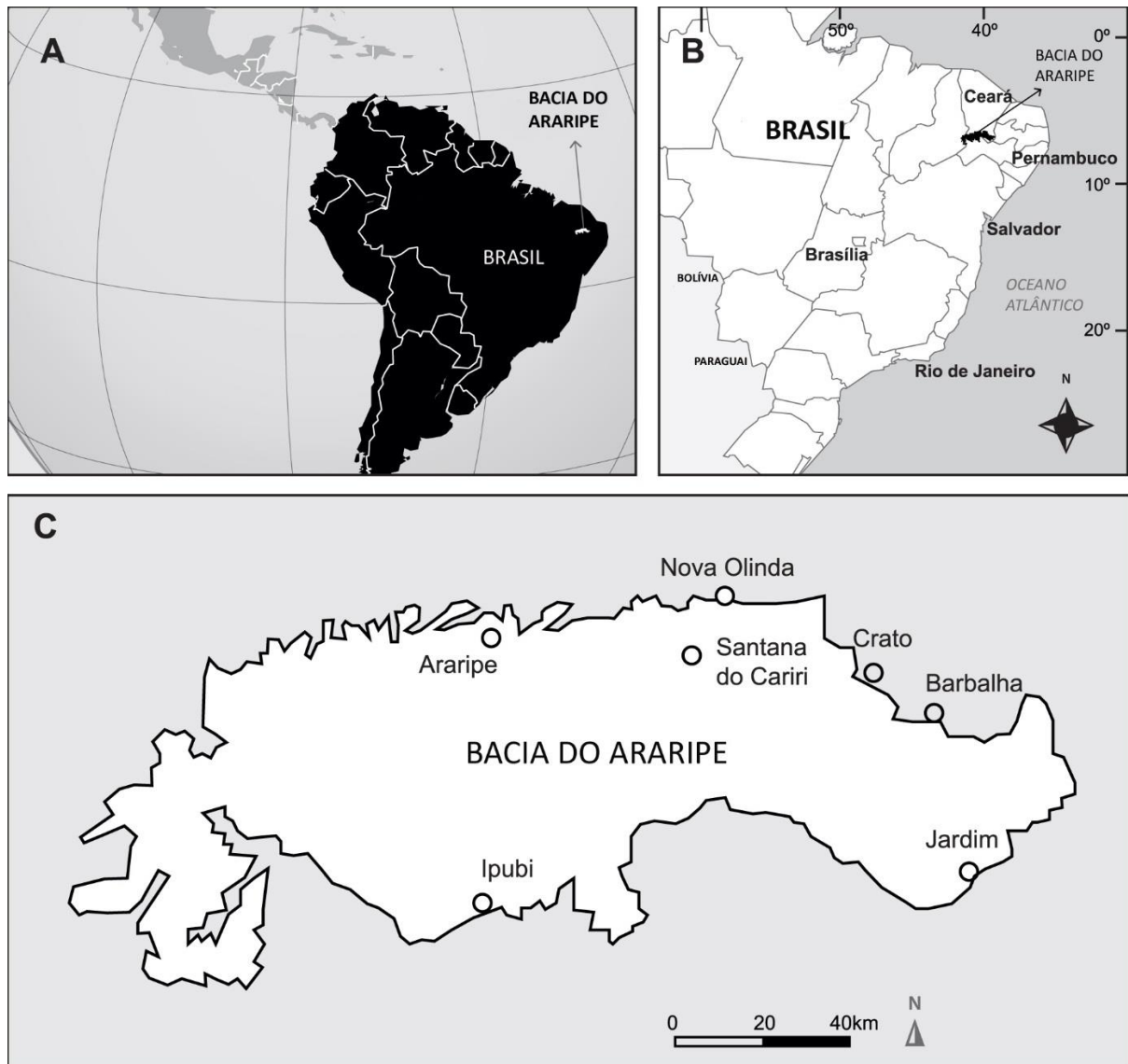
A presente tese é composta de uma introdução com o estado da arte sobre o tema abordado. O terceiro capítulo aborda as características da área de estudo: geologia e paleontologia dos estratos de onde os fósseis analisados neste estudo são advindos. O quarto capítulo traz a metodologia utilizada, desde a etapa de campo até os procedimentos laboratoriais. Os resultados da tese estão divididos em três artigos que foram submetidos para publicações em periódicos, cujo escopo atendeu os resultados obtidos em cada artigo e seguiam as especificações do regimento do Programa de Pós-Graduação em Geociências. O manuscrito I: *Uma nova angiosperma da Formação Crato (Bacia do Araripe, Brasil) e comentários sobre as Monocotiledôneas do Cretáceo Inferior* traz a descrição de um novo gênero e espécie de monocotiledônea da Formação Crato, sendo o registro mais antigo da família Smilacaceae, publicado na revista Anais da Academia Brasileira de Ciências. O manuscrito II: *Uma delicada inflorescência de Poaceae (Gramineae), do Cretáceo Inferior do Norte do Gondwana, Formação Crato, Brasil* traz a descrição de uma nova inflorescência de monocotiledônea da Formação Crato, encontrada durante as coletas sistemáticas nos calcários laminado desta formação, sendo o registro mais antigo e mais completo de Poaceae até o momento, submetido para a revista Nature Letters. Finalizando, o manuscrito III: *Fogo no paraíso: múltiplas evidências de paleoincêndios no Fossil Lagerstätte Araripe (Bacia do Araripe, Aptiano-Albiano), Nordeste do Brasil* aborda a ocorrência de charcoal e, conseqüentemente, de paleoincêndios vegetacionais nas formações Crato, Ipubi e Romualdo, submetido para a revista Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.

3. GEOLOGIA REGIONAL

As bacias interiores do Nordeste do Brasil constituem um conjunto de pequenas bacias fanerozoicas, situadas entre as bacias de Tucano-Jatobá, do Parnaíba e Potiguar que embora tenham sido consideradas fragmentos de uma única bacia interior (CORDANI et al., 1984), apresentam estratigrafias particulares, indicando histórias geológicas distintas (ASSINE, 1994). O rifteamento, responsável pela origem e evolução destas bacias, é o resultado dos processos de separação da América do Sul e África (BERTHOU, 1990; MATOS, 1992; MABESOONE, 1996; PONTE; PONTE-FILHO, 1996). De todas, a Bacia do Araripe é considerada a mais extensa das bacias interiores do Nordeste do Brasil e a mais estudada (ASSINE, 1994). É também a mais complexa por apresentar uma evolução poli-histórica (ASSINE, 1990; BRITO NEVES, 1990). Encontra-se dentro da Província Estrutural de “Borborema” (ALMEIDA et al., 1977) que engloba praticamente todo o Nordeste do Brasil, cobrindo rochas do embasamento Pré-cambriano (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Apresenta um formato aproximadamente retangular, com eixo longitudinal na direção W-E e está formada por sequências sedimentares paleozoicas e mesozoicas, estendendo-se atualmente por uma área de aproximadamente 9.000 km², incluindo o Vale do Cariri (ASSINE, 1994). Esta bacia sedimentar localiza-se entre os meridianos 38° 30’ e 40° 50’ de longitude W de Greenwich e os paralelos 7° 05’ e 7° 50’ de latitude S, ocupando parte dos estados do Piauí, Ceará e Pernambuco (ASSINE, 2007) (Fig. 6).

A estratigrafia da Bacia do Araripe é composta por quatro sequências limitadas por discordâncias (ASSINE, 2007). As sequências inferior e juro-neocomiana apresentam-se confinadas nas sub-bacias do Cariri e de Serrolândia, sendo fortemente estruturadas por falhas de direções nordeste e leste-oeste (ASSINE, 1994). Tal estruturação foi consequência da propagação dos eventos tectônicos relacionados à fase rifte das bacias marginais brasileiras (PONTE; PONTE-FILHO, 1996). Os sedimentos aptiano-cenomanianos representam a sedimentação pós-rifte na Bacia do Araripe e apresentam-se sub-horizontais com leve caimento para oeste (ASSINE, 1994). Recobrem em discordância angular as unidades inferiores ou repousam diretamente sobre o embasamento cristalino pré-cambriano/eopaleozoico, o que é comum na porção oeste da bacia (ASSINE, 2007).

Figura 6 - Mapa da Bacia do Araripe. A - Localização da Bacia do Araripe na América do Sul; B - A Bacia do Araripe abrangendo os estados de Pernambuco, Ceará e Piauí, no Nordeste do Brasil; C - Esboço da Bacia do Araripe.



Fonte: Modificado de Sayão et al. (2011).

Geomorfologicamente, a Bacia do Araripe destaca-se na região Nordeste do Brasil pela existência de uma chapada de topo plano, mergulhando suavemente para oeste e limitada por escarpas erosivas e íngremes, denominada de Chapada do Araripe (ASSINE, 2007). Tem uma extensão longitudinal de aproximadamente 180 km no sentido E-W e transversal um pouco variável, ao redor de 50 km N-S. No lado oriental, a altitude aproximada é de 950 m, enquanto no sentido das proximidades da fronteira com o Piauí atinge cerca de 700 m (BRITO, 1990).

Desse modo, as unidades estratigráficas da bacia distribuem-se quase que inteiramente em dois compartimentos geomorfológicos distintos: Vale do Cariri e Chapada do Araripe (ASSINE, 2007). A Chapada do Araripe influencia sobremaneira no clima da região, não só por constituir uma barreira orográfica, mas sobretudo porque os arenitos presentes na sua porção superior constituem um reservatório de água que abastece fontes perenes e riachos existentes em suas bordas, em especial naquelas voltadas para o Vale do Cariri e por isso se tornou importante polo populacional e agrícola no sul do estado do Ceará (BRITO, 1990).

A litoestratigrafia da Bacia do Araripe ainda é objeto de muitos estudos e controvérsias, devido ao grau de complexidade da sua origem e evolução litoestratigráfica (BRITO-NEVES, 1990; PONTE-FILHO, 1992). O trabalho pioneiro sobre sua geologia é o de Small (1913) que subdividiu o registro sedimentar em quatro unidades (Conglomerado Basal, Arenito Inferior, Calcário Sant'Anna e Arenito Superior) (ASSINE, 1992), mas as bases da litoestratigrafia dessa bacia foram estabelecidas por Beurlen (1962; 1963) que redefiniu e renomeou essas formações para Cariri, Missão Velha, Santana e Exu, para as quais estimou uma espessura sedimentar total de aproximadamente 850 m (ASSINE, 2007).

Após os trabalhos fundamentais de Beurlen na década de 60, surgiram diversos trabalhos e propostas estratigráficas diferentes, a grande maioria com base unicamente em dados de superfície (ASSINE, 2007). Contudo, foi após a década de 80, quando a bacia foi objeto de intensas pesquisas voltadas para a avaliação do potencial petrolífero, é que deu início ao levantamento gravimétrico (RAND; MANSO, 1984) que demonstrou que a espessura sedimentar era muito maior que os 850 m estimados por Beurlen (1962; 1963). Esses dados, atrelados aos trabalhos de mapeamento geológico (GHIGNONE; COUTO; ASSINE, 1986) deram impulso ao conhecimento da estratigrafia da bacia, que foi consolidado com trabalhos posteriores (por exemplo, PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992; PONTE-FILHO, 1992; PONTE; PONTE-FILHO, 1996; NEUMANN; CABRERA, 1999; NEUMANN, 1999; ASSINE, 2007). Muitos outros trabalhos e propostas estratigráficas foram publicados desde então por diversos autores, sendo a maioria com base na litoestratigrafia da bacia com discussões envolvendo tanto a idade quando a nomenclatura mais apropriadas: Beurlen (1962; 1963), Barros (1963), Braun (1966), Silva Santos e Valença (1968), Beurlen (1971), Mabesoone e Tinoco (1973), Lima (1978; 1979), Petri e Fúlfaro (1983), Ghignone et al. (1986), Silva (1986a,b), Ponte e Appi (1990), Assine (1992), Martill e Wilby (1993), Neumann e Cabrera (1999), Neumann (1999), Assine (2007), entre outros.

3.1. GRUPO SANTANA

O Grupo Santana que compreende a “Sequência Tectonosedimentar Pós-Rifte I” é composto pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo, e aflora no entorno de quase todo o sopé da Chapada do Araripe, tanto na porção norte e leste correspondente ao Estado do Ceará, quanto na porção sul correspondente ao Estado de Pernambuco (CHAGAS, 2006). É a unidade mais estudada da Bacia do Araripe devido ao seu rico e abundante conteúdo fossilífero, bem como por sua complexidade faciológica. Esta complexidade de fácies sedimentares levou a uma subdivisão da unidade com base tanto em diferenças litológicas quanto no conteúdo paleontológico (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003).

A estratigrafia do Grupo Santana foi reavaliada por Assine et al. (2014) e Neumann e Assine (2015) que consideraram as formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo dentro Grupo Santana. Aqui, serão abordadas as formações Crato, Ipubi e Romualdo, pois são o foco deste trabalho.

3.1.1. Formação Crato

Inicialmente a Formação Crato foi englobada dentro da denominação Calcário de Sant’Anna (SMALL, 1913), também designada Formação Santana por Beurlen (1962) e posteriormente individualizada como Membro Crato, tendo sido incluído dentro da Formação Santana (BEURLLEN, 1971). Esta unidade lacustre é predominantemente carbonatada e está constituída principalmente por seis unidades que representam uma sedimentação carbonática lacustre interna (NEUMANN et al., 2003). As unidades carbonáticas que variam de poucos metros até 15 metros, estão separadas entre si tanto lateralmente quanto verticalmente, por arenitos e siltitos deltaico-lacustres da Formação Rio da Batateira e por siltitos e folhelhos lacustres (NEUMANN; CABRERA, 1999). Também são observados folhelhos ricos em matéria orgânica associados às unidades carbonáticas (NEUMANN, 1999; SILVA; NEUMANN; CABRERA, 2002).

As seis unidades de sedimentação carbonática lacustre interna foram denominadas, informalmente de C1 a C6 por Neumann (1999). Cada uma destas unidades inclui duas

litofácies principais: uma de ritmito argila-carbonato, situada na base das unidades, e outra litofácies de calcário laminado que é predominante nessas unidades (Fig. 7). As litofácies de ritmito argila-carbonato estão constituídas por finas lâminas claras e escuras intercaladas, de poucos microns a poucos milímetros de espessura. As lâminas escuras, mais finas, são ricas em argilas e contêm abundantes restos vegetais, enquanto as lâminas claras são ricas em carbonato e pobres em matéria orgânica (NEUMANN et al., 2003). Esta litofácies apresenta poucos palinomorfs, mas os fósseis de insetos e peixes são comuns e estão bem preservados (NEUMANN et al., 2003). A calcita é o mineral dominante nas lâminas carbonatadas enquanto a dolomita é escassa ou ausente. Entretanto, a maioria dos cristais de calcita apresentam uma forma romboédrica típica da dolomita (NEUMANN; CABRERA, 1999).

Figura 7 - Mina de extração de calcário laminado da Formação Crato, no município de Nova Olinda, Ceará.



Fonte: autor.

A Formação Crato é um exemplo de *Fossil-Lagerstätte* lacustre: um depósito com preservação excepcional que inclui preservação de tecidos moles (MARTILL; BECHLY; LOVERIDGE, 2007; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012; SARAIVA et al., 2015; PÊGAS; LEAL; KELLNER, 2016; SAYÃO et al., 2016). Esta formação geológica apresenta uma visão

única de um ecossistema terrestre do Cretáceo Inferior, durante a diversificação das angiospermas e a separação da América do Sul e da África (MAISEY, 1991). O conteúdo fossilífero da Formação Crato inclui uma imensa variedade de fauna e flora, que contém: fragmentos vegetais (CRANE; MAISEY, 1991; MOHR; FRIIS, 2000; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA; LOVERIDGE, 2007; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012), insetos (MARTINS-NETO, 2001), ostracodes (BERTHOU et al., 1994), conchostráceos (CARVALHO; VIANA, 1993), peixes (SANTOS, 1947; CASTRO-LEAL; BRITO, 2004), anfíbios (por exemplo, BAEZ; MOURA; BATTEN, 2009), pterossauros (SAYÃO; KELLNER, 2000; 2006, KELLNER CAMPOS, 2007; PINHEIRO et al., 2011), crocodilomorfos (FIGUEIREDO; KELLNER, 2009; SAYÃO et al., 2016), penas (SAYÃO; SARAIVA; UEJIMA, 2011; PRADO et al., 2016), aves (CARVALHO et al., 2015) e tartarugas (ROMANO et al., 2013).

3.1.2. **Formação Ipubi**

A Formação Ipubi é composta principalmente de gesso e anidrita, devido ao sistema lacustre ter se tornado uma solução salina sob condições de clima seco, permitindo a deposição desses evaporitos, com leitos intercalados de folhelhos pirobetuminosos (PONTE; APPI, 1990; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). O ambiente deposicional é interpretado como lagos interiores que se tornaram gradualmente mais salinos devido a uma taxa crescente de evaporação (SILVA, 1988; MENOR; AMARAL, 1991). Com espessura máxima de 30 m, as camadas de gipsita são comuns nas áreas ao redor de Santana do Cariri, mas concentram-se principalmente na porção oeste da bacia, de Ipubi a Araripina (Pernambuco), principal região produtora de gesso no Brasil (ASSINE, 1992). Essas camadas de gipsita (evaporitos) são lenticulares e lateralmente contíguas a folhelhos cinza-esverdeados, carbonatos e ou mesmo arenitos (ASSINE, 1992) (Fig. 8). Nos estratos da Formação Ipubi, foram encontrados ostracodes, conchostráceos, restos de vegetais carbonizados ainda não identificados, peixes, coprólitos, tartarugas relativamente bem preservadas e um dinossauro terópoda (OLIVEIRA et al., 2011; SILVA et al., 2013b).

Figura 8 - Afloramento da Formação Ipubi na Mina Pedra Branca, Município de Nova Olinda, Ceará.



Fonte: autor.

3.1.3. Formação Romualdo

Os primeiros estudos científicos sobre a Formação Romualdo foram iniciados no século XIX (GARDNER, 1841; AGASSIZ, 1841; WOODWARD, 1887) e a pesquisa permaneceu intensa desde então (por exemplo, FARA et al., 2005; SARAIVA et al., 2007; VILA NOVA et al., 2011). Vários autores observaram variações litológicas e paleontológicas entre os níveis de concreções da Formação Romualdo (por exemplo, JORDAN; BRANNER, 1908; MAISEY, 1991; SARAIVA et al., 2007). De fato, cada tipo litológico de concreção contém fósseis que representam uma assembleia particular em termos de composição taxonômica, abundância e distribuição de tamanhos (FARA et al., 2005; SARAIVA et al., 2007). Esta correlação pode estar relacionada a um marco que demonstra uma variação paleoambiental em toda a bacia, durante o Cretáceo (FARA et al., 2005).

A Formação Romualdo, unidade superior do Grupo Santana, é considerada um *Fossil-Lagerstätte* por apresentar fósseis excepcionalmente bem preservados e abundantes,

fornecendo importantes informações sobre a biota cretácea (MAISEY, 1991). Esses fósseis apresentam três características notáveis: são altamente abundantes e ocorrem continuamente ao longo dos flancos da Chapada do Araripe; representam uma biota fóssil excepcionalmente diversificada, com pelo menos setenta espécies somando-se as plantas, vertebrados e invertebrados (por exemplo, MAISEY, 1991; MARTILL, 1993; SARAIVA et al., 2015); os fósseis são excepcionalmente bem preservados (KELLNER, 2002), com muitos espécimes preservados totalmente articulados, além da comum preservação tridimensional e frequente preservação de tecidos moles fosfatizados (em vertebrados e invertebrados), como vasos sanguíneos e músculos fossilizados (KELLNER, 1996; 2002).

Essa formação é composta por folhelhos intercalados a margas e calcários contendo abundantes concreções (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; VILA NOVA et al., 2011) (Fig. 9). A biota encontrada nestas concreções é diversificada, contendo peixes (MAISEY, 1991), crocodilos (PRICE, 1959; RIFF et al., 2010), tartarugas (HIRAYAMA, 1998; OLIVEIRA; ROMANO, 2007), pterossauros (KELLNER; TOMIDA, 2000; BANTIM et al., 2014) e alguns dinossauros (KELLNER; CAMPOS, 2000). Também foram identificados alguns crustáceos (PINHEIRO; SARAIVA; SANTANA, 2014; PEREIRA; CASSAB; BARRETO, 2016), insetos (FREITAS; MOURA; SARAIVA, 2016), microfósseis (COIMBRA; ARAI; CARREÑO, 2002) e uma macroflora de gimnospermas e algumas angiospermas (DUARTE, 1985; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). A enorme concentração de peixes e outros vertebrados neste depósito sugere que ele foi originado devido a um evento de mortandade (FARA et al., 2005; VILA NOVA et al., 2011). No topo da Formação Romualdo, um nível com moluscos marinhos e equinóides atesta um ambiente de condições marinhas (BEURLIN, 1963; 1971; MARTILL, 1993; SALES, 2005; PEREIRA; CASSAB; BARRETO, 2016).

Figura 9 - Escavação realizada no Parque dos Pterossauros em Santana do Cariri, Ceará. As setas mostram as concreções calcárias encaixadas nos folhelhos.



Fonte: Renan Bantim.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. MATERIAL

O material estudado aqui é composto de macrofósseis de vegetais procedentes de três unidades litológicas do Grupo Santana, as formações Crato, Ipubi e Romualdo, da Bacia do Araripe. Os fósseis são geralmente fragmentados, variando entre folhas, fragmentos lenhosos e estruturas reprodutivas. As plantas fósseis provenientes da Formação Crato estão preservadas na forma de impressão/compressão, carbonizados e, às vezes, tridimensionais, substituídas por óxido de ferro e goetita. Os fósseis das formações Ipubi e Romualdo correspondem a pequenos fragmentos incarbonizados, bidimensionais.

O espécime MPSC PL 2400 está depositado no Museu de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (MPSC), localizado na cidade de Santana do Cariri, estado do Ceará. Corresponde a uma folha preservada em face abaxial com a substituição por óxido de ferro. MPSC PL 2400 foi coletado em um afloramento correspondente aos níveis de calcário laminado da Formação Crato, especificamente na pedreira "Mina Demar", cidade de Nova Olinda, Ceará (24M - 0423025E / UTM 9212692N). O espécime foi coletado no nível carbonático C6.

O espécime LPU 904 está depositado no Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, Crato, Ceará. Este fóssil está preservado como compressão por óxido de ferro de coloração castanho-avermelhada, mas com detalhes tridimensionais e foi coletado na Formação Crato durante trabalhos de coletas sistemáticas para esta unidade geológica.

O material que corresponde ao carvão vegetal macroscópico está armazenado na coleção do Laboratório de Paleontologia da URCA e são as amostras precedidas da sigla LPU: 1498, 1560, 1568, 1502, 1561, 1569, 1570, 1571, 1572, 1573, 1574, 1575, 1550, 1568 e 1539. Essas amostras foram coletadas em três localidades da Bacia do Araripe: mina do Demar (24M 0423025E / UTM 9212692N - Formação Crato), Mina Pedra Branca (24M 0421425E / UTM 9210698N - Formação Ipubi) e Jardim (24M 0473654M / UTM 9162393N – Formação Romualdo). Correspondem a fragmentos de caules de coloração preta.

4.2. PROCEDÊNCIA

Os vegetais fósseis da Formação Crato aqui estudados (folha, inflorescência e *macro-charcoal*), são procedentes de duas pedreiras de calcário laminado, que afloram no município de Nova Olinda, no Estado do Ceará. Essas pedreiras são conhecidas localmente como Mina do Val (24M 076795E / UTM 3942942N) e Mina do Demar (24M 0423025E / UTM 9212692N).

Os fósseis provenientes da Formação Ipubi (24M 0421425E / UTM 9210698N) foram coletados na mina de extração de gipsita, Gesso Chaves (Pedra Branca), no Município de Santana do Cariri, no estado do Ceará.

Além disso, foram realizadas duas escavações controladas em localidades amplamente conhecidas por apresentarem rochas da Formação Romualdo: Geossítio Parque dos Pterossauros, Município de Santana do Cariri (24 M 071132E / UTM 394252N) e Município de Missão Velha, Distrito de Jamaru (24 M 0725186E / 3907233N), porém nessas duas escavações os fósseis que apresentavam características macroscópicas de *charcoal* foram analisados microscopamente, mas não apresentaram estruturas diagnósticas desse tipo de material. Desse modo, utilizou-se neste trabalho, um espécime coletado no município de Jardim (24M 0473654M / UTM 9162393N) durante uma escavação controlada.

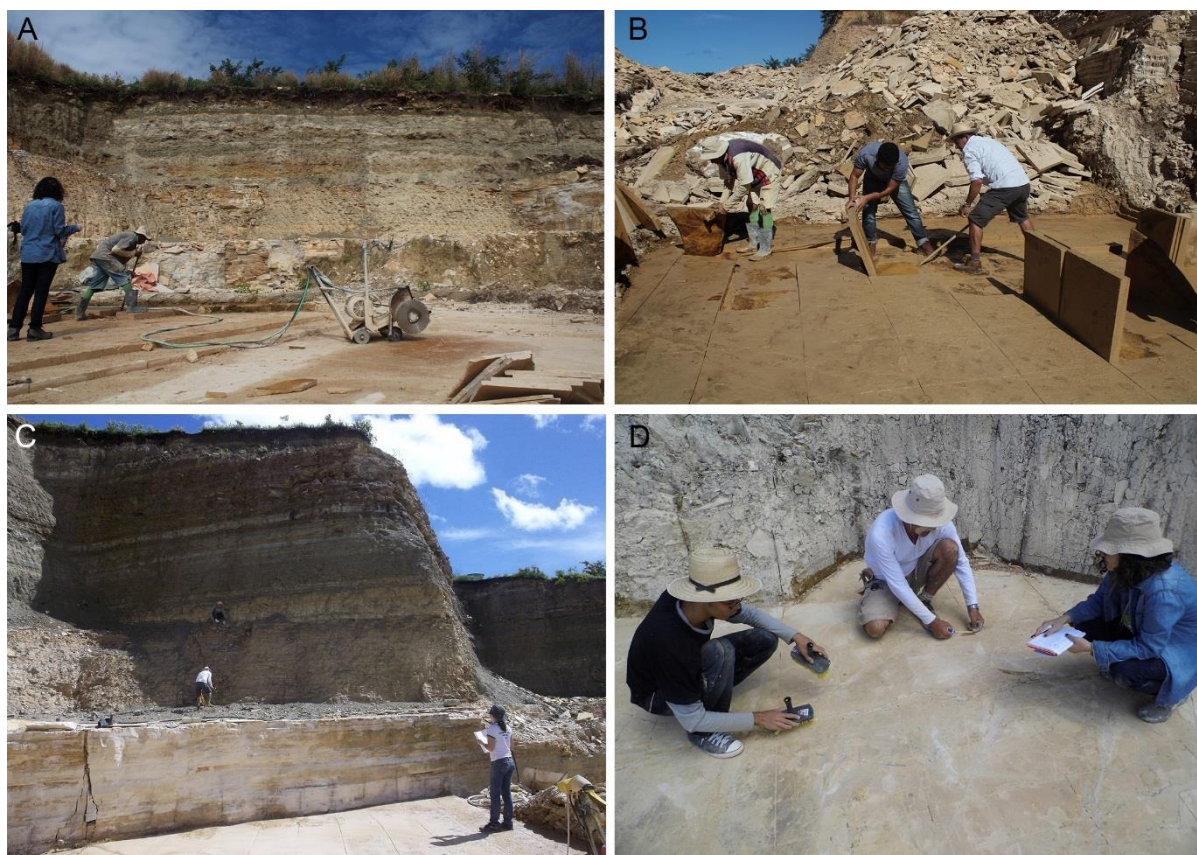
4.3. ATIVIDADES DE CAMPO

Para a coleta das amostras em campo foram utilizados os procedimentos de escavação paleontológica adotadas por Fara et al. (2005) e Saraiva et al. (2007), sendo adaptadas a realidade local de cada afloramento/área prospectada. Dessa forma, os trabalhos de campo foram imprescindíveis e realizados de forma sistemática.

Durantes as coletas na Formação Crato foram observados e anotados os seguintes aspectos dos afloramentos: camadas onde são encontrados os fósseis, identificação máxima de cada espécime ainda no local tendo em vista que nem todos os fósseis puderam ser coletados,

tamanho dos fósseis e grau de preservação (bom/ruim, completo/incompleto, bidimensionais/comprimidos e tipos de fossilização) (Fig. 10).

Figura 10 - Coletas em afloramentos da Formação Crato: A - Acompanhamento da extração de calcário laminado na Mina do Val; B - Detalhe das lajes de calcário laminado sendo erguidas na Mina do Val; C - Vista geral do afloramento na Mina do Demar; D - Informações sendo coletadas sobre os fósseis encontrados em cada nível de calcário laminado, na Mina do Demar.



Fonte: autor.

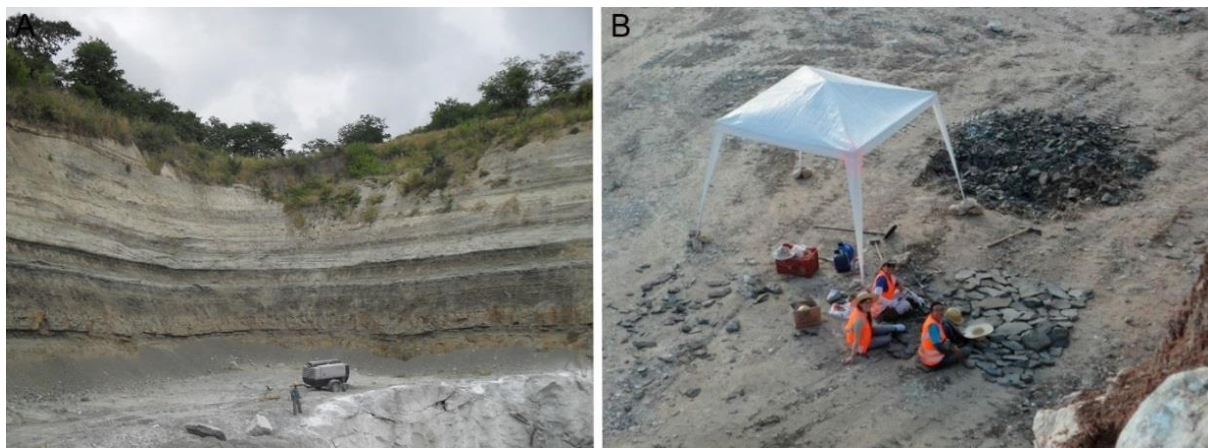
As coletas na Formação Crato não foram limitadas a uma área padrão (forma retangular e com área em torno de 21 m²), procedimento utilizado por Fara et al. (2005) e Saraiva et al. (2007) nas escavações paleontológicas na Formação Romualdo. Devido às dificuldades inerentes a uma única lavra de exploração comercial (tráfego de material e trabalhadores, mudança constante na frente de extração, níveis abandonados, enfolhamento de rejeitos, etc.), procurou-se obedecer aos padrões locais de extração (formas trapezoides e irregulares, com áreas superiores a 50 m²) e delimitação da área para viabilizar a coleta de dados, utilização de quadrantes para demarcação e localização dos fósseis no afloramento.

Durante a retirada das placas calcárias os espécimes foram contados por medidas de m², obedecendo o padrão de corte utilizado pelos mineradores, de 0,5 m x 0,5 m na extração do calcário laminado. A primeira camada de rocha é descartada por ser de baixa consolidação entre as laminações e que fica em contato com a rocha calcária de uso comercial, desprezado pelos mineradores. Para isto, os mineradores utilizam retroescavadeira e caminhões do tipo caçamba para retirada do material indesejado e, assim, dar início a uma nova frente de lavra ou talhado.

Com a retirada do material o afloramento foi limpo e utilizando-se um gabarito padronizado (quadrado de ferro ou uma vareta de madeira) foi realizada a marcação no calcário laminado, auxiliado por barbantes de *nylon* para direcionar o padrão de corte (0,5 m x 0,5 m). A partir disso, utiliza-se uma máquina denominada de policorte, com disco de corte com 20 cm de diâmetro, produzindo blocos de 8 cm a 10 cm de espessura, dependendo da feição estratigráfica que está sendo cortada. Terminado o corte no talhado, foi realizada a marcação dos quadrantes (colunas e linhas) para facilitar a localização dos fósseis nas lajotas calcárias que foram catalogados na ficha de campo. Desse modo, seguem para a rápida retirada dos blocos, visto que os mineradores ganham por dia de produção. Os blocos calcários foram levantados por meio de uma alavanca e ao alcançarem a posição vertical foram abertos segundo os planos de estratificação, utilizando-se martelos e talhadeiras, dividindo-os em três ou quatro lajotas calcárias, com espessuras variando entre 2 a 3 cm. À medida que as lajotas foram separadas dos blocos calcários, verificou-se a ocorrência de fósseis. Caso apresentasse fósseis, a lajota era deitada no seu quadrante de origem e seguiu-se os procedimentos de catalogação dos dados que foram inseridos na ficha de campo. No total, foram amostrados 1.015 espécimes de diferentes grupos (vegetais, vertebrados, invertebrados, etc.).

Os fósseis da Formação Ipubi foram coletados com auxílio de tratores para a remoção de alguns blocos de folhelhos pirobetuminosos acima do nível de gipsita. Os folhelhos foram abertos camada por camada, para obter o máximo de informações sobre os fósseis ali presentes. Cada lâmina retirada media aproximadamente 2 mm de espessura e cada bloco media aproximadamente 1,20 m de espessura. No total, foram coletados 153 espécimes, entre peixes (maioria) e fragmentos muito pequenos de vegetais (Fig. 11).

Figura 11 - Afloramento da Formação Ipubi na Mina Pedra Branca, município de Santana do Cariri, Ceará. A - Vista geral do afloramento. B – Separação dos folhelhos em lâminas para encontrar os fósseis.



Fonte: autor.

As escavações realizadas na Formação Romualdo consistiram inicialmente, da demarcação da área a ser explorada e da retirada do solo. Após essa etapa, deu-se início a retirada dos fósseis tanto presente nos folhelhos como nas concreções calcárias. À medida que as camadas estavam sendo retiradas, anotava-se na ficha de campo os dados: número sequencial para cada espécime (vegetais, vertebrados, etc.), conteúdo fossilífero, partes preservadas, grau de preservação e azimuth. Foram também traçados quadrantes de 1 m², em uma área total de 20 m², para melhor refinamento dos dados. Posteriormente, foi realizada a abertura das concreções encontradas para identificação dos fósseis. No total, foram coletados 562 fósseis (Fig. 12).

Figura 12 - A - Escavação realizada no Geossítio Parque dos Pterossauros; B - Limpeza para exposição da última camada de concreções calcárias; C - Abertura das concreções calcárias após terem sido retiradas do local da escavação; D - Abertura dos folhelhos.



Fonte: autor.

4.4. METODOLOGIAS DE ANÁLISE

Todos os fósseis analisados foram depositados nas coleções do Laboratório de Paleontologia da URCA e Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, e os dados obtidos foram reunidos (catalogados) e interpretados, resultando na confecção do texto final de tese a ser apresentada em forma de artigos.

4.4.1. Preparação dos fósseis

Nesta etapa os fósseis foram preparados nas dependências dos Laboratórios de Paleontologia da URCA (LPU - URCA) e de Biodiversidade do Nordeste (BIONE - CAV/UFPE). Todos os espécimes foram preparados apenas mecanicamente para descobrir as partes que ainda estavam envolvidas pela matriz, provocando o desbaste da rocha. Para isso

foram utilizadas pequenas ponteiros de aço com o auxílio de martelo pena, para retirar pequenas partes da rocha matriz sem se aproximar do fóssil (Fig. 13). As estruturas mais delicadas foram preparadas sob uma lupa de braço articulado com amplificação de 10x. Em todo o processo de preparação o fóssil foi recoberto com resina *Paraloid®* B-72/ Acryloide B-72, um copolímero de etilmetacrilato e metilacrilato que solubilizado em acetona é fundamental para que seja conferida uma maior resistência aos fósseis. Eventuais quebras ocorrentes durante a preparação foram reparadas através da utilização de adesivo a base de cianoacrilato (adesivo instantâneo universal). Alguns fragmentos de espécimes das formações Crato e Romualdo foram limpos com ácido acético (25%) para a remoção de restos minerais aderentes aos fósseis, facilitando a visualização das estruturas sob o MEV.

Figura 13 - Preparação mecânica do espécime LPU 904 utilizando ponteiros e lupa binocular.



Fonte: autor.

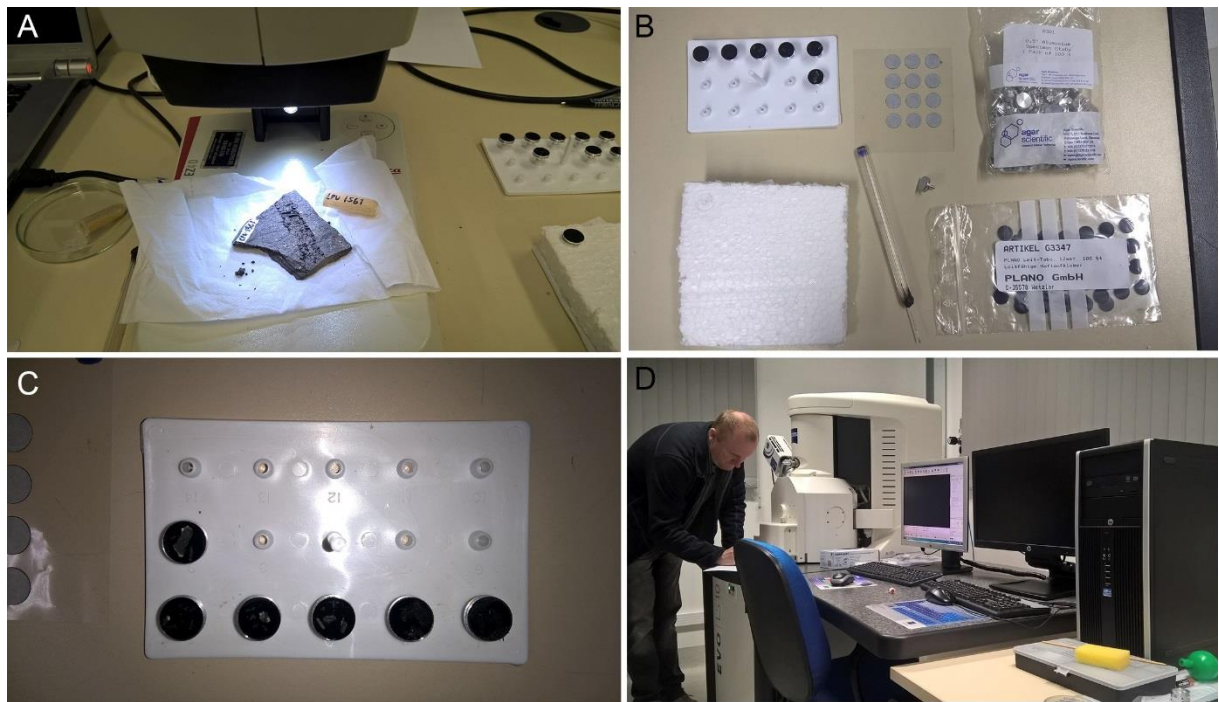
4.4.2. Análises laboratoriais

4.4.2.1. MEV

As amostras, mediante análise sob estereomicroscópio (Zeiss Stemi 2000 - C) com ampliação entre 10 e 40 vezes, obedecendo às definições para *macro-charcoal*, foram extraídas mecanicamente (com utilização de uma pinça, espátula e agulha histológica) dos sedimentos, no Setor de Botânica e Paleobotânica - UNIVATES e armazenadas na coleção de paleobotânica do Laboratório de Paleontologia da URCA, sob a sigla LPU, com as especificações CR para Formação Crato, IP para Formação Ipubi e RO para Formação Romualdo. Essas amostras foram posteriormente montadas em *stubs* com abas adesivas, observando-se principalmente, os maiores tamanhos das amostras identificadas, para análise morfo-anatômica sob Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV-Zeiss EVO LS15). Esta análise foi realizada no Parque Científico Tecnológico do Vale do Taquari (Tecnovates) na UNIVATES (Fig. 14). Aqui, foram analisados ao todo 15 espécimes das três formações geológicas que apresentavam características macroscópicas diagnósticas de *charcoal* (Crato: 3, Ipubi: 9, Romualdo: 3).

Pequenos fragmentos das flores de LPU 904, bem como um fragmento da superfície foliar de MPSC PL 2400 foram submetidos a análise no MEV, no Laboratório de Dispositivos e Nanoestruturas, da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

Figura 14 - Preparação das amostras para serem analisadas no MEV. A - Amostras de *charcoal* sendo separadas da matriz rochosa; B - Montagem dos *stubs* com as amostras; C - Fragmentos de *charcoal* já inseridos no *stub*; D - Amostras são analisadas com o auxílio do MEV.



Fonte: autor.

4.4.2.2. Descrições morfológicas

Para a descrição do espécime MPSC PL 2400 foram tomadas medidas lineares e angulares foram feitas com o uso de paquímetro digital e transferidor (ângulo da base, o ápice, o surgimento das veias secundárias, etc.). As medidas de superfície foram calculadas utilizando a fórmula comprimento x largura x 0,75, como é sugerido pelo Manual de Arquitetura Foliar (ELLIS et al., 2009) que foi usado para descrição da arquitetura foliar e uso adequado da terminologia. O trabalho de Conover (1983) foi utilizado para comparação e identificação taxonômica. Os mapas de distribuição foram elaborados utilizando uma base de dados de paleobiologia (*Paleobiology database*).

Para descrição e identificação taxonômica do espécime LPU 904 foi utilizado o guia ilustrado para identificação de Fanerógamas, Botânica Sistemática (SOUZA; LORENZI, 2012). Além disso, o espécime analisado teve suas características morfológicas e anatômicas

comparadas com descrições, fotos e desenhos de outros fósseis encontrados na literatura paleobotânica e/ou de vegetais recentes.

Macroscopicamente os fragmentos de charcoal exibem uma cor e traços pretos e brilho sedoso. Tais características foram imprescindíveis para a prévia identificação de *macro-charcoal* (JONES; CHALONER, 1991; SCOTT, 2010). Microscopicamente foram observadas a homogeneização das paredes celulares (JONES; CHALONER, 1991). Após a visualização de características diagnósticas para charcoal, foi utilizado o livro Anatomia das Plantas de Esau (EVERT, 2013) para descrição das estruturas anatômicas.

Os espécimes descritos nesta tese foram comparados e, quando possível, estabelecidas as afinidades botânicas e nomeadas conforme as regras do Código Internacional de Nomenclatura Botânica.

5. UMA NOVA ANGIOSPERMA DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE, BRASIL) E COMENTÁRIOS SOBRE AS MONOCOTILEDÔNEAS DO CRETÁCEO INFERIOR

FLAVIANA JORGE DE LIMA^a, ANTÔNIO ÁLAMO FEITOSA SARAIVA^b, MARIA ARLENE PESSOA DA SILVA^c, RENAN ALFREDO MACHADO BANTIM^a, JULIANA MANSO SAYÃO^d

^a*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Acadêmico Hélio Ramos, s/n, Cidade Universitária, 50740-530 Recife, PE, Brasil. flavianajorge@gmail.com, renanbantimbiologo@gmail.com*

^b*Laboratório de Paleontologia, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, s/n, 63100-000 Crato, CE, Brasil. alamocariri@yahoo.com.br*

^c*Laboratório de Botânica Aplicada, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, s/n, 63100-000 Crato, CE, Brasil. arlene.pessoa@urca.br*

^d*Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, Universidade Federal de Pernambuco, Rua do Alto Reservatório, s/n, Bela Vista, 55608-680 Vitória de Santo Antão, PE, Brasil. jmsayao@gmail.com*

Resumo

A paleoflora da Formação Crato é uma das poucas floras equatoriais do Cretáceo Inferior. É diversificada, com muitas angiospermas, especialmente representantes dos clados magnoliids, monocotiledôneas e eudicotiledôneas, confirmando a hipótese de que a diversidade das angiospermas durante a última parte do Cretáceo Inferior era relativamente alta. A morfologia de uma nova monocotiledônea fóssil é estudada e comparada com outros gêneros de Smilacaceae, especialmente quanto a venação. *Cratosmilax jacksoni* n. gen. n. sp. pode ser relacionada com a família Smilacaceae, tornando-se o registro mais antigo da família, até então. *Cratosmilax jacksoni* consiste de uma única folha mesófila com margem inteira, ovada, com ápice e base agudos, quatro ordens de venação e veias principais acródromas. É a primeira

monocotiledônea terrestre descrita para a Formação Crato, pois as monocotiledôneas que foram anteriormente descritas para a mesma formação são consideradas aquáticas. *Cratosmilax jacksoni* é o primeiro registro fóssil da família Smilacaceae no Brasil e o registro mais antigo desta família.

Palavras chave: Bacia do Araripe. *Cratosmilax jacksoni*. Cretáceo. Folha fóssil. Gondwana. Monocotiledôneas.

Introdução

As folhas são os órgãos mais visíveis das plantas, compondo a maioria dos registros de plantas fósseis (WILF, 1997; MOHR; FRIIS, 2000; FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). No entanto, as folhas fósseis, especialmente de angiospermas, são notoriamente difíceis de identificar e são encontradas frequentemente isoladas como impressões ou compressões (CRANE; MANCHESTER; DILCHER, 1990; WILF, 2008). Vários estudos de folhas fósseis do Cretáceo, incluindo análises de padrões de venação e histologia, trouxeram informações úteis sobre as relações sistemáticas das angiospermas e contribuíram significativamente para uma melhor compreensão da evolução de angiospermas primitivas (HICKEY; DOYLE, 1977; UPCHURCH, 1984; UPCHURCH; DILCHER, 1990; FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006).

O tamanho, a forma e o padrão de venação de folhas fósseis são comumente preservados. Materiais orgânicos adicionais como restos cuticulares, são menos frequentes e ocasionalmente também estão presentes (UPCHURCH; DILCHER, 1990; WILF, 2008). No Cretáceo Inferior, a maioria desses registros são provenientes de três depósitos: Grupo Potomac - Estados Unidos (DOYLE; HICKEY, 1976; HICKEY; DOYLE, 1977; UPCHURCH, 1984), Formação Crato - Brasil (MOHR; FRIIS, 2000; MOHR; EKLUND, 2003; MOHR et al., 2006; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; COIFFARD; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2013) e Formação Yixian - China (CAO et al., 1998; WU, 1999; LENG; FRIIS, 2006). O registro de folhas fósseis é útil para estudos evolutivos, assim como as características florais (HICKEY; TAYLOR, 1991). Vários autores usaram a venação foliar para fins taxonômicos e/ou caracterização de espécies em descrições de angiospermas

(MELVILLE, 1969; RIEGER; FOURNIER, 1982; GERBER; LES, 1994; CARPENTER; HILL; JORDAN, 2005; NAGALINGUM, 2007).

As folhas de Smilacaceae são atípicas quando comparadas ao padrão geral mostrado para monocotiledôneas - folhas com veias paralelas - porque exibem venação reticulada entre as veias principais acródromas (INAMDAR; SHENOY; RAO, 1983). Smilacaceae está intimamente relacionada com Liliaceae e, algumas vezes, incluída nesta família (BARRADAS; FIGUEIREDO, 1974). A maioria dos botânicos, no entanto, trata Smilacaceae como uma família distinta (HUTCHINSON, 1973; CRONQUIST, 1981; DAHLGREN; CLIFFORD; YEO, 1985; CONRAN, 1989), que contém tradicionalmente três gêneros: *Ripogonum* Forst e Forst, *Heterosmilax* Kunth e *Smilax* L. (KOYAMA, 1960; HUTCHINSON, 1973; MABBERLEY, 1997; TAKHTAJAN, 1997; CONRAN, 1998; CAMERON; FU, 2000). Recentemente, apenas os gêneros *Heterosmilax* e *Smilax* foram atribuídos a Smilacaceae, sendo o gênero *Ripogonum* desmembrado e colocado em outra família, Ripogonaceae (CONRAN; CLIFFORD, 1985; SOUZA; LORENZI, 2012). A família Smilacaceae geralmente tem um hábito de trepadeira, folhas pecioladas e venação reticulada, com o gênero tipo *Smilax* (INAMDAR; SHENOY; RAO, 1983; CONRAN, 1989) e ocorrência em todo o mundo, nas regiões tropicais e subtropicais da África, das Américas, da Eurásia e da Oceania (ANDREATTA, 1980).

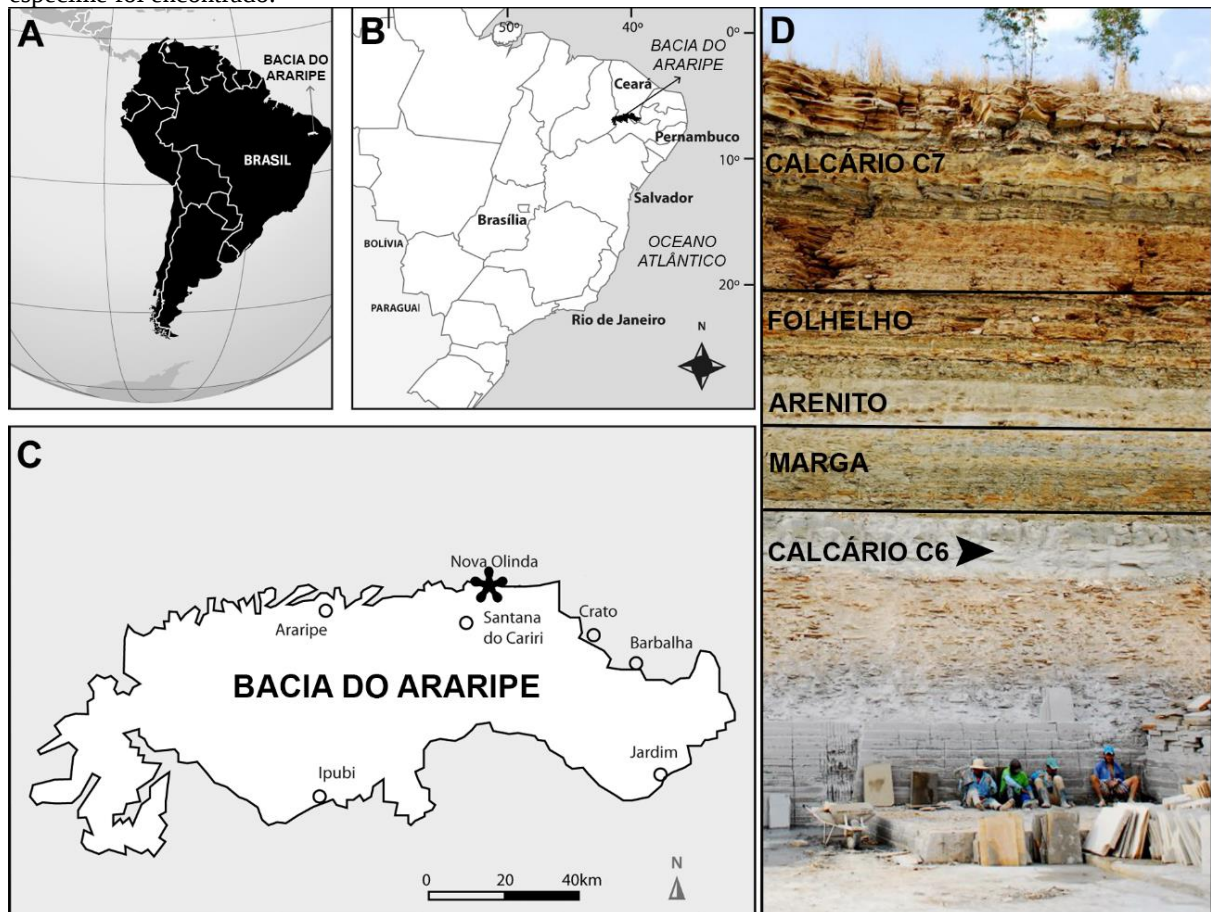
Este trabalho descreve um novo gênero e uma nova espécie de angiosperma fóssil, uma monocotiledônea da Formação Crato (Bacia do Araripe). A paleoflora da Formação Crato é uma das poucas floras equatoriais do Cretáceo Inferior, é diversificada com muitas angiospermas, especialmente representantes dos clados magnoliids, monocotiledôneas e eudicotiledôneas (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011).

Contexto geológico

A Bacia do Araripe está localizada na região Nordeste do Brasil, na parte central da província Borborema (ALMEIDA; HASUI, 1984) (Fig. 15). É uma bacia intracratônica e a bacia interior mais extensa da região (MABESOONE et al., 1994). Por isso, a estratigrafia da Bacia do Araripe é muito complexa e controversa e tem passado por subsequentes mudanças para um maior detalhamento (por exemplo, BEURLIN, 1962; 1971; MABESOONE; TINOCO, 1973; BRITO-NEVES, 1990; PONTE; APPI, 1990; PONTE; PONTE-FILHO,

1996; NEUMANN; CABRERA, 1999; VIANA; NEUMANN, 2002; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; MARTILL, 2007a; ASSINE, 2007; KELLNER et al., 2013). A proposta estratigráfica de Neumann e Cabrera (1999), que realizou uma revisão estratigráfica detalhada da Bacia do Araripe, elevando a Formação Santana para grupo e os membros Crato, Ipubi e Romualdo para formações, é usada aqui.

Figura 15 – A. Localização da Bacia do Araripe na América do Sul. B. Os limites da Bacia do Araripe entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco no Nordeste do Brasil. C. Mapa da Bacia do Araripe indicando a localização aproximada da pedreira Mina do Idemar, município de Nova Olinda, Ceará. D. Perfil da Formação Crato indicando a camada de calcário laminado correspondente ao nível carbonático C6 (NEUMANN; CABRERA, 1999) onde o espécime foi encontrado.



Fonte: Modificado de Sayão et al. (2011). Foto Alan Bastos.

A Formação Crato está posicionada na parte inferior do Grupo Santana e compreende cerca de 5.500 km² da área total (VIANA; NEUMANN, 2002). Consiste principalmente de calcários laminados micríticos de cores variando entre cinza a creme, contendo pseudomorfos de halita (NEUMANN et al., 2003). A Formação Crato (lacustre-carbonática), juntamente com a parte superior da subjacente Formação Barbalha (deltáico), constituem a sequência lacustre

Aptiana-Albiana da fase pós-rift da Bacia do Araripe (NEUMANN et al., 2002; 2003). O registro fossilífero desta formação é abundante e diversificado (MABESOONE; TINOCO, 1973). Os fósseis são encontrados em calcários laminados de ambiente lacustre, desenvolvidos em condições climáticas tropicais, áridas e semiáridas, com longos períodos de clima seco e precipitação periódica (NEUMANN et al., 2003). O conteúdo fossilífero da Formação Crato inclui uma imensa variedade de fauna e da flora, tais como, fragmentos de plantas (CRANE; MAISEY, 1991; MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2003; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012), insetos (MARTINS-NETO, 2001), ostracodes (BERTHOU et al., 1994), conchostráceos (CARVALHO; VIANA, 1993), peixes (por exemplo, SANTOS, 1947; CASTRO-LEAL; BRITO, 2004), anfíbios (por exemplo, KELLNER; CAMPOS, 1986; BAEZ; MOURA; BATTEN, 2009), pterossauros (FREY; MARTILL, 1994; SAYÃO; KELLNER, 2000; 2006; FREY; MARTILL; BUCHY, 2003; KELLNER; CAMPOS, 2007; WITTON, 2008; PINHEIRO et al., 2011), crocodilomorfos (SALISBURY et al., 2003; FIGUEIREDO; KELLNER, 2009) e penas (por exemplo, SAYÃO; SARAIVA; UEJIMA, 2011). Geralmente, a preservação dos fósseis é excelente, conferindo à Formação Crato o status de Lagerstätte (MARTILL; FREY, 1998; KELLNER; CAMPOS, 1999; SAYÃO; KELLNER, 2000; MARTILL, 2007a, b), mais recentemente considerado como Konservat Lagerstätte (SELDEN; NUDDS, 2005).

O espécime MPSC PL 2400 foi coletado em um afloramento correspondente aos níveis de calcário laminado da Formação Crato, especificamente na pedreira "Mina Demar", cidade de Nova Olinda, Ceará (24M - 0423025E / UTM 9212692N). O espécime foi coletado no nível carbonático C6 de acordo com a proposta de Neumann e Cabrera (1999) (Fig. 15D). A maioria das espécies e dos espécimes de plantas fósseis descritas para a Bacia do Araripe não possuem localização estratigráfica e geográfica. Esses fósseis são muitas vezes depositados em coleções dispersas em museus e universidades em todo o mundo. MPSC PL 2400 é a primeira planta fóssil com localização estratigráfica e geográfica precisa descrita para a Formação Crato.

Angiospermas da Formação Crato

A paleoflora da Formação Crato inclui representantes de samambaias, gimnospermas e angiospermas, com predominância de gimnospermas (LIMA, 1978; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Os dados palinológicos e da macroflora revelam uma grande variedade de samambaias e plantas com sementes (LIMA, 1989; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA,

2004; BATTEN, 2007; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; HEIMHOFER; HOCHULI, 2010). É uma das poucas floras do Norte do Gondwana que tem sido estudada continuamente por muitos anos e, portanto, fornece uma visão geral relativamente detalhada da composição e diversidade da flora nesta área paleoequatorial (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). No geral, são reconhecidos aproximadamente 35 táxons, incluindo várias gimnospermas e angiospermas (ver LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012, para uma revisão). A localização paleogeográfica é extremamente importante dentro da Província Florística Equatorial Árida (MEYEN, 1987), possivelmente porque foi onde ocorreu a dispersão das primeiras angiospermas (MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2003).

As angiospermas representam o registro mais conhecido e melhor descrito da paleoflora da Formação Crato, destacando-se no registro fossilífero global devido à preservação de estruturas floríferas conectadas a partes vegetativas (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). Os macrofósseis de angiosperma são diversos e preservados como impressões, às vezes como plantas inteiras contendo raízes, caules, folhas e estruturas reprodutivas em conexão orgânica, embora geralmente ocorram como folhas isoladas (MOHR; FRIIS, 2000; MOHR; RYDIN, 2002; MOHR; EKLUND, 2003; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; MOHR et al., 2006; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). Uma variedade de tipos foliares de angiosperma já foram descritos, demonstrando uma diversidade paleoequatorial moderada durante o Cretáceo Inferior (MOHR; FRIIS, 2000). Exemplos de morfotipos foliares simples foram reportados para a Formação Crato e incluem folhas inteiras, com venação elíptica a obovada, pinada e broquidódroma (MOHR; FRIIS, 2000; MOHR; EKLUND, 2003; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; MOHR; COIFFARD; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2013).

Na Formação Crato muitos espécimes foram anteriormente referenciados as angiospermas basais (magnoliids), representando a maior parte do registro dessas plantas. No entanto, apenas dois táxons foram formalmente descritos: os membros da Magnoliales *Endressinia brasiliana* Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2004 e *Schenkeriphyllum glanduliferum* Mohr, Coiffard e Bernardes-de-Oliveira, 2013. A espécie *E. brasiliana* é o fóssil mais antigo descrito da flora magnolialeana, o que confirma a idade das Magnoliales, inferida previamente apenas por pólen dispersos (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004). Esta espécie consiste de um eixo ramificado com folhas ovadas simples, intimamente conectadas e várias flores terminais pequenas. A espécie *S. glanduliferum* é composta de eixos simples, sésseis e

ramificados, com folhas de tamanho médio, semiovadas, contendo glândulas e flores axilares solitárias. Várias estruturas florais de *S. glanduliferum* estão razoavelmente bem preservadas em diferentes estágios de maturidade.

Os registros de eudicotiledôneas são escassos, compostos apenas por *Araripia florifera* Mohr e Eklund, 2003. Esta espécie está preservada com folhas e flores conectadas a um ramo. A combinação de características compartilhadas com vários membros das Laurales faz de *A. florifera* um possível representante extinto desta ordem (MOHR; EKLUND, 2003).

Algumas angiospermas foram descritas como tendo hábito aquático ocorrendo geralmente na Formação Crato. *Klitzschophyllites flabellatus* Mohr e Rydin, 2002 tem afinidade com monocotiledôneas, esta espécie é conhecida por ramos articulados com folhas flabeladas, margem dentada com possíveis glândulas de sais. *Pluricarpellatia peltata* Mohr, Bernardes-de-Oliveira e Taylor, 2008 provavelmente está relacionada com uma linhagem basal de Nymphaeales e consiste em plantas com flores, com folhas ovadas e pecioladas, peltadas e elípticas. *Iara iguassu* Fanton, Ricardi-Branco, Dilcher e Bernardes-de-Oliveira, 2006, supostamente uma linhagem de plantas aquáticas com flores, não foram relacionadas a monocotiledôneas ou eudicotiledôneas existentes. Possui verticilos de ramos delgados e pode representar um membro extinto. *Jaguariba wiersemaniana* Coiffard, Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2013 é membro das Nymphaeaceae e apresenta uma morfologia claramente adaptada aos ambientes aquáticos. As folhas de *J. wiersemaniana* são simples e pecioladas. *Spixiarum kipea* Coiffard, Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2013 pertence às Araceae. É uma monocotiledônea com raízes altamente ramificadas e lateralmente finas com folhas pecioladas.

Material e métodos

O holótipo de *Cratosmilax jacksoni* nov. gen. nov. sp. está depositado no Museu de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, localizado na cidade de Santana do Cariri, sob o número MPSC PL 2400. A folha está preservada em face abaxial com a substituição da matéria orgânica por óxido de ferro. O espécime foi preparado mecanicamente para mostrar as partes do fóssil que ainda estavam cobertas pela matriz sedimentar (calcário), utilizando a metodologia proposta por Fairon-Demaret et al. (1999). Mais tarde, um fragmento da superfície da folha foi submetido à análise no Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), mas não foi observada nenhuma microestrutura. A preservação do fóssil não permite uma comparação

detalhada de microestruturas com outros fósseis ou qualquer análise sistemática mais profunda. As medidas lineares foram realizadas com um paquímetro digital e o angular (ângulo da base, o ápice, o surgimento de veias secundárias, etc.) com o transferidor em fotos ampliadas. As medidas de superfície foram calculadas de acordo com a fórmula (comprimento x largura x 0,75) sugerida no “Manual of Leaf Architecture” (ELLIS et al., 2009) como a descrição da arquitetura e terminologia da folha. O trabalho de Conover (1983) foi utilizado para comparação e identificação taxonômica. Os mapas de distribuição foram elaborados com base em informações do “Paleobiology Database”.

Resultados

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Divisão Magnoliophyta Cronquist 1981

Classe Monocotyledoneae Cronquist 1981

Ordem Liliales Perleb 1826

Família Smilacaceae Ventenat 1799

Cratosmilax nov. gen.

Espécie tipo: *Cratosmilax jacksoni* nov. sp.

Etimologia: Nome genérico "*Cratosmilax*" (= *Smilax* da Formação Crato) = Crato deriva da Formação Crato, formação geológica da Bacia de Araripe, onde foram encontradas importantes espécies de angiospermas, e smilax = devido à sua semelhança com o gênero *Smilax*, uma Smilacaceae até agora conhecida apenas para o Holoceno.

Diagnose: Igual à espécie tipo

Cratosmilax jacksoni nov. sp. (Fig. 16)

Espécime tipo: Holótipo MPSC PL 2400 depositado no Museu de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, Santana do Cariri – Ceará.

Localidade tipo: Pedreira "Mina Idemar", cidade de Nova Olinda, Ceará. Unidade estratigráfica: Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe. Idade: Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano).

Etimologia: O epíteto específico "*jacksoni*" é em homenagem ao geólogo Francisco Jackson Antero de Sousa, professor e ambientalista. Defensor do patrimônio natural da Bacia do Araripe.

Figura 16 – *Cratosmilax jacksoni* nov. gen. nov. sp. A. Holótipo, espécime MPSC PL 2400. B. Desenho do holótipo enfatizando o padrão de venação. Barra de escala = 150 mm.



Fonte: autor.

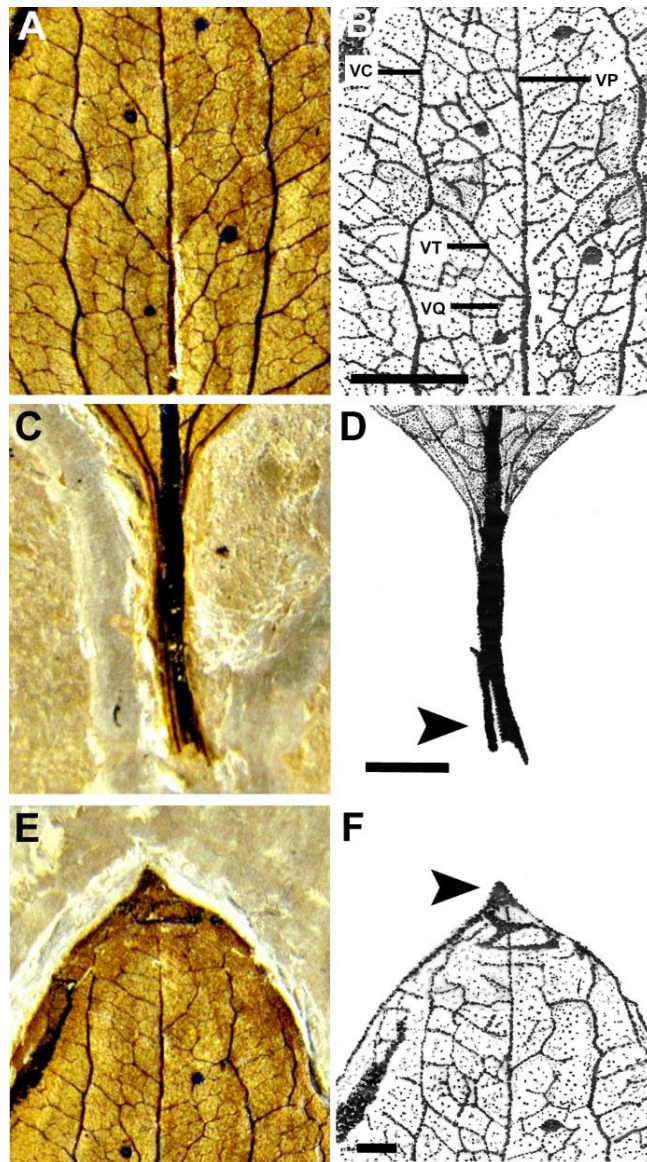
Diagnose: Folha simples, ovada, ápice agudo, base atenuada, margem inteira, peciolada, com pecíolo terminando em uma bainha. A veia principal é proeminente e reta. Dois pares de veias secundárias partem da base da lâmina e terminam na parte superior, se perdendo antes de chegar ao ápice, as veias secundárias não convergem no ápice. As veias secundárias são acródomas e as veias transversais são irregulares. As veias quaternárias finas, reticuladas e subparalelas ortogonais estão presentes entre as terciárias formando um reticulado assimétrico transversal às veias primária e secundária.

Descrição: *Cratosmilax jacksoni* é composta de uma única folha com a margem inteira (430 mm de comprimento por 240 mm de largura) correspondendo a uma folha mesófila. A folha é ovada, com a base (210 mm) maior que o ápice (15 mm) e o centro é de 210 mm de largura. O ápice é agudo em um ângulo de 70° e a base é aguda em um ângulo de 80°. A folha possui um pecíolo longo, acanalado e estriado preservado com 150 mm de comprimento por 2 mm de largura, terminando em uma bainha. O espécime mostra quatro ordens de venação, com veias secundárias acródomas suprabasais (Fig. 17). A veia primária é reta com 430 mm de comprimento e é mais proeminente na porção proximal do limbo e mais fina na porção distal. Existem dois pares de veias secundárias de maneira oposta dística na base da lâmina. As veias secundárias emergem em um ângulo decorrente variando de 5° a 10°, com cursos paralelos que não convergem no ápice, desaparecendo mesmo antes de atingir a borda da folha. As veias secundárias esquerdas convergem no ápice com a veia principal. Provavelmente, a veia secundária direita teria alcançado o ápice também, mas a preservação do espécime não permitiu que essa observação fosse feita.

As veias secundárias são acródomas, formando um ângulo de 10° na base da veia principal. O primeiro par de veias secundárias tem 330-350 mm de comprimento e o segundo par de veias secundárias tem 330-340 mm de comprimento. O ângulo entre a veia principal e o primeiro par de veias secundárias é de aproximadamente 10° e com o segundo par de veias secundárias é de aproximadamente 30°. As veias terciárias são bastante evidentes e formam um reticulado transversal assimétrico em comparação com as veias primárias e secundárias variando de 20 mm a 50 mm. As veias quaternárias finas, reticulado subparalelo ortogonalmente entre a terciária, formando um reticulado assimétrico disposto transversalmente às veias primária e secundária. O ângulo entre a veia principal na margem da lâmina é de aproximadamente 40°.

A margem da folha está dobrando nas áreas medianas e no ápice. Esta característica é observada nas folhas que estão em processo de ressecção (MADER, 1995). Provavelmente, a ressecção ocorreu antes da fossilização do holótipo de *Cratosmilax*. De forma tafonômica, a preservação de toda a folha com ápice delicado e agudo indica nenhum ou pouco transporte (MOHR et al., 2006). O óxido de ferro nos fósseis, geralmente encontrados na Formação Crato, pode torná-los às vezes frágeis e quebradiços.

Figura 17 – A. Detalhe da venação de *Cratosmilax jacksoni* nov. gen. nov. sp. B. Desenho mostrando a presença de quatro ordens de venação: vp – veia primária; vs – veia secundária; vt – veia terciária; vq – veia quaternária. C. O pecíolo longo termina em uma bainha. D. Desenho mostrando os detalhes do pecíolo. E. Ápice foliar agudo. F. Detalhes do ápice agudo formando um ângulo de 70° no desenho. Barras de escala = 10 mm em A-B; 5 mm em C-D; 2 mm em E-F.

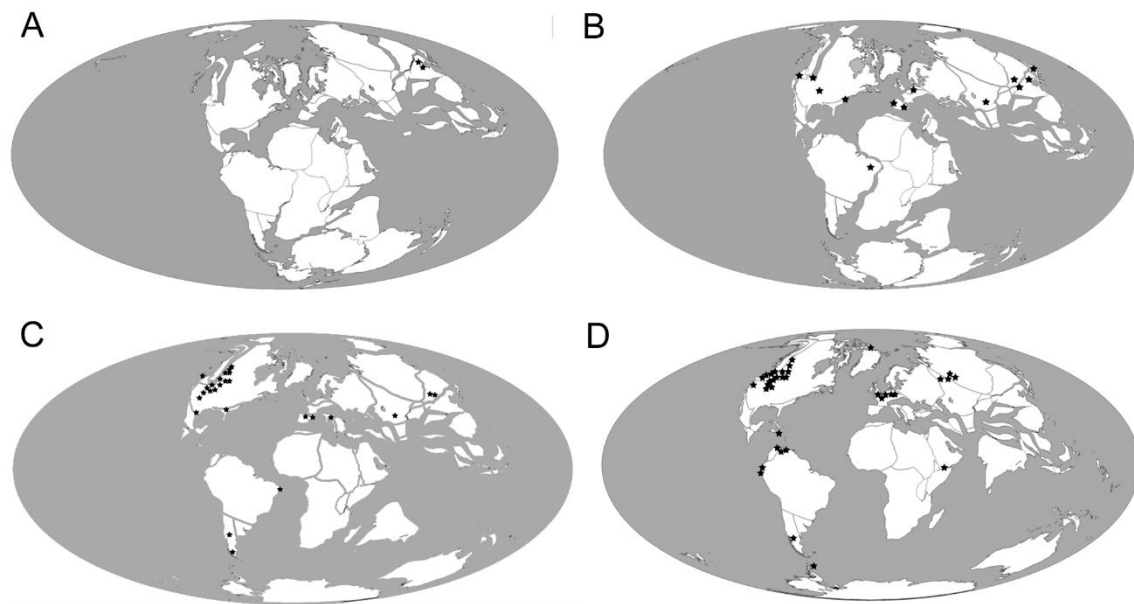


Discussão

As monocotiledôneas têm uma longa história no registro fóssil, que começou no Cretáceo Inferior (DAGHLIAN, 1981; HERENDEEN; CRANE, 1995; GANDOLFO; NIXON; CREPET, 2000; BREMER, 2000). No Cretáceo Superior já era esperado que as monocotiledôneas estivessem generalizadas e diversificadas (HERENDEEN; CRANE, 1995), no entanto, o registro fóssil mostrou esse grupo com distribuição Laurasiana, com exceção de um registro no Brasil. Muitas ordens de monocotiledôneas não estão totalmente representadas durante o Cretáceo Superior ou consistem apenas de registros dispersos (FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2004). No entanto, os registros de monocotiledôneas do Cretáceo não são comuns, quando comparados com a grande quantidade de dados de eudicotiledôneas da mesma idade (DOYLE, 1973; DAGHLIAN, 1981; HOTTON; LEFFINGWELL; SKVARLA, 1994; HERENDEEN; CRANE, 1995; COX; HUYNH; STONE, 1995) (Fig. 18). As monocotiledôneas geralmente ocorrem mais na palinoflora fóssil do que no registro macrofóssil (HOTTON; LEFFINGWELL; SKVARLA, 1994; COX; HUYNH; STONE, 1995). *Cratosmilax jacksoni* reforça a presença das monocotiledôneas no Cretáceo Inferior, como proposto anteriormente pela ocorrência de *Klitzschophyllites flabellatus* e *Spixiarum kipea* (DOYLE, 1973; WALKER; WALKER, 1984), em desacordo com Gandolfo et al. (2000), que afirmou que os primeiros fósseis de monocotiledôneas foram identificados de forma segura para o Turoniano.

Trabalhos anteriores propuseram a venação paralela das folhas como uma sinapomorfia das monocotiledôneas (DOYLE; HICKEY, 1976; DAHLGREN; CLIFFORD; YEO, 1985; BORSCH et al., 2003; CONRAN; CARPENTER; JORDAN, 2009). No entanto, esta característica está ausente em algumas Araceae, Dioscoreaceae, Smilacaceae e outros membros desse grupo (DAHLGREN; CLIFFORD; YEO, 1985; STEVENSON et al., 2000). Uma vez que algumas evidências suportam a ideia de que a venação reticulada evoluiu secundariamente nesses taxa, as veias paralelas devem ser consideradas plesiomórficas (DOYLE; ENDRESS, 2000; WILSON; MORRISON, 2000).

Figura 18 – Mapa de distribuição das angiospermas durante o Mesozoico e Cenozoico: A. Primeiro registro no Jurássico Superior. B. Cretáceo Inferior. C. Cretáceo Superior. D. Paleógeno.



Fonte: autor.

A maioria das sinapomorfias de angiospermas estão relacionadas ao sistema reprodutivo, mas as partes vegetativas como as folhas da maioria das angiospermas, também possuem um conjunto de características que não são vistas em outros grupos de plantas (FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006). As principais características que diferem as folhas de angiospermas de outros grupos é a presença de um sistema hierárquico de veias sucessivamente mais finas, veias com terminação livre e anastomosadas entre duas ou mais ordens, formando um padrão de venação reticulado (DOYLE, 1973; HICKEY; WOLFE, 1975). As estípulas também são consideradas típicas das angiospermas, embora não sejam comuns entre as monocotiledôneas (FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2005). Semelhante ao que ocorre com os grãos de pólen, a determinação sistemática de folhas fósseis em níveis mais baixos é muitas vezes complicada devido a amplos padrões de evolução convergente (FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2005). No passado, muitos trabalhos tinham usado apenas folhas em suas determinações sistemáticas (HICKEY; DOYLE, 1977; UPCHURCH, 1984). Com a descoberta de novos fósseis e mais completos, esse tipo de análise tornou-se não confiável. A única maneira de afirmar o *status* taxonômico de uma folha é usando o padrão de venação (HICKEY; WOLFE, 1975) e as estruturas cuticulares (DILCHER, 1974). Isso melhorou significativamente as possibilidades de estudos comparativos úteis (por exemplo, UPCHURCH; DILCHER,

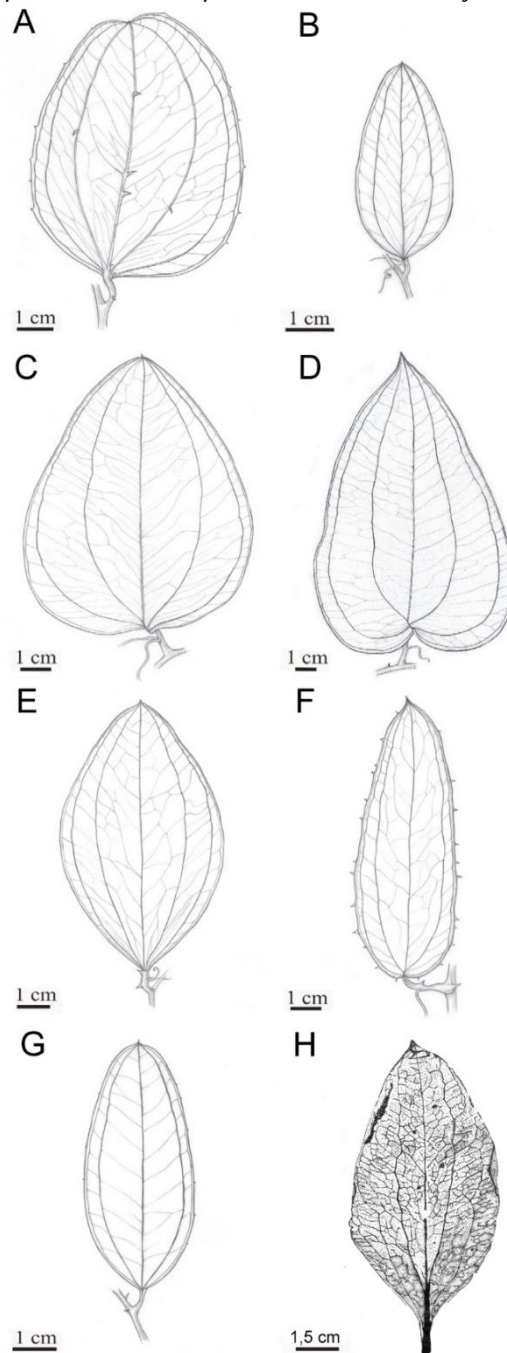
1990). *C. jacksoni* é uma folha estreita de monocotiledônea com várias ordens de venação após a primária e, embora possa exibir uma estípula, isso não está bem preservado. A forma ovada, a margem inteira, as veias acródomas com venação reticulada de *C. jacksoni* são características arquitetônicas comuns em algumas folhas de monocotiledôneas recentes, especialmente Liliales (CRONQUIST, 1981; DAHLGREN; CLIFFORD et al., 1985). Dentro dessa ordem, *C. jacksoni* compartilha venação reticulada com Dioscoreaceae (especialmente *Dioscorea* L.). No entanto, a venação principal da folha de *Dioscorea* é percorrente oposta alterna, na qual as veias terciárias cruzam as secundárias adjacente, formando cursos paralelos sem ramificação (CONOVER, 1991; DING; GILBERT, 2000; RAZ, 2002). Esta venação é diferente em *C. jacksoni*, que apresenta as veias terciárias cruzando as secundárias de forma oposta e desorganizada, mas formando uma rede. Embora existam semelhanças entre *C. jacksoni* e *Ripogonum* (Ripogonaceae), este último difere por ter uma folha com o segundo par de veias laterais suprabasais, ápice agudo a acuminado, sem estípula. Além disso, em muitos casos, há uma ponta de gotejamento bem desenvolvida (CONRAN; CLIFFORD, 1985; CONRAN, 1989, 1998; CONRAN; CARPENTER; JORDAN, 2009). *C. jacksoni* não tem pares de veias laterais suprabasais e a ponta do gotejamento é consideravelmente mais curta, porém essas características não são suficientes para incluí-la na família Ripogonaceae.

De acordo com o sistema Angiosperm Phylogeny Group II (APG II 2003), as Smilacaceae já possuem *Smilax* e *Heterosmilax* (DING et al., 2011). Normalmente, as lâminas foliares de *Heterosmilax* possuem uma forma oblíqua (larga na base e peciolada) ou oblonga lanceolada, com base cordada e margem inteira ou ligeiramente oblíqua de forma ampla (CHEN; KOYAMA; LIANG, 2000). *C. jacksoni* não pode ser associada com *Heterosmilax*, uma vez que a base, o número de veias principais e a forma como as veias convergem no ápice são distintas.

Cratosmilax compartilha algumas características com *Smilax*, especialmente quanto à venação que é tipicamente acródroma reticulada. Além desta característica, várias espécies do gênero *Smilax* apresentam uma lâmina ovada e aguda para linear-lanceolada (CAPONETTI; QUIMBY, 1956; ANDREATTA; PEREIRA, 1990; ANDREATTA, 1997; 2000; GUAGLIANONE; HURRELL, 2009). As espécies de *Smilax* são variáveis quanto ao hábito, forma foliar, número de veias principais, etc. (Fig. 19). Algumas espécies mostram características absolutamente diagnósticas, mas a maioria é diferenciada por um conjunto de detalhes exclusivos, intimamente relacionados, que nem sempre são fáceis de interpretar

(ANDREATTA, 2000; GUAGLIANONE; GATUSSO, 2006). O número de veias principais (3-5-7) pode ser uma característica útil na separação ou agrupamento de espécies de *Smilax* (BARRADAS; FIGUEIREDO, 1974; MARTINS, 2009), mas a notável diferença entre *Smilax* e *Cratosmilax* é que as veias principais não convergem completamente no ápice.

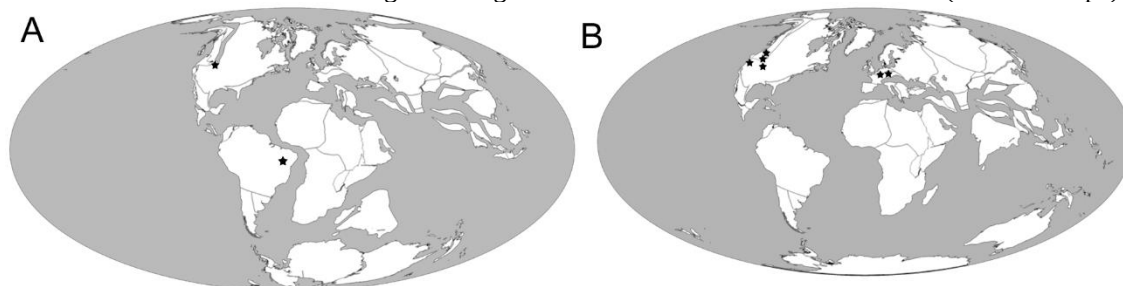
Figura 19 – Comparação entre as morfologias foliares externas de *Cratosmilax jacksoni* nov. gen. nov. sp. e sete espécies de *Smilax*. A. *Smilax brasiliensis*. B. *Smilax campestris*. C. *Smilax cissoids*. D. *Smilax fluminensis*. E. *Smilax goyazana*. F. *Smilax oblongifolia*. G. *Smilax rufescens*. H. *Cratosmilax jacksoni*.



Fonte: A-G: retirado de Martins et al. (2013).

Várias espécies fósseis de *Smilax* foram relatadas para diferentes locais do Cretáceo Superior, Eoceno e Mioceno (por exemplo, BERRY, 1929; MORITA, 1931; MACGINITIE, 1953; SUN; DILCHER, 1988; DILCHER; LOTT, 2005; MACOVEI; GIVULESCU, 2006; ERDEI; RÁKOSI, 2009) (Fig. 20). Registros fósseis confiáveis de *Smilax* ocorrem frequentemente em todo o hemisfério norte do Cenozoico (CONRAN; CARPENTER; JORDAN, 2009). Geralmente, as plantas fósseis são identificadas com base nas macroestruturas das folhas, mas algumas espécies com formas semelhantes, como algumas angiospermas cenozoicas, geralmente são classificadas por suas características epidérmicas (BAINIAN et al., 2004). Até agora, não há registro de Smilacaceae mesmo na palinoflora da Formação Crato, bem como em outros depósitos do Cretáceo Inferior. O registro inicial de pólen de tais plantas vem do Cretáceo Superior da Península Antártica (DUTRA, 2004) e da Formação Pachaco na Argentina (PRÁMPARO; PAPÚ; MILANA, 1996).

Figura 20 – Primeiro padrão de distribuição de Smilacaceae durante o Mesozoico e Cenozoico. A. No Cretáceo, limitado ao Brasil e EUA. B. No Paleógeno os registros são limitados ao Hemisfério Norte (EUA e Europa).



Fonte: autor.

Duas monocotiledôneas foram registradas na paleoflora da Formação Crato: *Klitzschophyllites flabellatus* e *Spixiarum kipea*. A planta de hábitos aquáticos, *K. flabellatus*, tem folhas orbitais conectadas a caules trifurcados, com as veias principais e venação flabelada longitudinalmente e transversalmente mais fina entre as veias grandes que formam uma matriz (MOHR; RYDIN, 2002; DOYLE; ENDRESS; UPCHURCH, 2008). Em *K. flabellatus* a venação fina é típica de monocotiledôneas, mas a venação principal termina em cristas na margem da folha (MOHR; RYDIN, 2002). Com base nas características da folha de *K. flabellatus* é notável que ela difere completamente de *C. jacksoni*. O segundo registro do monocotiledônea da Formação Crato é *S. kipea*, uma planta herbácea com folhas pecioladas, caracterizada por várias ordens de veias acródomas paralelas que convergem apicalmente e

veias transversais mais finas, além disso, as folhas são ovadas com a base aguda (COIFFARD; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2013). Embora tenha similaridades com *C. jacksoni*, a arquitetura foliar, a forma e a disposição das veias são diferentes. *K. flabellatus* e *S. kipea* são plantas aquáticas ou adaptadas para viver na água (MOHR; RYDIN, 2002; COIFFARD; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2013), portanto, *Cratosmilax jacksoni* é a primeira planta monocotiledônea terrestre descrita para a Formação Crato.

Embora as folhas fósseis dispersas não tenham evidências claras sobre as relações sistemáticas das plantas, elas fornecem informações sobre o nível de complexidade da arquitetura foliar. Pode também, até certo ponto, ser usada para inferir a paleoecologia da área de estudo e hábitos das angiospermas, além da complexidade e densidade da venação que são características fundamentais da função foliar (BOYCE et al., 2009; FEILD et al., 2011; SACK et al., 2012). As veias são consideradas como um dos vestígios mais visíveis das folhas que fornecem suporte, distribuição da água, exportação de carboidratos e são cruciais para manter quantidades adequadas de água e quantidade e capacidade fotossintética (SACK; HOLBROOK, 2006).

Conclusão

As características arquitetônicas únicas de *Cratosmilax jacksoni* sustentam que este fóssil corresponde a um novo gênero e espécie de Smilacaceae. Com base na estrutura da folha (presença de bainha) e no padrão de venação (acródroma reticulada), *Cratosmilax jacksoni* é colocada como uma angiosperma monocotiledônea. Este táxon seria a primeira monocotiledônea com hábito terrestre descrita até agora para a Formação Crato, antes apenas eram conhecidas as plantas aquáticas *Klitzschophyllites flabellatus* e *Spixiarum kipea*. A descrição deste táxon traz novas informações para a paleoflora da Formação Crato, uma das poucas localidades na região paleoequatorial e, portanto, de grande interesse para as reconstruções climáticas do Cretáceo Inferior. *Cratosmilax jacksoni* representa o primeiro fóssil da família Smilacaceae no Brasil, compondo o registro mais antigo desta família de angiospermas até o momento.

Referências

- ALMEIDA, F. F. M.; HASUI, Y. O Pré-Cambriano do Brasil. São Paulo: Edgard Blücher, 378 p. 1984.
- ANDREATTA, R. H. P. *Smilax* Linnaeus (Smilacaceae): ensaio para uma revisão das espécies brasileiras. **Arq Jard Bot Rio J**, 24: 179-301. 1980.
- ANDREATTA, R. H. P. Revisão das espécies brasileiras do gênero *Smilax* Linnaeus (Smilacaceae). **Pesquisas-Botânica**, 47: 7-244. 1997.
- ANDREATTA, R. H. P. Smilacaceae. In: Di Maio, F. R.; Silva, M.B.R. (Coord), Espécies ameaçadas de extinção no município do Rio de Janeiro: Flora e Fauna. Rio de Janeiro: Secretaria Municipal de Meio Ambiente, 68 p. 2000.
- ANDREATTA, R. H. P.; PEREIRA, T. S. Morfologia das plântulas de algumas espécies de *Smilax* L. **Pesquisas-Botânica**, 41: 7-24. 1990.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot J Linn Soc*, 141: 399-436. 2003.
- ASSINE, M. L. 2007. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências**. Petrobras, Rio de Janeiro, 15(2): 371-389.
- BAEZ, A. M.; MOURA, G. J. B.; BATTEN, R. G. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. **Cretaceous Res**, 30: 829-846. 2009.
- BAINIAN, S.; YAN, D.; XIE, S.; CONG, P.; XIN, C.; YUN, F. Palaeogene fossil *Populus* leaves from Lanzhou Basin and their palaeoclimatic significance. **Chinese Sci Bull**, 49(14): 1494-1501. 2004.
- BARRADAS, M.; FIGUEIREDO, R. Contribuição ao estudo da nervação foliar de plantas dos cerrados - Liliaceae, subfamília Smilacoideae. **Hoehnea**, 4: 1-11. 1974.
- BATTEN, D. J. Spores and pollen from the Crato Formation: biostratigraphic and palaeoenvironmental implications. In: Martill, D. M. et al. (Eds), **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 566-73. 2007.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; BARRETO, A. M. F., BRANCO, F. R., MOHR, B.; FERNANDES, M. C. C. La Flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico Temprano de la Cuenca de Araripe, Noreste del Brasil. **10 Congreso Geológico Chileno**, Concepción. Actas, p. s/n-s/n. 2003.
- BERRY, E. W. The flora of the Frontier Formation. **United States Geological Survey**. Professional Paper, 158: 129-135. 1929.
- BERTHOU, P. Y.; DEPECHE, F.; COLIN, J. P., FILGUEIRA, J. B. M.; TELES, M. S. L. New data on the ostracods from Crato lithologic units (lower member of the Santana Formation, Latest Aptian-Lower Albian) of the Araripe Basin (Northeastern Brazil). **Acta Geol Leopold**, 39(2): 539-554. 1994.

- BEURLLEN, K. Geologia da Chapada do Araripe. **An Acad Bras Cienc**, 34: 365-370. 1962.
- BEURLLEN, K. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **An Acad Bras Cienc**, 43: 411-415. 1971.
- BORSCH, T.; HILU, K. W.; QUANDT, D.; WILDE, V.; NEINHUIS, C.; BARTHLOTT, W. Noncoding plastid trnT-trnF sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. **J Evolution Biol**, 16: 558-576. 2003.
- BOYCE, C. K.; BRODRIBB, T. J.; FIELD, T. S.; ZWEINIECKI, M. A. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. **Proc R Soc B**, 276: 1771-1776. 2009.
- BREMER, K. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. **P Natl Acad Sci USA**, 97: 4707-4711. 2000.
- BRITO-NEVES, B. B. A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. In: **Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**, 1, Crato. Atas... Crato: DNPM/SBP/SBG, p. 21-33. 1990.
- CAMERON, K. M.; FU, C. X. Untangling the catbriers: phylogenetic studies in Smilacaceae. **Am J Bot**, 87(6): 117. 2000.
- CAO, Z.; WU, S.; ZHANG, P.; LI, J. Discovery of fossil monocotyledons from Yixian Formation, western Liaoning. **Chinese Sci Bull**, 43: 230-233. 1998.
- CAPONETTI, J. D.; QUIMBY, M. W. The comparative anatomy of certain species of *Smilax*. **Journal of the American Pharmaceutical Association**, 45: 691-696. 1956.
- CARPENTER, R. J.; HILL, R. S.; JORDAN, G. J. Leaf cuticular morphology links Platanaceae and Proteaceae. **Int J Plant Sci**, 166: 843-855. 2005.
- CARVALHO, I. S.; VIANA, M. S. S. Os conchostráceos da Bacia do Araripe. **An Acad Bras Cienc**, 65: 181-188. 1993.
- CASTRO-LEAL, M. E.; BRITO, P. M. The ichthyodectiform *Cladocycclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana formations, Lower Cretaceous of Araripe Basin, north-eastern Brazil. **Ann Palaontol**, 90: 103-113. 2004.
- CHEN, S. C.; KOYAMA, T.; LIANG, S. Y. *Smilax* L. and *Heterosmilax* Kunth. In: Wu, Z. Y.; Raven, P. H. (Eds), **Flora of China**, 24. St. Louis: Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, p. 96-117. 2000.
- COIFFARD, C.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. The Early Cretaceous Aroid, *Spixiarum kipea* gen. et sp. nov., and implications on early dispersal and ecology of basal monocots. **Taxon**, 62(5): 997-1008. 2013.
- CONOVER, M. V. The vegetative morphology of the reticulate-veined Liliiflorae. **Telopea**, 2: 401-412. 1983.
- CONOVER, M. V. Epidermal patterns of the reticulate veined *Liliiflorae* and their parallel-veined allies. **Bot J Linn Soc**, 107(3): 295-312. 1991.

- CONRAN, J. G. Cladistic analyses of some net-veined *Liliiflorae*. **Plant Syst Evol**, 168: 123-141. 1989.
- CONRAN, J. G. Smilacaceae. In: Kubitzki, K. (Ed). The Families and Genera of Vascular Plantas. 3, Flowering Plants, Monocotyledons, *Liliana* (except Orchidaceae). Berlin: Springer-Verlag, p. 417-422. 1998.
- CONRAN, J. G., CARPENTER, R. J.; JORDAN, G. J. Early Eocene Ripogonum (Liliales: Ripogonaceae) leaf macrofossils from southern Australia. **Aust Syst Bot**, 22(3): 219-228. 2009.
- CONRAN, J. G.; CLIFFORD, H. T. The taxonomic affinities of the genus *Ripogonum*. **Nord J Bot**, 5: 215-219. 1985.
- COX, P. A; HUYNH, K. L.; STONE, B. C. Evolution and systematics of Pandanaceae. In: Rudall, P. J. et al. (Eds), Monocotyledons: Systematics and Evolution. **Royal Botanical Gardens**, Kew, p. 663-684. 1995.
- CRANE, P. R.; MAISEY, J. G. **Fossil plants**. In: Maisey, J. G. 1991 (Ed). Santana fossils: an illustrated atlas. T.F.H. Publications, Neptune City, NJ, USA, p. 414-419. 1991.
- CRANE, P. R.; MANCHESTER, S. R.; DILCHER, D. L. A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota. **Field Geol**, 20: 1-63. 1990.
- CRONQUIST, A. An Integrated System of the Classification of Flowering Plants. **Columbia University Press**, New York. 1981.
- DAGHLIAN, C. P. A review of the fossil record of monocotyledons. **Bot Rev** 47: 517-555. 1981.
- DAHLGREN, R. M. T.; CLIFFORD, H. T.; YEO, P. F. The families of monocotyledons. **Berlin: Springer-Verlag**, p. 1-520. 1985.
- DILCHER, D. L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. **Bot Rev**, 40: 1-157. 1974.
- DILCHER, D. L.; LOTT, T. A. A middle Eocene fossil plant assemblage (Powers Clay Pit) from western Tennessee. **Bulletin Florida Museum Natural History**, 45(1): 1-43. 2005.
- DING, Z. D.; GILBERT, M. G. **Dioscoreaceae**. In: Wu, Z. Y.; Raven, P. H. (Eds), Flora of China: Flagellariaceae through Marantaceae, 24. Beijing: Science Press, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, p. 276-296. 2000.
- DING, S. T.; SUN, B-N; WU, J. Y.; LI, X-C. Miocene *Smilax* leaves and associated epiphyllous fungi from Zhejiang, East China and their paleoecological implications. **Rev Palaeobot Palyno**, 165: 209-223. 2011.
- DOYLE, J. A. Fossil evidence on early evolution of the monocotyledons. **Q Ver Biol**, 48: 399-413. 1973.
- DOYLE, J. A.; ENDRESS, P. K. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: Comparison and combination with molecular data. **Int J Plant Sci**, 161: 121-153. 2000.

DOYLE, J. A.; ENDRESS, P. K.; UPCHURCH, G. R. Early Cretaceous monocots: a phylogenetic evaluation. **Sborní Národního Muzea v Praze**, 64: 59-87. 2008.

DOYLE, J. A.; HICKEY, L. J. **Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution**. In: BECK CB (Ed). *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. New York: Columbia University Press, p. 139-206. 1976.

DUTRA, T. L. Paleofloras da antártica e sua relação com os eventos tectônicos e paleoclimáticos nas altas latitudes do sul. **Rev Bras Geoc**, 34(3): 401-410. 2004.

ELLIS, B.; DALY, D. C.; HICKEY, L. J.; JOHNSON, K. R.; MITCHELL, J. D.; WILF, P.; WING, S. L. **Manual of leaf architecture**. New York: Cornell University Press; New York Botanical Garden. 2009.

ERDEI, B.; RÁKOSI, L. The Middle Eocene flora of Csordakút (N Hungary). **Geol Carpath**, 60(1): 43-57. 2009.

FAIRON-DEMARET, M.; HILTON, J.; BERRY, C. M. Surface preparation of macrofossils (dégagement). In: Jones, T. P.; Rowe, N. P. (Eds), *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. London: Geological Society, p. 33-35. 1999.

FANTON, J. C. M.; RICARDI-BRANCO, F.; DILCHER, D.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Iara iguassu*, a new taxon of aquatic angiosperm from the Crato Palaeoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). **Geociências**, 25(2): 211-216. 2006.

FEILD, T. S. et al. Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. **Proc Natl Acad Sci**, 108: 8363-8366. 2011.

FIGUEIREDO, R. G.; KELLNER, A. W. A. A new crocodylomorph specimen from the Araripe Basin (Crato Member, Santana Formation), northeastern Brazil. **Paläontol Z** 83: 323-331. 2009.

FREY, E.; MARTILL, D. M. A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. **N Jb Geol Paläont Abh**, 194: 379-412. 1994.

FREY, E.; MARTILL, D. M.; BUCHY, M. C. **A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur**. In: Buffetaut, E.; Mazin, J. M. (Eds), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. London: Geol Soc, Spec Pub, 217: 55-63. 2003.

FRIIS, E. M.; CRANE, P. R.; PEDERSEN, K. R. Early flowers and angiosperm evolution. **Cambridge University Press**, 585 p. 2011.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R.; CRANE, P. R. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons. **Proc Natl Acad Sci**, 101: 16565-16570. 2004.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R.; CRANE, P. R. When Earth started blooming: insights from the fossil record. **Curr Opin Plant Biol**, 8: 1-8. 2005.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R.; CRANE, P. R. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. **Palaeogeogr Palaeocli Palaeocol**, 232(6): 251-293. 2006.

- GANDOLFO, M. A.; NIXON, K. C.; CREPET, W. L. **Monocotyledons: A review of their Early Cretaceous record**. In: Wilson, K.; Morrison, D. (Eds), *Proceedings of the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons*. Sydney, Australia; CSIRO, p. 44-52. 2000.
- GERBER, D. T.; LES, D. H. Comparison of leaf morphology among submersed species of *Myriophyllum* (Haloragaceae) from different habitats and geographical distributions. *Am J Bot*, 81: 973-979. 1994.
- GUAGLIANONE, E. R.; GATUSSO, S. **Smilacaceae**. In: Novara, L. J. (Ed), *Fl. Del Valle de Lerma* (Salta, Argentina). *Aportes Bot. Salta*, ser. Flora, 7(16): 1-6. 2006.
- GUAGLIANONE, E. R.; HURRELL, J. A. Smilacaceae Flora Rioplatense. Sistemática, ecología y etnobotánica de las plantas vasculares rioplatenses. Parte 3 (Monocotiledóneas). 4, Buenos Aires, p. 391-400. 2009.
- HEIMHOFER, U.; HOCHULI, P. A. Early Cretaceous angiosperm pollen from low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Rev Palaeobot Palynol**, 161: 105-126. 2010.
- HERENDEEN, P. S.; CRANE, P. R. **The fossil history of the monocotyledons**. In: Rudall, P. J. et al. (Eds), *Monocotyledons: systematics and evolution*. Kew: Royal Botanical Gardens, p. 1-21. 1995.
- HICKEY, L. J.; DOYLE, J. A. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. **Bot Rev**, 43: 2-104. 1977.
- HICKEY, L. J.; TAYLOR, D. W. The leaf Architecture of tiodendron and the application of foliar characters in discerning its relationships. **Ann Mo Bot Gard**, 78: 105-130. 1991.
- HICKEY, L. J.; WOLFE, J. A. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. **Ann Mo Bot Gard**, 62: 538-589. 1975.
- HOTTON, C. L. K.; LEFFINGWELL, H. A.; SKVARLA, J. **Pollen ultrastructure of Pandanaceae and the fossil genus Pandaniidites**. In: Kurmann, M. H.; Doyle, J. A. (Eds). *Ultrastructure of Fossil Spores and Pollen. Its Bearing on Relationships among Fossil and Living Groups*. Kew: The Royal Botanic Gardens, p. 173-91. 1994.
- HUTCHINSON, J. *The Families of Flowering Plants Arranged According to a New System Based on Their Probable Phylogeny*, 3rd ed. Clarendon Press, Oxford, UK, p. 1-492. 1973.
- INAMDAR, J. A.; SHENOY, K. N.; RAO, N. V. Leaf architecture of some monocotyledons with reticulate venation. **Ann Bot-London**, 52(5): 725-736. 1983.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Primeiro registro de *Amphibia* (Anuro) no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **An Acad Bras Cienc**, 58: 610. 1986.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Vertebrate paleontology in Brazil – a review. **Episodes**, 22(3): 238-251. 1999.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Bol Museu Nacional**, 75: 1-14. 2007.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A.; SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. A. F.; RODRIGUES, T.; OLIVEIRA, G.; CRUZ, L. A.; COSTA, F. R.; SILVA, H.; FERREIRA, J. S. The largest

flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. **An Acad Bras Cienc**, 85: 113-135. 2013.

KOYAMA, T. Materials toward a monograph of the genus *Smilax*. Q J Taiwan Mus 13(1-2): 1-61. 1960.

LENG, Q.; FRIIS, E. M. Angiosperm leaves associated with *Sinocarpus* Leng et Friis infructescences from the Yixian Formation (mid-Early Cretaceous) of NE China. **Plant Syst Evol**, 262: 173-87. 2006.

LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da Paleoflora das Formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, 22: 99-115. 2012.

LIMA, M. R. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil). Introdução geológica e descrição sistemática dos polens da subturma Azonotrilletes. **Ameghiniana**, 15: 333-365. 1978.

LIMA, M. R. Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil). IV, Systematic description of pollen from plicate and porous pollen, spores, *incertae sedis* and marine microplankton. **Ameghiniana**, 26: 63-81. 1989.

MABBERLEY, D. J. The Plant-Book. A Portable Dictionary of the Higher Plants. **Cambridge: Cambridge University Press**. 1997.

MABESOONE, J. M.; TINOCO, I. M. Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). **Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol**, 14: 97-118. 1973.

MABESOONE, J. M.; VIANA, M. S. S.; LIMA FILHO, M. F. Sedimentary fill of the Araripe-Potiguar depression (NE Brazil). Abstracts, 14th Intern. Sedim. Cong., Recife-Brazil. Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brazil, p. 46-47. 1994.

MACGINITIE, H. D. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado. **Carnegie Institution of Washington Publication**, 559: 1-198. 1953.

MACOVEI, G. H.; GIVULESCU, R. The presents stage in the knowledge of the fossil at Chiuzbaia, Mramures, Romania. **Carpathian J Earth Environ Sci**, 1(1):41-52. 2006.

MADER, D. Thaphonomy, sedimentology and genesis of plant fossil deposit types in Lettenkohle (Lower Keuper) and Schilfsandstein (Middle Keuper) in Lower Franconia (Germany). Germany, Ed. Europäischer Verlag der Wissenschaften, 164 p. 1995.

MARTILL, D. M. The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of northeast Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its paleobiota. **Cretaceous Res**, 28: 895-920. 2007a.

MARTILL, D. M. **The geology of the Crato Formation**. In: MARTILL DM ET AL. (Eds), The Crato fossil beds of Brazil, window to an ancient world, Cambridge: University Press, p. 8-24. 2007b.

MARTILL, D. M.; FREY, E. A new pterosaur Lagerstätten in NE Brazil (Crato Formation, Aptian, Lower Cretaceous), Preliminary observations. **Oryctos** 1: 79-85. 1998.

- MARTINS, A. R. Morfoanatomia, germinação e perfil químico de espécies de *Smilax* L. (Smilacaceae). Tese de Doutorado em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas. 158 p. 2009.
- MARTINS, A. R.; BOMBO, A. B.; SOARES, A. N.; AAPPEZZATO-DAGLÓRIA, B. Aerial stem and leaf morphoanatomy of some species of *Smilax*. **Rev. Bras. Farmacogn. Braz. J Pharmacogn**, 23(4): 576-584. 2013.
- MARTINS-NETO, R. G. Primeiro registro de Trichoptera (Insecta) na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, com descrição de sete novos táxons. In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1 e 2, Crato, 1990/1997. Boletim, p. 212-226. 2001.
- MELVILLE, R. Leaf venation patterns and the origin of the angiosperms. **Nature**, 224: 121-125. 1969.
- MEYEN, S. V. **Fundamentals of palaeobotany**. Chapman and Hall, London. 432 p. 1987.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Endressinia brasiliensis*, a Magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Int J Plant Sci**, 165: 1121-1133. 2004.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; BARALE, G.; OUAJA, M. Palaeogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, and Early Cretaceous angiosperm in Southern Laurasia and Northern Gondwana. **Cretaceous Res**, 27: 464-472. 2006.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; LOVERIDGE, R. F. The macrophyte flora of the Crato Formation. In: Martill, D. M. et al. (Eds), *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 537-565. 2007.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; TAYLOR, D. W. *Pluricarpellatia*, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). **Taxon**, 57(4):1147-1158. 2008.
- MOHR, B. A. R.; COIFFARD, C.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Schenkeriphyllum glanduliferum*, a new magnolialean angiosperm from the Early Cretaceous of Northern Gondwana and its relationships to fossil and modern Magnoliales. **Rev Palaeobot Palynol**, 189: 57-72. 2013.
- MOHR, B. A. R.; EKLUND, H. *Araripia florifera*, a magnoliid angiosperm from the lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Palaeobot Palynol** 126: 279-292. 2003.
- MOHR, B. A. R.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Aptian Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **Int J Plant Sci**, 161(6): 155-167. 2000.
- MOHR, B. A. R.; RYDIN, C. *Trifurcatia flabellata* n. gen. n. sp., a putative monocotyledon angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Geowissenschaftliche Reihe**, 5: 335-344. 2002.
- MORITA, H. On New Species of the Genera *Cimwmomum* and *Smilax* from the Miocene deposits of Oguni-Machi. Uzen Province, Japan. **Geol Geogr**, 4: 1-8. 1931.

NAGALINGUM, N. S. *Marsileaceaphyllum*, a new genus for marsileaceous macrofossils: Leaf remains from the Early Cretaceous (Albian) of southern Gondwana. **Plant Syst Evol**, 264: 41-55. 2007.

NEUMANN, V. H.; BORREGO, A. G.; CABRERA, L.; DINO, R. Organic matter composition and distribution through the Aptian-Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Int J Coal Geol**, 54: 21-40. 2003.

NEUMANN, V. H.; CABRERA, L. Una nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, noreste de Brasil. In: **Boletim do 5º Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil**, São Paulo, p. 279-285. 1999.

NEUMANN, V. H.; CABRERA, L.; MABESOONE, J. M.; VALENÇA, L. M. M.; SILVA, A. L. Ambiente sedimentar e facies da sequência lacustre aptiana-albiana da bacia do Araripe, NE do Brasil. In: **6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur**, Rio Claro. Anais... Rio Claro, UNESP, p. 37-51. 2002.

PERLEB, L. **Lehrbuch der Naturgeschichte des Pflanzenreichs**. Druck und Verlag von Friedrich Wagner, 129 p. 1826.

PINHEIRO, F. L.; FORTIER, D. C.; SCHULTZ, C. L.; DE ANDRADE, J. A. F. G.; BANTIM, R. A. M. New information on *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae (Pterosauria). **Acta Palaeontol Pol**, 56(3): 567-580. 2011.

PONTE, F. C.; APPI, C. J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. **Congresso Brasileiro de Geologia**, 36, Natal, p. 211-226. 1990.

PONTE, F. C.; PONTE-FILHO, F. C. Estrutura geológica e evolução tectônica da Bacia do Araripe. Departamento Nacional da Produção Mineral, Recife, 68 p. 1996.

PRÁMPARO, M. B.; PAPÚ, O. H.; MILANA, J. P. Estudio palinológico del Miembro Inferior de la Formación Pachaco, Terciario de la Provincia de San Juan, descripciones sistemáticas. **Ameghiniana** 33(4): 397-407. 1996.

RAZ, L. **Dioscoreaceae**. In: Flora of North America Editorial Committee (Ed), Flora of North America, vol. 26. New York and Oxford: Oxford University Press, p. 479-485. 2002.

RIEGER, I. M. C.; FOURNIER, L. A. O. Patrones de venacion en algunas lauraceas de costa rica. **Brenesia**, 19(20): 451-464. 1982.

SACK, L.; HOLBROOK, N. M. Leaf hydraulics. **Ann Rev Plant Biol**, 57: 361-381. 2006.

SACK, L.; SCOFFONI, C.; MCKOWN, A. D.; FROLE, K.; RAWLS, M.; HAVRAN, J. C.; TRAN, H.; TRAN, T. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. **Nature Communications**, 3: 837. 2012.

SALISBURY, S. W.; FREY, E.; MARTILL, D. M.; BUCHY, M. C. A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil. **Palaeont Abt A**, 270: 3-47. 2003.

SANTOS, R. S. Uma redescritção de *Dastilbe elongatus*, com algumas considerações sobre o gênero *Dastilbe*. **Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas preliminares e Estudos**, 42: 1-7. 1947.

- SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Description of a pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian) northeastern Brazil. **Bol Mus Nac**, 54: 1-8. 2000.
- SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Novo esqueleto parcial de pterossauros (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos** 16: 16-40. 2006.
- SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. A. F.; UEJIMA, A. M. K. New evidence of feathers in the Crato Formation supporting a reappraisal on the presence of aves. **An Acad Bras Cienc**, 83(1): 197-210. 2011.
- SELDEN, P. A.; NUDDS, J. R. **Evolution of Fossil Ecosystems**. Manson Publishing, Ltd., 192 p. 2005.
- STEVENSON, D.W.; DAVIS, J. I.; FREUDENSTEINS, J. V.; HARDY, C. R.; SIMMONS, M. P.; SPECHT, C. D. A phylogenetic analysis of the monocotyledons based on morphological and molecular character sets, with comments on the placement of Acorus and Hydatellaceae. In: Wilson, K.; Morrison, D. (Eds), *Monocots: Systematics and Evolution*. Melbourne: CSIRO Publishing, p. 17-24. 2000.
- SUN, Z.; DILCHER, D. L. Fossil Smilax from Eocene sediments in western Tennessee. **Am J Bot**, 75: 118. 1988.
- TAKHTAJAN, A. L. **Diversity and Classification of Flowering Plants**. New York: Columbia University Press. 1997.
- UPCHURCH, G. R. Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland. **Ann Mo Bot Gard**, 71: 522-550. 1984.
- UPCHURCH, G. R.; DILCHER, D. L. Cenomanian angiosperm leaf megafossils, Dakota Formation, Rose Creek Locality, Jefferson County, southeastern Nebraska. **US Geol Surv Bulletin**, 1915: 1-55. 1990.
- VAKHRAMEEV, V. A. Floras and climates of the Earth in the Early Cretaceous epoch. **Sov Geol**, 1: 4-49. 1984.
- VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H.; MABESOONE, J. M. An overview on Callovian Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geol Acta**, 1: 261-275. 2003.
- VENTENAT, E. P. **Pyrenaceae**. "Tableau du Règne Végétal". Imprimerie de J. Drisonier: Paris, 2: 315-324. 1799.
- VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V.H. L. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: Schobbenhaus, C. et al. (Eds). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Brasília: DNPM/CPRM/ SIGEP, p. 113-120. 2002.
- WALKER, J. W.; WALKER, A. G. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. **Ann Mo Bot Gard** 71: 464-521. 1984.
- WILF, P. When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. **Paleobiology**, 23: 373-390. 1997.

WILF, P. Insect-damaged fossil leaves record food web response to ancient climate change and extinction. **New Phytol**, 178: 486-502. 2008.

WILSON, K. L.; MORRISON, D. A. Systematics and evolution of monocots. **Proceedings of the 2nd International Monocot Symposium**. Melbourne: CSIRO. 2000.

WITTON, M. P. A new azhdarchoid pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian?) of Brazil. **Palaeontology**, 51(6): 1289-1300. 2008.

WU, S-Q. A preliminary study of the Jehol flora from western Liaoning. **Palaeoworld**, 11: 7-37. 1999.

6. UMA DELICADA INFLORESCÊNCIA DE POACEAE (GRAMINEAE), DO CRETÁCEO INFERIOR DO NORTE DO GONDWANA, FORMAÇÃO CRATO, NORDESTE DO BRASIL

FLAVIANA JORGE DE LIMA^a, ETIENE FABBRIN PIRES^b, ANTÔNIO ÁLAMO FEITOSA SARAIVA^c, JULIANA MANSO SAYÃO^d

^aPrograma de Pós-Graduação em Geociências, Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil; flavianajorge@gmail.com

^bLaboratório de Paleobiologia, Campus de Porto Nacional, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional, Brasil; etienefabbrin@mail.uft.edu.br

^cLaboratório de Paleontologia, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Regional do Cariri, Crato, Ceará, Brasil; alamocariri@yahoo.com.br

^dLaboratório de Biodiversidade do Nordeste, Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco, Vitória de Santo Antão, Brasil; jmsayao@gmail.com

Resumo

LPU 904 representa o primeiro táxon de macrofóssil de Poaceae do Cretáceo Inferior (Aptiano) e consiste em uma inflorescência do tipo espiguetas portando flores conspícuas, sustentadas pelo lema e pálea, que formam as bractéolas, além da arista. As flores estão bem preservadas e apresentam os estames tridimensionais. O espécime foi encontrado durante a realização de coletas sistemáticas na Formação Crato, da Bacia do Araripe, especificamente no nível carbonático C6. O novo táxon compartilha muitas características de Poaceae, tais como flores pequenas envoltas por bractéolas e dispostas em inflorescência do tipo espiguetas. As descobertas do Cretáceo Inferior na América do Sul (Brasil) podem confirmar a origem gondwânica para Poaceae. Baseado em sua morfologia, LPU 904 poderia ter hábito herbáceo, assim como a maioria das gramíneas atuais.

Palavras chave: Cretáceo Inferior. Gondwana. Formação Crato. Monocotiledônea. Angiosperma. Inflorescência.

Introdução

As angiospermas, representam um dos grupos de plantas mais diversificado e rico em espécies da Terra sendo, portanto, o principal componente vegetal dos atuais ecossistemas terrestres (JUDD et al., 1999). O aparecimento súbito de diversos fósseis de angiospermas no registro geológico não pôde ser explicado pela teoria evolucionária de Darwin para as mudanças graduais, o que levou a referência de “mistério abominável” (CREPET, 2000; FRIEDMAN, 2009; FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2010). Inicialmente acreditava-se que as angiospermas modernas teriam aparecido e evoluído rapidamente em floras do Cretáceo Superior. Atualmente, no entanto, aceita-se que a diversificação das primeiras angiospermas teria se dado de forma menos acelerada, já estando presentes no Cretáceo Inferior, antes de atingirem a dominância ecológica no Cretáceo Médio (FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2010). As flores fósseis de angiospermas primitivas, fornecem informações detalhadas sobre a variação biológica e diversidade filogenética desse grupo de plantas (MOHR; FRIIS, 2000; BREMER, 2000; FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011).

As monocotiledôneas, mais raras no registro fóssil, também eram diversas e proeminentes em muitos ecossistemas do Cretáceo Inferior (DOYLE; ENDRESS; UPCHURCH, 2008; FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2010). Atualmente formam um grupo monofilético com 12 ordens e 78 famílias, sendo o clado das commelinídeas o mais representativo, incluindo quatro ordens e cerca de metade das famílias (APG III, 2009). Poales também é um grupo monofilético (CHASE et al., 2000), sendo considerada a maior ordem do clado, reunindo 16 famílias (Typhaceae, Bromeliaceae, Rapateaceae, Xyridaceae, Eriocaulaceae, Mayacaceae, Thurniaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae, Anarthriaceae, Ecdeicoleaceae, Centrolepidiaceae, Flagellariaceae, Joinvillaceae e Restioniaceae) e cerca de 20.000 espécies, o que representa 7% da diversidade de angiospermas atuais (LINDER; RUDALL, 2005; APG III, 2009; GIVNISH et al., 2010; BOUCHENAK-KHELLADI; MUASYA; LINDER, 2014). Os membros de Poales e juntamente com Arecales, Commelinales, Zingiberales e Dasypogonaceae, forma o clado das commelinídeas (APG III,

2009). Dominam muitos ecossistemas terrestres e aquáticos e influenciaram a evolução dos mamíferos, incluindo o homem, servindo de base para a sua dieta (CREPET; FELDMAN, 1991; JANIS, 1993; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2009; GIVNISH et al., 2010; BOUCHENAK-KHELLADI; MUASYA; LINDER, 2014). As gramíneas (Poaceae) constituem a quinta família de angiosperma mais diversificada, incluindo cerca de 700 gêneros e mais de 10.000 espécies, além de serem ecologicamente importantes, principalmente nos ecossistemas campestres (WATSON; DALLWITZ, 1992; BREMER, 2000; BREMER, 2002; SOUZA; LORENZI, 2012).

Na Formação Crato foram encontrados diversos macrofósseis de angiospermas preservados como impressões de órgãos isolados e raramente como plantas inteiras (MOHR E FRIIS, 2000). Fazem parte desse registro raízes, caules, folhas e órgãos reprodutivos organicamente conectados (MOHR; FRIIS, 2000; MOHR; RYDIN, 2002; MOHR; EKLUND, 2003; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; MOHR et al., 2006; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012; LIMA et al., 2014). Os principais táxons descritos para esta unidade geológica referem-se as Magnoliales, sendo os registros de eudicotiledôneas escassos (LIMA et al., 2014).

Este trabalho apresenta o registro de uma inflorescência de angiosperma, proveniente de uma coleta sistemática, realizada nos bancos de calcário da Formação Crato (120 Ma., Aptiano), sendo este o primeiro registro macrofóssil de Poaceae (Poales) para todo o Cretáceo Inferior do mundo. Este novo registro lança luz sobre o desenvolvimento evolutivo inicial das angiospermas no Norte do Gondwana, contribuindo para o aumento da documentação das angiospermas cretáceas, ampliando a compreensão dos primeiros processos globais de radiação e dispersão deste grupo.

Geologia Regional

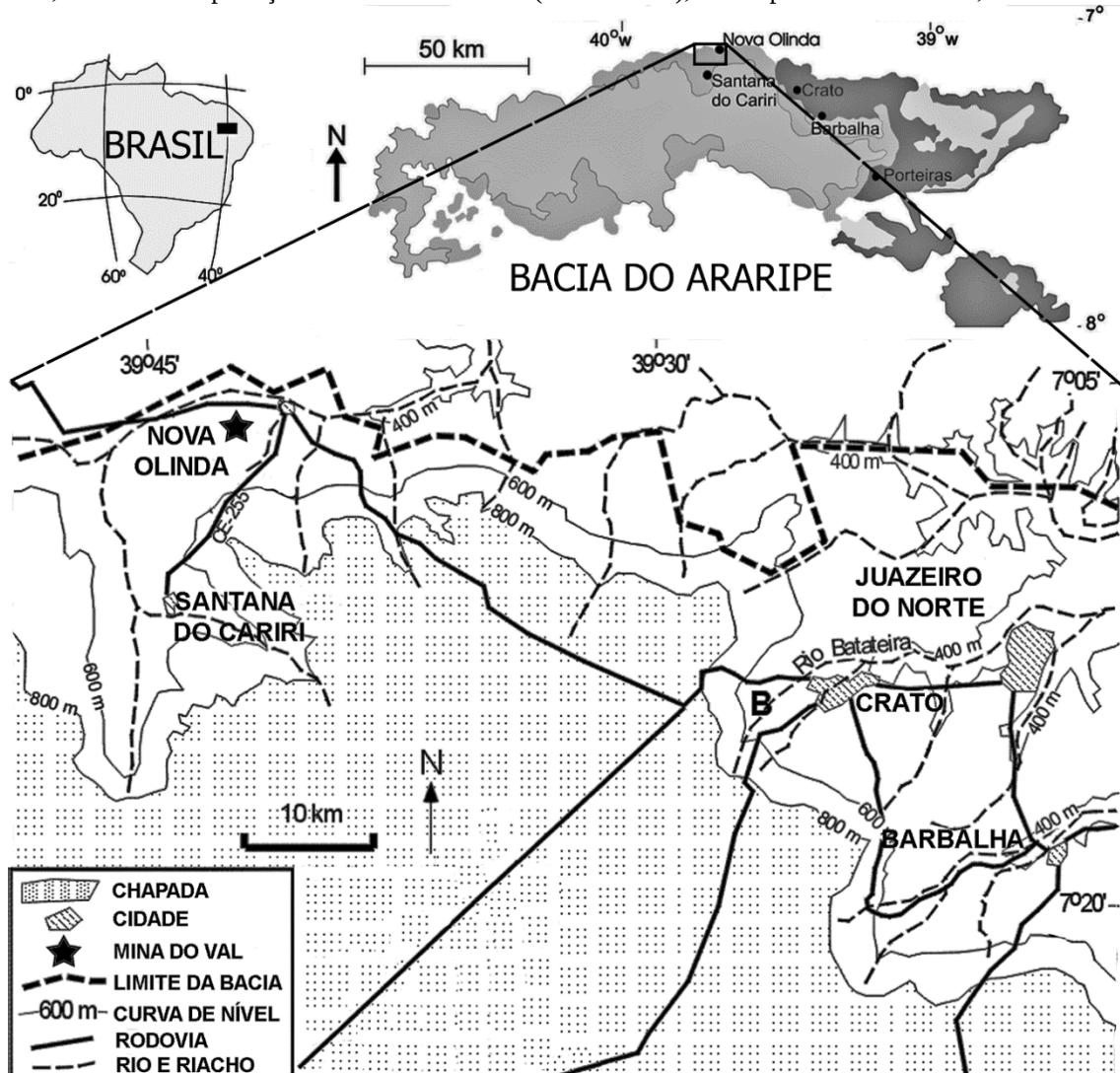
A Bacia do Araripe é considerada a mais extensa e complexa das bacias interiores do Nordeste do Brasil e a mais estudada (ASSINE, 1994). Encontra-se dentro da Província Estrutural de “Borborema” (ALMEIDA et al., 1977) que engloba praticamente todo o Nordeste do Brasil, cobrindo rochas do embasamento Pré-cambriano (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Apresenta um formato aproximadamente retangular, com eixo longitudinal na direção W-E e está formada por sequências sedimentares paleozoicas e

mesozoicas, estendendo-se atualmente por uma área de aproximadamente 9.000 km² (ASSINE, 1994). Esta bacia sedimentar localiza-se entre os meridianos 38° 30' e 40° 50' de longitude W de Greenwich e os paralelos 7° 05' e 7° 50' de latitude S, ocupando parte dos estados do Piauí, Ceará e Pernambuco (ASSINE, 2007) (Fig. 21).

O espécime foi coletado nos calcários laminados da Formação Crato, especificamente na mina de exploração denominada localmente de Mina do Val, no município de Nova Olinda, Estado do Ceará (07° 6' 795" S – 39° 42' 942" O), no nível carbonático C6 (de acordo com NEUMANN et al., 2003).

A Formação Crato é composta principalmente por calcários micríticos laminados finos (3,0-6,0 mm), de cores cinza e creme, com pouca ou nenhuma bioturbação (NEUMANN et al., 2003; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Essa unidade lacustre é predominantemente carbonatada e está constituída, principalmente, por seis unidades que representam uma sedimentação carbonática lacustre interna (NEUMANN et al., 2003). Os horizontes fossilíferos mais ricos em vegetais fósseis estão na base da Formação Crato – o foco deste trabalho. A idade da Formação Crato foi interpretada como Aptiana (Cretáceo Inferior) com base em estudos de ostracodes e palinomorfos (COIMBRA; ARAI; CARENO, 2002; BATTEN, 2007). Estas camadas estão sobrepostas pela Formação Ipubi (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003), seguida pela Formação Romualdo, que contém uma grande quantidade de fósseis tridimensionais, particularmente de peixes e outros vertebrados bem preservados (FARA et al., 2005; SARAIVA et al., 2007). As três formações, juntamente com a Formação Barbalha, compõem o Grupo Santana (CUSTÓDIO et al., 2017).

Figura 21 – Mapa de localização da Bacia do Araripe. A estrela marca o local onde foi coletado o exemplar aqui descrito, na mina de exploração de calcário laminado (Mina do Val), município de Nova Olinda, Ceará.



Fonte: Modificado de Viana e Neumann (2002) e Do Carmo et al. (2004).

Material e métodos

Coletas com controle estratigráfico na Formação Crato são extremamente escassas e não possuem uma metodologia padrão para ser seguida. Dessa forma, utilizamos procedimentos semelhantes aos utilizados para escavações controladas na Formação Romualdo (FARA et al., 2005). O afloramento estudado corresponde a uma frente de exploração de calcário laminado para a construção civil. Para a coleta foi utilizada uma área de aproximadamente 54 m². A primeira camada foi demarcada com linhas para direcionar o padrão do corte das placas de calcário, que seguem um padrão estipulado pelos lavradores (0,5 m x 0,5 m). O disco de corte possui 20 cm de diâmetro e produzia blocos de 8-10 cm de espessura, dependendo da feição a ser cortada. Os blocos calcários foram levantados por meio de uma alavanca e, à medida que as

lajotas foram separadas, foi verificada a ocorrência de fósseis naquele determinado nível, cada espécime foi identificado na ficha de campo, que continha informações como o tamanho, tipo de preservação e se completo ou incompleto. A coleta sistemática resultou na descrição de dez níveis de calcário, denominados N1 até N10, da base para o topo respectivamente. Cada nível é descrito detalhadamente quanto à ocorrência de fósseis na seção dos resultados.

O fóssil aqui estudado está preservado como impressão, por óxido de ferro de coloração castanho-avermelhada, mas com detalhes tridimensionais (estames). O método de preparação da amostra foi estritamente mecânico, utilizando ponteiros de aço e carbide, variando de 0,3 a 1 mm de diâmetro. Esta preparação possibilitou a visualização das partes que ainda estavam cobertas pela matriz. As medidas lineares foram realizadas com um paquímetro digital sob um esteromicroscópio e as fotografias dos detalhes foram obtidas com uma câmera acoplada a lupa. Pequenos fragmentos isolados das flores foram submetidos a análise no Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), no Laboratório de Dispositivos e Nanoestruturas, da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). O espécime descrito aqui, está depositado na coleção paleontológica do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (LPU), Crato, Ceará, com o número LPU 904.

Resultados

De um modo geral, cada camada analisada contém uma área de aproximadamente 50 m² e com uma variação da biota em cada nível entre 10 e 10 cm. As camadas mais antigas apresentaram uma maior diversidade fossilífera em relação as camadas mais recentes. O nível N1, localizado na base do perfil, foi o que apresetou uma maior densidade fossilífera, principalmente quanto aos vegetais, com um total de 57 fragmentos observados. Várias folhas também foram recuperadas deste nível (32 fragmentos foliares) não sendo possível estabelecer uma afinidade taxonômica. Os fragmentos lenhosos encontrados, total de 7, não ultrapassavam mais do que 10 cm. Dos fragmentos de plantas que puderam ser identificados devido a excelente preservação, 2 foram associados ao gênero *Pseudofrenelopsis*, 7 foram associados a pequenas sementes de *Araucariaceae* e alguns dos ramos encontrados estavam articulados, como a inflorescência descrita aqui. Quanto aos insetos, foram recuperados 1 asa de Odonata, 1 perna de Orthoptera e 1 espécime completo de Blattodea. Outros fósseis recuperados foram 7 peixes petencententes ao gênero *Dastilbe* e 1 coprólito.

Sistemática paleontológica

Ordem Poales Small 1903

Família Poaceae (R. Brown) Barnhart 1895

Espécime: LPU 904 depositado no Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, Santana do Cariri – Ceará.

Localidade tipo: Afloramento “Mina do Val”, Município de Nova Olinda, Ceará. Unidade estratigráfica: Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe. Idade: Cretáceo Inferior (Aptiano).

Descrição: planta herbácea, consiste de uma inflorescência masculina básica completa, do tipo espiguetta, portando flores inconspícuas (Fig. 22). As glumas estão ausentes na base da inflorescência devido a preservação incompleta do espécime, pois não apresenta a base do ramo e o ápice terminal. A ráquila (que mede 80,98 mm de compr. e 3,85 mm de larg.), sustenta muitos antécios com disposição aparentemente alterna-dística. Os antécios somam um total de 23, entre completas e parcialmente preservadas. As flores são sésseis, pequenas (2.81 a 7.2 mm de comprimento x 0.74 a 3.81 mm de largura) e estão subtendidas por um par de brácteas, a lema (inferior e mais externa) e a pálea (superior e mais interna). A lema é uniuilhada e estreitamente lanceolada, tem numerosas nervuras e apresenta um ápice (arista) longo e delgado. A pálea é ligeiramente menor do que a lema, geralmente, com mais de uma quilha (Tab. 1). As flores são aclamídeas e não foi possível observar as lodículas. Cada flor apresenta estames, geralmente com filetes bem preservados e são envolvidas por duas glumelas.

As anteras são rimosas quanto a deiscência e versáteis, tornando-se livres para movimentar-se em todas as direções. LPU 904 representa uma inflorescência estaminada, ou seja, unissexuada, pois apresenta apenas estruturas sexuais masculinas, estando ausentes o ovário e o estigma. Não foram observadas estruturas relacionadas a nectários. As flores apresentam a epiderme da antera ornamentada (Fig. 23). Pólenes não foram observados.

Figura 22 – LPU 904 n. gen. n. sp., os números representam os antécios. A área pontilhada corresponde ao antécio mais completo. Barra de escala: 2 cm.



Fonte: autor.

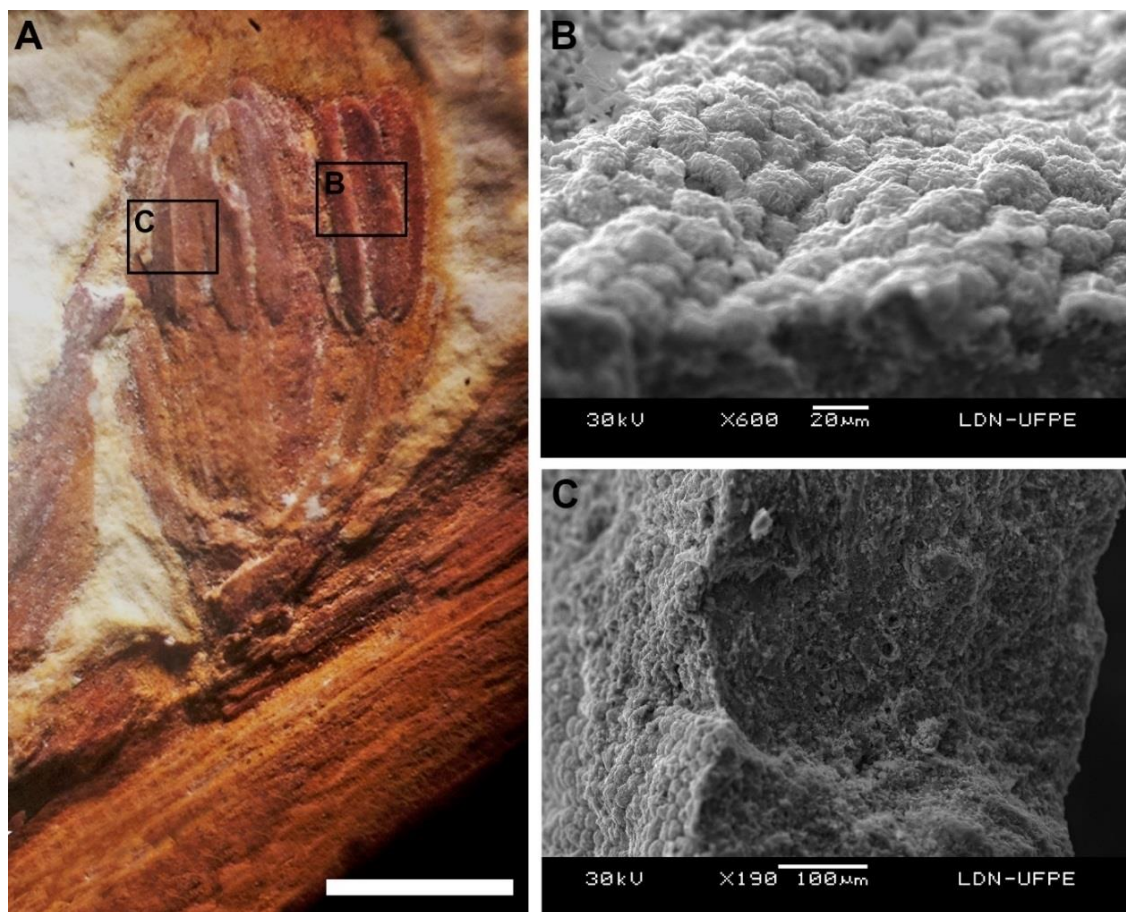
Tabela 1: Descrição das flores de LPU 904 de acordo com a sequência da figura 2A.

Flor	Tamanho da flor (comprimento x largura) em mm	Lema	Arista	Pálea	Nº de quilhas	Nº de estames	Antera	Filete	Obs.
1	2,81 x 2,52	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	3	Ápice preservado	Ausente	
2	6,03 x 2,95	3,51	2,79	5,11	2	5	2,01 x 0,37	Presente	
3	6,65 x 2,62	2,93	2,15	6,18	1	6	1,31 x 0,41	Presente	
4	5,86 x 3,46	4,41	3,69	5,64	2	6	1,91 x 0,67	Presente	
5	-	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	3	1,59	Ausente	Flor incompleta
6	4,43 x 3,67	4,84	5,17	5,28	3	3	2,10 x 0,90	Presente	
7	3,85 x 2,92	5,15	1,53	5,28	2	6	1,92 x 0,62	Presente	Arista parcialmente preservada
8	3,85 x 2,92	4,49	5,07	6,95	3	5	1,70 x 0,52	Presente	
9	-	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	4	-	Ausente	Flor incompleta
10	3,88 x 3,24	4,03	1,70	5,48	2	5	2,15 x 0,69	Presente	
11	7,21 x 5,14	Ausente	5,71	5,48	3	4	1,88 x 0,79	Presente	Antera mal preservada
12	6,64 x 3,36	5,40	2,40	7,05	2	5	2,39 x 0,79	Ausente	
13	4,89 x 3,81	4,45	4,20	5,61	1	6	2,08 x 0,88	Presente	Pálea mal preservada

14	5,79 x 0,74	4,20	4,71	Ausente	Ausente	2	1,98 x 0,67	Presente	Algumas anteras estão recobertas pelo lema
15	3,93 x 2,84	4,94	3,90	4,89	1	-	-	-	Não foi possível diferenciar os estames
16	4,53 x 2,07	5,25	5,51	Ausente	Ausente	3	1,94 x 0,46	Presente	
17	5,35 x 3,11	4,19	6,05	Ausente	Ausente	2	2,83 x 1,28	Presente	
18	4,99 x 3,27	Ausente	Ausente	6,82	2	2	1,88 x 0,45	Presente	
19	4,62 x 3,33	5,68	4,25	6,22	1	6	2,16 x 0,67	Presente	
20	3,73 x 2,94	6,1	4,48	4,70	1	3	1,79 x 0,66	Presente	
21	4,24 x 3,46	4,32	5,23	6,35	4	5	2,04 x 0,58	Presente	
22	4,35 mm compr. e 2,99	5,52	7,48	6,96	4	6	2,06 x 0,70	Presente	
23	7 x 2,42	2,30	1,25	7,11	Ausente	5	2,03 x 0,65	Presente	

Fonte: autor.

Figura 23 – A. Detalhe da flor estaminada (barra de escala 2 mm); B. Epiderme da antera com a cutícula ornamentada vista sob MEV. C. Corte transversal da antera.



Fonte: autor.

Discussão

A maioria das características morfológicas compartilhadas pelos membros de Poales, tais como flores tipicamente diminutas, envoltas por bractéolas e dispostas em inflorescências (com raras exceções) (LINDER; RUDALL, 2005), também são compartilhadas com LPU 904. LPU 904 compreende uma inflorescência do tipo espiguetas, com antécios distribuídos na ráquila, envoltos pelo lema, arista e pálea, o que facilmente permite sua identificação como membro da família Poaceae (ver SOUZA; LORENZI, 2012). De maneira geral, nas Poaceae, exceto nas subfamílias Bambusoideae e Ehrhartoideae, a glumela inferior (lema) é maior e envolve a glumela superior (pálea), formando-se uma cavidade fechada que encerra a flor (GPWG, 2011; SOUZA; LORENZI, 2012). Além disso, as flores de Poaceae são conspícuas e cada flor está envolvida por duas glumelas (SOUZA; LORENZI, 2012). Sendo estas características observadas em LPU 904.

A ausência de néctar na maioria das Poales atuais e a presença de flores reduzidas, muitas vezes inconspícuas com as anteras expostas, foram consideradas evidências de que a anemofilia era predominante (ver WOLOWSKI; FREITAS, 2015 para uma revisão). No entanto, há a hipótese de que a polinização por animais seja predominante na ordem, com várias origens independentes para a polinização pelo vento (GIVNISH et al., 2010). Apesar da alta diversidade de Poaceae, poucos estudos relativos à polinização foram realizados para espécies atuais (WOLOWSKI; FREITAS, 2015). Nesse contexto a ausência de nectário, sua estrutura floral e principalmente as anteras com filetes longos e aparentemente flexíveis observados em LPU 904, sugerem que essa espécie também realizava anemofilia já durante o Cretáceo Inferior. As anteras com filetes alongados e flexíveis permitiriam sua oscilação com o vento, conforme proposto anteriormente para Poaceae, Cyperaceae e Juncaceae (WOLOWSKI; FREITAS, 2015), que correspondem a táxons atuais.

Datações isotópicas e moleculares, evidências fósseis e registros de palinomorfs foram utilizados para embasar as diferentes propostas sobre a origem das Poales, que ainda um é tema controverso. Por exemplo, Bremer (2002) datou a origem das gramíneas em cerca de 75 Ma., utilizando-se o método de datação molecular. Contrariando trabalhos anteriores que afirmam que sua maior diversificação pode ter se dado mais recentemente, há 55 Ma (e.g. KELLOGG, 2000). A utilização da composição isotópica de carbono dos paleossolos (CERLING et al., 1997) e o esmalte dentário de vertebrados fósseis (MACFADDEN; CERLING, 1994) apontam que as gramíneas C4 (que constituem quase metade da diversidade total de espécies de gramíneas atuais), teriam se originado no Eoceno e se diversificado por volta de 15 Ma. (CHRISTIN et al., 2008; VICENTINI et al., 2008; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2009). Outra proposta propõe sua expansão global mais tarde, há cerca de 7-5 Ma. (SAGE; MONSON, 1999). Apesar do pobre registro de gramíneas, os primeiros restos de seus macrofósseis verdadeiros como espiguetas, datam de cerca de 55 Ma., durante o Paleoceno-Eoceno (CREPET; FELDMAN, 1991). Datações moleculares mostraram que a linhagem ancestral das gramíneas se originou há cerca de 96 Ma. durante o Cretáceo, tendo as Poaceae uma provável origem em regiões africanas ou sul-americanas do Gondwana (BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2010). Givnish et al. (1999) postularam que as Poales (Bromelianaes) teriam surgido na América do Sul e Bremer (2002) em sua análise biogeográfica, suportou a origem das Poales também para a América do Sul. A ocorrência de LPU 904 reforça a origem dessas plantas para a América do Sul além de corroborar com as datações isotópicas e moleculares de que esse grupo de plantas teria se originado no Cretáceo Inferior.

Considera-se que as monocotiledôneas de maneira geral teriam evoluído durante o Cretáceo Inferior e se diversificaram nas linhagens existentes durante o Cretáceo Médio-Superior, com os primeiros fósseis de Poales sendo do Cretáceo Superior (HERENDEEN; CRANE, 1995; LINDER; RUDALL, 2005). No entanto, esses fósseis foram equivocadamente atribuídos à ordem (GANDOLFO; NIXON; CREPET, 2002), tornando a datação molecular anterior de Poales incerta (LINDER; RUDALL, 2005). Os primeiros registros de pólen de gramíneas datam do Paleoceno da América do Sul e da África, entre 60 e 55 Ma. (JACOBS; KINGSTON; JACOBS, 1999), o que confirma as análises filogenéticas realizadas.

A compreensão da história evolutiva das Poaceae é baseada em reconstruções filogenéticas, registros fósseis e dados fitolíticos (CERLING et al., 1997; PRASAD et al., 2005; TIPPLE; PAGANI, 2007; STRÖMBERG et al., 2007; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2010). Não há registros confiáveis de Poaceae antes do Maastrichtiano, embora existam alguns poucos registros para o Cretáceo Superior (Maastrichtiano) (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). De fato, a presença da família é baseada principalmente no registro de pólen (LINDER, 1987), o que pode ser um problema, dada a similaridade e a dificuldade em distinguir de pólen de Restionaceae e outras graminóides (DAGHLIAN, 1981; LINDER; FERGUSON, 1985), por exemplo, alguns registros polínicos de Restionaceae relatados por Hochuli (1979) para o Cretáceo (Albiano e Maastrichtiano) e para o Cenozoico são considerados incertos (BONNEFILLE et al., 1990). A presença de Poaceae no final do Cretáceo está suportada pela descoberta de pelo menos cinco tipos diferentes de fitólitos de gramíneas preservados em um coprólito de dinossauro do Maastrichtiano da Índia (PRASAD et al., 2005), além disso, ocorrências mais recentes de fitólitos (morfotipos *Changii indicum* Prasad, Strömberg, Leaché, Samant, Patnaik, Tang, Mohabey e Sahni 2011 e *Tateokai decana* Prasad, Strömberg, Leaché, Samant, Patnaik, Tang, Mohabey e Sahni 2011) foram relacionados a Oryzeae também para o Maastrichtiano (PRASAD et al., 2011). A presença de LPU 904, que corresponde a uma planta com características de gramíneas modernas, confirma a origem dessa família para o Cretáceo, o que é consistente com as análises filogenéticas e datações moleculares já realizadas, bem como, a ocorrência de fitólitos (BREMER, 2002; PRASAD et al., 2005; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2010). No entanto, esses trabalhos colocam a origem de Poaceae no final do Cretáceo Superior e, aqui, a origem das Poaceae teria ocorrido no Aptiano. Além disso, LPU 904 é reforça a evidência de que as gramíneas provavelmente originaram na América do Sul, contrariando as ideias de Hsiao et al. (1999).

Cao et al. (1998) descreveram duas espécies de monocotiledôneas para o Jurássico Superior da China (Formação Yixian): *Liaoxia cheniae* descrita com base em ramos com estruturas reprodutivas conectadas e *Eugrosites changii* comparada com plantas atuais de Poaceae (CAO et al., 1998). No entanto, a partir de uma reanálise dos fósseis de *Liaoxia cheniae*, Rydin et al. (2006) sugerem que as estruturas reprodutivas ovuladas e outras características importantes são semelhantes com espécies de Gnetales fóssil. Também afirmam que *Eugrosites changii* é muito semelhante a *Liaoxia cheniae* e, por isso, foi incluído no mesmo gênero: *Liaoxia changii* (RYDIN; WU; FRIIS, 2006). Portanto, essas plantas não estão relacionadas com as monocotiledôneas e se trata de um registro equivocado de Poaceae para o Jurássico.

Restos florais em âmbar foram relatados para o Cretáceo Inferior (Albiano Superior) de Burma (POINAR, 2004): uma espiguetta comprimida lateralmente, com glumas basais, lema e pálea, além de restos de estames e gineceu, e uma folha foram descritas como *Programinis burmitis* Poinar 2004 e *Programinis laminatus* Poinar 2004, respectivamente e relacionadas com Bambusoideae. No entanto, a idade do âmbar birmanês tem sido questionada (ver VICENTINI et al., 2008; FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011), bem como a identidade do fóssil o que fez com que estes táxons não tenham sido incorporados nas análises filogenéticas (VICENTINI et al., 2008). A atribuição da idade Albiano Superior para o âmbar birmanês parece ser muito antiga, considerando as flores descritas que parecem pertencer ao Cretáceo Superior ou até mesmo ao início do Cenozoico (ver FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). Mais recentemente, Poinar e Columbus (2012) descreveram a espécie *Alarista succina* preservada em âmbar, relacionando a subfamília Bambusoideae (Poaceae) para o Terciário da República Dominicana, a qual consiste do antécio completo, lema, pálea, arista e ráquila, sendo atribuída a Poaceae e, pelas características epidérmicas, atribuída a Bambusoideae (POINAR; COLUMBUS, 2012). Esta espécie possui apenas 22 mm de comprimento e 12 mm de largura com poucos dados morfológicos, mas suficientes para ser inserida dentro das Poaceae.

Um outro registro prévio de macrofóssil de Poales para a Formação Crato foi relatado por Xavier et al. (2014), ao descrever interação inseto-planta através de uma estrutura de oviposição. Os autores descrevem ainda um ramo herbáceo, aparentemente com um fruto conectado ao ápice de um dos ramos, preservado em forma de umbela (guarda-chuva), que foi interpretado como uma inflorescência, o que justificaria sua inclusão em Poales. Dessa forma, aqui consideramos esta descrição incipiente, sem embasamento suficiente para justificar tal

identificação, que deve seguir como base confiável a preservação de estruturas florais, conforme apresentado em LPU 904. Herendeen et al. (2017) registraram a existência de muitos táxons relacionados equivocadamente às angiospermas e que interpretações de características morfológicas de angiospermas feitas com fósseis mal preservados, não teriam credibilidade. Existem, portanto, poucos registros confiáveis a partir do Aptiano em diante, sendo necessário estarem preservadas estruturas como os estames e carpelos para que seja confirmada sua identificação segura dentro das angiospermas (HERENDEEN et al., 2017). Seguindo esse critério LPU 904 pode ser considerado como um registro confiável por possuir flores diminutas em uma inflorescência do tipo espiguetas, envoltas por bractéolas e flores com muitos estames bem preservados.

Embora as monocotiledôneas possuam uma elevada diversidade atualmente, constituindo cerca de um quarto das angiospermas recentes (APG III, 2009), seu registro fóssil durante o Cretáceo tem sido considerado pobre, quando comparado com o registro fóssil das eudicotiledôneas, por exemplo (CRANE; FRIIS; PEDERSEN, 1995; GANDOLFO; NIXON; CREPET, 2000; STOCKEY, 2006). No entanto, novas descobertas do Cretáceo Inferior mostram que as monocotiledôneas foram mais diversas nas fases iniciais de desenvolvimento das angiospermas do que se imaginava (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011). A ocorrência de três táxons, *Klitzschophyllites flabellatus* Mohr e Rydin 2002, *Spixiarum kipea* Coiffard, Mohr e Bernardes-de-Oliveira 2013 e *Cratosmilax jacksoni* Lima, Saraiva, Silva, Bantim, Sayão 2014, anatomicamente bem preservados da Formação Crato, mostrou que as monocotiledôneas já haviam iniciado sua diversificação durante o Cretáceo Inferior. Nesse sentido, LPU 904 reforça a presença das monocotiledôneas neste período e expande ainda mais as evidências desse grupo de plantas. O registro fóssil aparentemente esparso das monocotiledôneas pode refletir, em parte, o hábito herbáceo do grupo (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011).

De maneira geral, as gramíneas foram consideradas como pré-adaptadas para a abertura de novos nichos associados ao decaimento climático e à aridificação generalizada ocorrida no final do Eoceno (CREPET; FELDMAN, 1991). Acredita-se que a diversificação inicial das Poales ocorreu durante um período de altos níveis de CO₂, alta precipitação e ambientes abertos (CERLING; EHLERINGER; HARRIAS, 1998, BOUCHENAK-KHELLADI; MUASYA; LINDER, 2014). A grande diversidade de Poales é encontrada em habitats secos e ensolarados, como aquelas observadas em savanas e estepes (SOUZA; LORENZI, 2012; BOUCHENAK-KHELLADI; MUASYA; LINDER, 2014). Uma característica importante do Cretáceo Inferior

foi a progressiva ruptura da Pangea, acarretando em uma série de mudanças ambientais, como as oscilações climáticas e consequentemente o aumento da aridez, inclusive no Aptiano (FÖLLMI, 2012). Isso pode ter atuado como um fator redutor da cobertura vegetal, além do aumento da ocorrência de paleoincêndios, levando a ambientes abertos (BOND; WOODWARD; MIDGLEY, 2005; FÖLLMI, 2012; STRÖMBERG et al., 2013). Essas condições paleoambientais são condizentes com o ambiente deposicional interpretado para a Formação Crato (ver, HEIMHOFER; HOCHULI, 2010), o que deve ter proporcionado o desenvolvimento não só das gramíneas, mas também de outras monocotiledôneas.

Considerações finais

Baseado na análise acurada das estruturas florais de LPU 904 classificamos este espécime na ordem Poales, por compartilhar várias características com esta ordem. As características como inflorescência do tipo espiguetas portando flores diminutas, envoltas por bractéolas e flores com muitos estames bem preservados, confirmam que LPU 904 representa o primeiro macrofóssil de Poaceae para o Cretáceo Inferior, representando o registro mais antigo para este grupo de plantas. A descrição de LPU 904 poderá auxiliar na elucidação da fase inicial da dispersão das primeiras angiospermas, trazendo novas evidências para a reavaliação dos modelos atuais de evolução e paleobiogeografia das gramíneas. Por ser considerada uma planta herbácea e, provavelmente, ter vivido em habitats secos e ensolarados como a maioria das Poales atuais, sua ocorrência corrobora com as condições paleoambientais vigentes durante a deposição da Formação Crato. Sua descrição contribui para elucidar a diversidade da paleoflora Gondwânica, durante o Cretáceo Inferior (Aptiano).

Referências

- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 161: 105–121. 2009.
- BATTEN, D. J. Spores and pollen from the Crato Formation: biostratigraphic and palaeoenvironmental implications. In: Martill, D. M.; Bechley, G.; Loveridge, R. F. (Eds.), **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World**. Cambridge University Press, Cambridge. 2007.

- BOND, W. F.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, 165: 525–538. 2005.
- BONNEFILLE, R.; HAMILTON, A. C.; LINDER, H. P.; RIOLLET, G. 30,000-Year-old fossil Restionaceae pollen from central equatorial Africa and its biogeographical significance. **Journal of Biogeography**, 17: 307–314. 1990.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; VERBOOM, G. A.; HODKINSON, T. R.; SALAMIN, N.; FRANCOIS, O.; NI CHONGHAILE, G.; SAVOLAINEN, V. The origins and diversification of C4 grasses and savanna-adapted ungulates. **Global Change Biology**, 15: 2397–2417. 2009.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MUASYA, A. M.; LINDER, H. P. A revised evolutionary history of Poales: evolution and diversification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 175: 4–16. 2014.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; VERBOOM, A. G.; SAVOLAINEN, V.; HODKINSON, T. R. Biogeography of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 162: 543–557. 2010.
- BREMER, K. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. **PNAS**, 97 (9): 4707–4711. 2000.
- BREMER, K. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). **Evolution**, 56: 1374–1387. 2002.
- CAO, Z.; WU, S.; ZHANG, P.; LI, J. Discovery of fossil monocotyledons from Yixian Formation, western Liaoning. **Chinese Science Bulletin**, 43: 230–3. 1998.
- CERLING, T. E.; HARRIS, J. M.; MACFADDEN, B. J.; LEAKEY, M. G.; QUADE, J.; EISENMANN, V.; EHLERINGER, J. R. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. **Nature**, 389: 153–158. 1997.
- CERLING, T. E.; EHLERINGER, J. R.; HARRIS, J. M. Carbon dioxide starvation, the development of C4 ecosystems, and mammalian evolution. **Philosophical Transactions of the Royal Society Series B**, 353: 159–171. 1998.
- CHASE, M. W.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; RUDALL, P. J.; FAY, M. F.; HAHN, W. H.; SULLIVAN, S.; JOSEPH, J.; MOLVRAJ, M.; KORES, P.; GIVNISH, T. J.; SYTSMA, K. J.; PIRES, J. C. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In: Wilson KL, Morrison DA, eds. **Monocots: systematics and evolution**. Melbourne: CSIRO, 3–16. 2000.
- CHRISTIN, P. A.; BESNARD, G.; SAMARITANI, E.; DUVAL, M. R.; HODKINSON, T. R.; SAVOLAINEN, V.; SALAMIN, N. Oligocene CO₂ decline promoted C4 photosynthesis in grasses. **Current Biology**, 18: 1–7. 2008.
- COIMBRA, J. C.; ARAI, M.; CARENO, A. L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe Basin, north-eastern Brazil. **Geobios**, 35: 687–698. 2002.
- CRANE, P.; FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R. The origin and early diversification of angiosperms. **Nature**, 27–33. 1995.

CREPET, W. L. Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's "abominably perplexing phenomenon". **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 97: 12939–12941. 2000.

CREPET, W. L.; FELDMAN, G. D. The earliest remains of grasses in the fossil record. **American Journal of Botany**, 78: 1010–14. 1991.

DAGHLIAN, C. P. A review of the fossil record of monocotyledons. **The Botanical Review**, 47: 517–55. 1981.

DO CARMO, D. A.; RAFAEL, R. M. L.; VILHENA, R. M.; TOMASSI, H. Z. Redescritção de *Theriosynoecum silvai* e *Darwinula martinsi*, Membro Crato (Formação Santana), Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, NE, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 7(2): 151–158. 2004.

DOYLE, J. A.; ENDRESS, P. K.; UPCHURCH, G. R. Early Cretaceous monocots: a phylogenetic evaluation. **Sborník Národního Muzea v Praze**, B, 64: 59–87. 2008.

FARA, E.; SARAIVA, A. A. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C.; KELLNER, A. W. A. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 218: 145–160. 2005.

FÖLLMI, K. B. Early Cretaceous life, climate and anoxia. **Cretaceous Research**, 35: 230–257. 2012.

FRIEDMAN, W. E. The meaning of Darwin's 'abominable mystery'. **American Journal of Botany**, 96: 5–21. 2009.

FRIIS, E. M.; CRANE, P. R.; PEDERSEN, K. R. **Early flowers and angiosperm evolution**. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press. 2011.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R.; CRANE, P. R. Diversity in obscurity: fossil flowers and the early history of angiosperms. **Phil. Trans. R. Soc. B**, 365: 369–382. 2010.

GANDOLFO, M. A.; NIXON, K. C.; CREPET, W. L. Monocotyledons: a review of their Early Cretaceous record. In *Monocots: Systematics and Evolution* (eds K.I. Wilson & D.A. Morrison) Melbourne: CSIRO, pp. 44–51. 2000.

GANDOLFO, M. A.; NIXON, K. C.; CREPET, W. L. Triuridaceae fossil flowers from the Upper Cretaceous of New Jersey. **American Journal of Botany**, 89: 1940–57. 2002.

GIVNISH, T. J.; AMES, M.; MCNEAL, J. R.; MCKAIN, M. R.; STEELE, P. R.; DEPAMPHILIS, C. W.; GRAHAM, S. W.; PIRES, J. C.; STEVENSON, D. W.; ZOMLEFER, W. B.; BRIGGS, B. G.; DUVALL, M. R.; MOORE, M. J.; HEANEY, J. M.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; THIELE, K.; LEEBENS-MACK, J. H. Assembling the tree of the monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. **Ann Missouri Bot Gard**, 97: 584–616. 2010.

GIVNISH, T. J.; EVANS, T. M.; PIRES, J. C.; SYTSMA, K. J. Polyphyly and convergent morphological Evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from rbcL sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 12: 360–85. 1999.

- GPWG. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 88: 373–457. 2001.
- HEIMHOFER, U.; ARIZTEGUI, D.; LENNIGER, M.; HESSELBO, S. P.; MARTILL, D. M. Highresolution multiproxy records from Early Cretaceous lacustrine deposits: the laminated Crato fossil beds of Brazil. **Sedimentology**, 57: 677–694. 2010.
- HEIMHOFER, U.; HOCHULI, P. A. Early Cretaceous angiosperm pollen from low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Rev. Palaeobot. Palynol.**, 161: 105–126. 2010.
- HERENDEEN, P. S.; CRANE, P. R. The fossil history of the monocotyledons. In *Monocotyledons: Systematics and Evolution* (eds P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler; C. J. Humphries) Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 1–21. 1995.
- HERENDEEN, P. S.; FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R.; CRANE, P. R. Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. **Nat. Plants**, 3: 17015. 2017.
- HOCHULI, P. A. Ursprung und Verbreitung der Restionaceae. **Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich**, 124: 109–31. 1979.
- HSIAO, A. S. W. L.; JACOBS, B. C.; CHATTERTON, N. J. A; ASAY, K. H. A Molecular Phylogeny of the Grass Family (Poaceae) Based on the Sequences of Nuclear Ribosomal DNA (ITS). **Australian Systematic Botany**, 11: 667–688. 1999.
- JACOBS, B. F.; KINGSTON, J. D.; JACOBS, L. L. The origin of grass-dominated ecosystems. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 86: 590–643. 1999.
- JANIS, C. M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 24: 467–500.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. *Plant Systematics: a Phylogenetic Approach* Sinauer Associates. 1999.
- KELLOGG, E. A. The grasses: a case study in macroevolution. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31: 217–238. 2000.
- KUBITZKI, K. **Typhaceae**. In *the Families and Genera of Vascular Plants. Volume IV. Flowering Plants –Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)* (ed. K. Kubitzki) Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, pp. 457–60. 1998.
- LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da Paleoflora das Formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, 22: 99–115. 2012.
- LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, M. A. P.; BANTIM, R. A. M.; SAYÃO, J. M. A new angiosperm from the Crato Formation (Araripe Basin, Brazil) and comments on the Early Cretaceous Monocotyledons. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 86(4): 1657–1672. 2014.
- LINDER, H. P. The evolutionary history of the Poales/Restionales – a hypothesis. **Kew Bulletin**, 42: 297–318. 1987.
- LINDER, H. P.; FERGUSON, I. K. On the pollen morphology and phylogeny of the Restionales and Poales. **Grana**, 24: 65–76. 1985.

- LINDER, H. P.; RUDALL, P. J. Evolutionary history of Poales. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 36: 107–124. 2005.
- MACFADDEN, B. J.; CERLING, T. E. Fossil horses, carbon isotopes and global change. **Trends in Ecology and Evolution**, 9: 481–486. 1994.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Endressinia brasiliiana*, a magnolialian angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Int. J. Pl. Sci.**, 165: 1121–1133. 2004.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; BARALE, G.; OUAJA, M. Palaeogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, an Early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. **Cretaceous Research**, 27: 464–72. 2006.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; LOVERIDGE, R. F. The macrophyte flora of the Crato Formation. In the Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World (eds D. M. Martill; G. Bechly; R. F. Loveridge) Cambridge: Cambridge University Press, pp. 537–65. 2007.
- MOHR, B. A. R.; EKLUND, H. *Araripia florifera*, a magnoliid angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Rev. Palaeobot. Palynol.**, 126: 279–292. 2003.
- MOHR, B. A. R.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Aptian Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **International Journal of Plant Sciences**, 161 (6 Suppl.), S155–S167. 2000.
- MOHR, B.; RYDIN, C. *Trifurcatia flabellata* n. gen. n. sp., a putative monocotyledon angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Foss. Rec.**, 5: 335–344. 2002.
- NEUMANN, V. H. L.; BORREGO, A. G.; CABRERA, L.; DINO, R. Organic matter composition and distribution through the Aptian-Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Int J Coal Geol**, 54: 21–40. 2003.
- POINAR, G. O. JR.; COLUMBUS, J. T. Adhesive grass spikelet with mammalian hair in Dominican amber: first fossil evidence of epizoochory. **Experientia**, 48: 906–908. 1992.
- POINAR, G.O. JR. *Programinis burmitis* gen. et sp. nov., and *P. laminatus* sp. nov., Early Cretaceous grass-like monocots in Burmese amber. **Aust Syst Bot.**, 17: 497–504. 2004.
- PRASAD, V.; STRÖMBERG, C. A. E.; ALIMOHAMMADIAN, H.; SAHNI, A. Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers. **Science**, 310: 1177–80. 2005.
- PRASAD, V.; STRÖMBERG, C. A. E.; LEACHÉ, A. D.; SAMANT, B.; PATNAIK, R.; TANG, L.; MOHABEY, D. M.; GE, S.; SAHNI, A. Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. **Nat. Commun.**, 2: 480. 2011.
- RYDIN, C.; WU, S. Q.; FRIIS, E. M. *Liaoxia* (Gnetales): ephedroids from the Early Cretaceous Yixian Formation in China. **Plant Systematics and Evolution**, 262: 239–65. 2006.
- SAGE, R. F.; MONSON, R. K. 1999. **C4 plant biology**. San Diego: Academic Press.

- SARAIVA, A. A. F.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M.; LIMA, F. J. **Guia para trabalhos de campo em Paleontologia na Bacia do Araripe**. 2ª edição revisada, Crato-CE, 143p. 2015.
- SARAIVA, A. A. F.; HESSEL, M. H.; GUERRA, N. C.; FARA, E. Concreções Calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, 17(1): 40–58. 2007.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III**. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 768 p. 2012.
- STOCKEY, R. A. The fossil record of basal monocots. **Aliso**, 22: 91–106. 2006.
- STRÖMBERG, C. A. E. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 102: 11 980–11 984. 2005.
- STRÖMBERG, C. A. E.; DUNN, R. E.; MADDEN, R. H.; KOHN, M. J.; CARLINI, A. A. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. **Nature Communications**, 4: 1478. 2013.
- STRÖMBERG, C. A. E.; WERDELIN, L.; FRIIS, E. M.; SARAC, G. The spread of grass-dominated habitats in Turkey and surrounding areas during the Cenozoic: phytolith evidence. **Paleogeology, Paleoclimatology, Paleoecology**, 250: 18–49. 2007.
- TIPPLE, B. J.; PAGANI, M. The early origins of terrestrial C4 photosynthesis. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, 35: 435–461. 2007.
- VALENÇA, L. M. N.; NEUMANN, V. H. L.; MABESOONE, J. M. An overview on Calloviane Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geol Acta**, 1: 261–275. 2003.
- VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. O Membro Crato da Formação Santana. In: C. Schobbenhaus; D. A. Campos; E. T. Queiroz; M. Winge; M. L. C. Berbert-Born (eds.) **Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil**. Brasília, Departamento Nacional de Produção Mineral e Serviço Geológico do Brasil, p. 113-120. 2002.
- VICENTINI, A.; BARBER, J. C.; ALISCIONI, S. S.; GUISSANI, L. M.; KELLOGG, E. A. The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. **Global Change Biology**, 14: 1–15. 2008.
- WARREN, L. V.; VAREJÃO, F. G.; QUAGLIO, F.; SIMÕES, M. G.; FÜRSICH, F. T.; POIRÉ, D. G.; CATTO, B.; ASSINE, M. L. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Facies**, 63:3. 2017.
- WATSON, L.; DALLWITZ, M. J. **The Grass Genera of the World**. Wallingford: CAB International. 1992.
- WOŁOWSKI, M.; FREITAS, L. An overview on pollination of the Neotropical Poales. **Rodriguésia**, 66(2): 329–336. DOI: 10.1590/2175-7860201566204. 2015.
- XAVIER, S. A. S.; VIANA, M. S. S.; SOUZA, E. B.; SOUSA, M. J. Registro de oviposição em inflorescência da Formação Crato (Aptiano), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista de Geologia**, 27(1): 67–75. 2014.

7. FOGO NO PARAÍSO: MÚLTIPLAS EVIDÊNCIAS DE PALEOINCÊNDIOS NO FOSSIL LAGERSTÄTTE ARARIPE (BACIA DO ARARIPE, APTIANO-ALBIANO), NORDESTE DO BRASIL

FLAVIANA JORGE DE LIMA^{a,b}, ETIENE FABBRIN PIRES^c, ANDRÉ JASPER^d, DIETER UHL^{e,f}, ANTÔNIO ÁLAMO FEITOSA SARAIVA^b, JULIANA MANSO SAYÃO^{a,g}

^a*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil; flavianajorge@gmail.com*

^b*Laboratório de Paleontologia, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Regional do Cariri, Crato, Ceará, Brasil; alamocariri@yahoo.com.br*

^c*Laboratório de Paleobiologia, Campus de Porto Nacional, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional, Brasil; etienefabbrin@mail.uft.edu.br*

^d*Programa de Pós-Graduação em Ambiente e Desenvolvimento, PPGAD. Centro Universitário Univates, Lajeado, Brasil; ajasper@univates.br*

^e*Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum Frankfurt, Frankfurt am Main, Germany*

^f*Senckenberg Centre for Human Evolution and Palaeoenvironment, Eberhard Karls Universität Tübingen, Tübingen, Germany*

^g*Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco, Vitória de Santo Antão, Brasil; jmsayao@gmail.com*

Resumo

Restos de *macro-charcoal* foram identificados para o Grupo Santana (Formações Crato, Ipubi e Romualdo) da Bacia do Araripe, no Brasil. A presença substancial de *macro-charcoal* demonstra a ocorrência de paleoincêndios no Cretáceo Inferior pela primeira vez nesta região e soma-se aos outros três registros para a América do Sul. O carvão macroscópico foi coletado

e posteriormente analisado sob estereomicroscópio e microscópio eletrônico de varredura (MEV). Os restos de madeira carbonizados foram identificados como gimnospermas, que eram componentes importantes da paleoflora do Nordeste do Brasil, durante o Cretáceo. Os resultados apresentados aqui fornecem mais evidências para a ocorrência de paleoincêndios no Norte do Gondwana durante o Cretáceo Inferior, aumentando a compreensão sobre esses eventos e as dinâmicas paleoambientais.

Palavras chave: *Macro-charcoal*. Paleoincêndios. Cretáceo. Gondwana. Formação Crato. Formação Ipubi. Formação Romualdo.

Introdução

O fogo é um processo importante em diferentes ambientes na Terra e produz carvão vegetal (*charcoal*) quando a combustão é incompleta (BOWMAN et al., 2009; PATTERSON; EDWARDS; MAGUIRE, 1987). O carvão vegetal macroscópico é facilmente preservado mesmo durante longos períodos de tempo e pode ser usado como indicador da ocorrência de eventos de incêndios florestais em um contexto sedimentar moderno e fóssil (KOMAREK, 1973; BELCHER, 2013). Assim, o carvão vegetal macroscópico pode ser usado para fornecer dados sobre o histórico de incêndios florestais a longo prazo (SCOTT, 2000; 2009). Os relatos sobre os carvões vegetais do Cretáceo são relativamente comuns em escala global e têm aumentado nas últimas décadas (HARRIS, 1981; HERENDEEN et al., 1999; SCOTT, 2000; COLLINSON et al., 1999; FALCON-LANG; KVACEK; ULICNY, 2001; SCOTT; STEA, 2002; FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006; SCOTT, 2009; ABU HAMAD; JASPER; UHL, 2012; DOS SANTOS et al., 2016). Esses registros de carvão fóssil são de coníferas (e outras gimnospermas) e pteridófitas (COLLINSON et al., 1999; SCOTT; STEA, 2002), enquanto que charcoal de angiospermas tornam-se mais comuns apenas durante o Cretáceo Superior (HERENDEEN et al., 1999; FRIIS; PEDERSEN; CRANE, 2006).

No entanto, até agora, os registros de carvão macroscópico para o Cretáceo da América do Sul são raros (três). Passalia (2007) relatou restos de plantas carbonizadas para a Bacia Austral, Argentina (Formação de Kachaike, Albiano-Cenomaniano), Martill et al. (2012) para a Bacia do Araripe, Brasil (Formação Romualdo, Albiano) e Dos Santos et al. (2016) para a Bacia Takutu, Brasil (Formação Serra do Tucano, Aptiano-Albiano). No entanto, apenas Dos

Santos et al. (2016) forneceram evidências detalhadas, como imagens de paredes celulares homogeneizadas para sustentar que o material estudado é realmente carvão vegetal macroscópico (ver JONES; CHALONER, 1991; SCOTT, 2000; 2010).

Assim, embora o Cretáceo tenha sido considerado um período particular de altas temperaturas na história da Terra (SCOTT et al., 2014) e os restos de carvão macroscópico estejam distribuídos geograficamente em diferentes localidades em todo o mundo (BROWN et al., 2012; MANFROI et al., 2015; DOS SANTOS et al., 2016; EL AFTY et al., 2016), ainda são escassos os dados para a América do Sul e também para todo o Hemisfério Sul. Considerando o significado do fogo para os eventos evolutivos ocorridos durante o Cretáceo (BOND; SCOTT, 2010; BROWN et al., 2012), o mapeamento e descrição de *macro-charcoal* desse período também é importante para obter uma melhor compreensão das interações entre o fogo e a vegetação, não só do ponto de vista ecológico, mas também evolutivo. Com o objetivo de contribuir com a base de dados global e a compreensão das dinâmicas paleoambientais relacionadas aos eventos de incêndios florestais durante esse período, é apresentada aqui uma descrição fundamentada do carvão vegetal macroscópico de diferentes formações geológicas da Bacia do Araripe.

Contexto geológico e paleontológico

A Bacia do Araripe está localizada na região Nordeste do Brasil, representando uma bacia intracratônica e a mais extensa bacia interior dessa região (MABESOONE; TINOCO, 1973) (Fig. 24). Abrange a parte sul do estado do Ceará e se estende aos estados de Pernambuco e Piauí (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). O excepcional registro fóssil do Cretáceo dessa bacia tornou-se um dos mais significativos depósitos *fossilagerstätten* para o Mesozoico do Gondwana (MAISEY, 1991; MARTILL, 1993; 1997; 2001; KELLNER, 2002; FARA et al., 2005; MARTILL, 2007; MARTILL et al., 2012) e numerosos estudos paleontológicos têm sido realizados (ver, MAISEY, 1991; MARTILL, 2007; SARAIVA et al., 2015; SAYÃO et al., 2015, para uma revisão).

Figura 24 - Mapa de localização da Bacia do Araripe.



Fonte: Modificado de Assine (2007).

A deposição dos sedimentos cretácicos está intimamente ligada à abertura do Oceano Atlântico Sul (MATOS, 1992; MABESOONE; VIANA; LIMA FILHO, 1994) e os sedimentos marinhos fluviais, lacustres e transicionais Aptianos-Albianos foram depositados durante a fase pós-rifte, caracterizada por uma subsidência lenta (PONTE; PONTE FILHO, 1996; NEUMANN et al., 2003). O estágio pós-rifte é representado pelos depósitos do Grupo Santana [Formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo] *sensu* Custódio et al. (2017)].

A Formação Crato do Cretáceo Inferior contém uma rica biota fóssil em estratos lacustres que preservaram, inclusive, os tecidos moles, por exemplo de pterossauros, em calcários laminados (MARTILL, 2007; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012; SARAIVA et al., 2015; PÊGAS; LEAL; KELLNER, 2016; SAYÃO et al., 2016). Representa uma visão única dos ecossistemas terrestres do Cretáceo Inferior durante a diversificação das angiospermas e a fragmentação da América do Sul e da África (MAISEY, 1991).

Uma série de camadas heterolíticas alternadas e depósitos carbonáticos (MARTILL; WILBY, 1993; NEUMANN et al., 2003) compõe a sucessão da Formação Crato. A parte basal desta formação é composta por uma camada de calcários laminados em que a grande maioria dos fósseis encontrados são bem preservados (MARTILL; BECHLY; LOVERIDGE, 2007; SILVA et al., 2013a).

O conteúdo fóssil da Formação Crato inclui uma imensa variedade de fauna e flora, que contém fragmentos de plantas (CRANE; MAISEY, 1991; MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA et al., 2003; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012; LIMA et al.,

2014), insetos (MARTINS-NETO, 2001), ostracodes (BERTHOU et al., 1994), conchostráceos (CARVALHO; VIANA, 1993), peixes (CASTRO-LEAL; BRITO, 2004), anfíbios (por exemplo, KELLNER; CAMPOS, 1986; BAEZ; MOURA; BATTEN, 2009), pterossauros (FREY; MARTILL, 1994; SAYÃO; KELLNER, 2000; 2006; KELLNER; CAMPOS, 2007; PINHEIRO et al., 2011), crocodilomorfos (SALISBURY et al., 2003; FIGUEIREDO; KELLNER, 2009), penas (ver SAYÃO; SARAIVA; UEJIMA, 2011; PRADO et al., 2016) e aves (CARVALHO et al., 2015).

A Formação Ipubi do Cretáceo Inferior é composta principalmente de gesso e anidrita, devido ao sistema lacustre ter se tornado uma solução salina sob condições climáticas secas, permitindo a deposição desses evaporitos, com camadas intercaladas de xistos betuminosos (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Os ambientes deposicionais são considerados como lagos interiores que se tornaram gradualmente mais salinos devido a uma taxa crescente de evaporação (SILVA, 1988; MENOR; AMARAL, 1991). Com uma espessura máxima de 30 m, as camadas de gesso são comuns nas áreas próximas a Santana do Cariri, no estado do Ceará, mas concentram-se principalmente na porção ocidental da bacia, de Ipubi a Araripina, no estado de Pernambuco (ASSINE, 1992). Nos estratos da Formação Ipubi, são encontrados principalmente ostracodes e mais raramente conchostráceos, fragmentos de plantas, peixes e coprólitos, além de uma tartaruga e um dinossauro terópoda (OLIVEIRA et al., 2011; SILVA et al., 2013b).

A Formação Romualdo (Cretáceo Inferior), unidade superior do Grupo Santana, é um importante marco estratigráfico com continuidade lateral por toda a bacia. A enorme concentração de peixes e outros vertebrados neste depósito sugere que possivelmente originou-se devido a eventos de mortandade (FARA et al., 2005; SARAIVA et al., 2007; VILA NOVA et al., 2011). No topo da Formação Romualdo um nível de moluscos marinhos e equinóides atesta um ambiente de condições marinhas (BEURLIN, 1971; MARTILL, 1993; SALES, 2005). Esta unidade é composta por folhelhos intercalados, margas e calcários, com abundantes concreções contendo fósseis (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; FARA et al., 2005; VILA NOVA et al., 2011), especialmente peixes (MAISEY, 1991), crocodilos (PRICE, 1959; RIFF et al., 2010), tartarugas (HIRAYAMA, 1998; OLIVEIRA; ROMANO, 2007), insetos (FREITAS; MOURA; SARAIVA, 2016), pterossauros (KELLNER; TOMIDA, 2000; BANTIM et al., 2014) e alguns dinossauros (KELLNER; CAMPOS, 2000). Também foram encontrados alguns invertebrados marinhos (PEREIRA; CASSABA; BARRETO, 2016),

microfósseis (COIMBRA; ARAI; CARREÑO, 2002) e uma macroflora de gimnospermas e angiospermas (DUARTE, 1985; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012).

Material e métodos

Este estudo foi realizado com amostras coletadas de três localidades da Bacia do Araripe: mina do Demar (24M 0423025E / UTM 9212692N - Formação Crato); Mina Pedra Branca (24M 0421425E / UTM 9210698N - Formação Ipubi) e Jardim (24M 0473654M / UTM 9162393N - Formação Romualdo). Foram coletadas amostras de mão de cada localidade e fragmentos pretos de plantas detectados no campo. O material está armazenado na coleção do Laboratório de Paleontologia (LPU), da Universidade Regional do Cariri, sob a sigla LPU (amostras da Formação Crato: 1498, 1560, 1568; Formação Ipubi: 1502, 1561, 1569, 1570, 1571, 1572, 1573, 1574, 1575, 1568; Formação Romualdo: 1550, 1539).

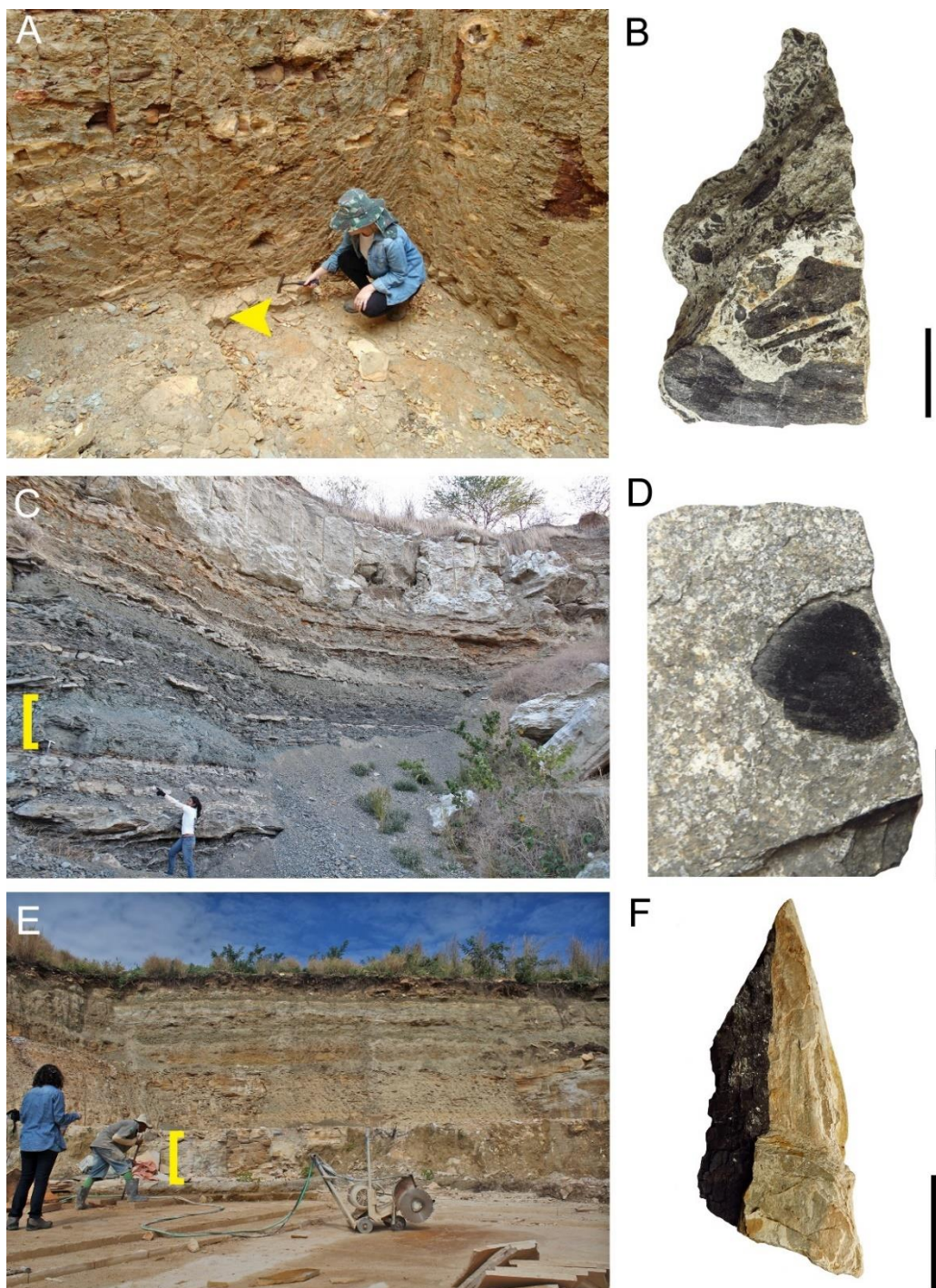
Os fragmentos que podiam representar carvão macroscópico vegetal foram extraídos mecanicamente do sedimento no Laboratório de Paleobotânica e Evolução de Biomas do Museu de Ciências Naturais, UNIVATES, com a ajuda de um estereomicroscópio (Zeiss Stemi 2000 - C) com ampliação entre 10 e 40 vezes. Os fragmentos selecionados (14 no total - 3 da Formação Crato, 9 da Formação Ipubi e 2 da Formação Romualdo) foram limpos com ácido acético (25%) durante 15 horas para remover o carbonato de cálcio e posteriormente montados em *stubs* padrão com adesivo para análise sob um microscópio eletrônico de varredura (SEM - Zeiss EVO LS15), no Parque Científico e Tecnológico do Vale do Taquari (Tecnovates) da UNIVATES.

Resultados

Todos os fragmentos de madeira macroscópicos investigados das formações Crato, Ipubi e Romualdo exibem cor e traços pretos, variando de 8,2 a 48,5 cm de comprimento e 4,2 a 37,5 cm de largura (Fig. 25). Eles também mostram um brilho sedoso e detalhes anatômicos bem preservados, além das paredes celulares homogeneizadas quando observadas sob o MEV. Esses recursos são considerados como diagnósticos para o carvão macroscópico vegetal (JONES; CHALONER, 1991; SCOTT, 1989; 2000; 2010) e, portanto, como evidência direta para a ocorrência de paleoincêndios florestais (SCOTT, 2010). Os fragmentos anatômicos

preservados preparados para essa análise medem entre 1,0 e 8,2 mm de comprimento e 0,8 e 4,3 mm de largura.

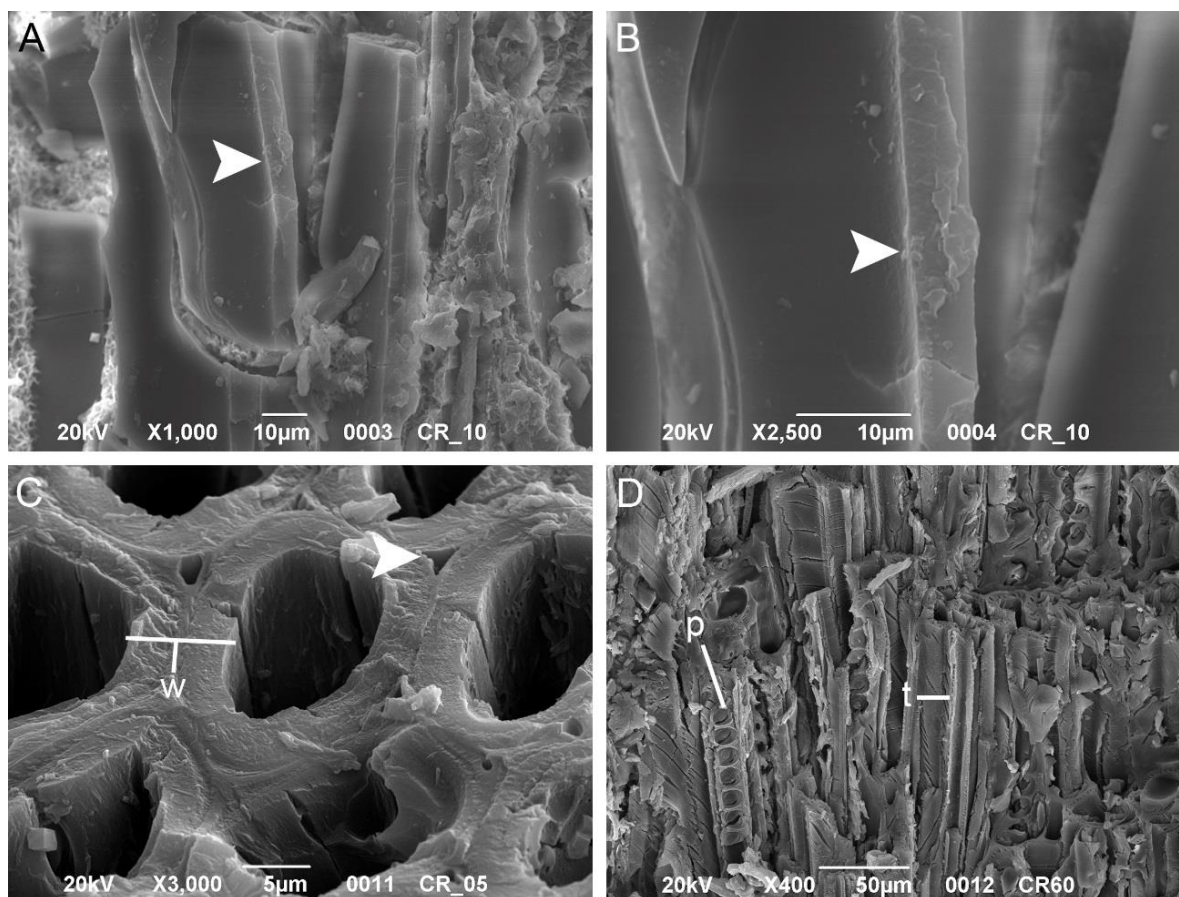
Figura 25 - Afloramentos do Grupo Santana e respectivas amostras de charcoal que foram encontradas. A) Formação Romualdo; B) Espécime LPU 1568 da Formação Romualdo, escala: 2 cm; C) Formação Ipubi; D) Espécime LPU 1569 da Formação Ipubi, escala: 1 cm; E) Formação Crato; F) Espécime LPU 1560 da Formação Crato, escala: 10cm.



Fonte: autor.

As amostras da Formação Crato apresentam características macroscópicas e microscópicas de carvão vegetal (*charcoal*). Na seção transversal e longitudinal, as paredes celulares (15,0 - 20,0 μm de diâmetro) são homogeneizadas (Fig. 26A-C) e mostram espaços intercelulares na junção entre elas (Fig. 26C). Na seção longitudinal, as traqueídes têm uma largura de 15,0 a 35,0 μm e 100,0 a 250,0 μm de comprimento, mostrando pontoações areoladas, unisseriadas em suas paredes radiais (Fig. 26D). As pontoações são de 8,5 a 9,5 μm de diâmetro e exibem aberturas circulares com 3,5 - 5,0 μm de diâmetro. Embora as paredes celulares ainda exibam restos da camada original (Fig. 26C) é possível afirmar que a maioria das paredes celulares originais (ou seja, paredes secundárias e terciárias) foram homogeneizadas e, apenas na área da atual lamela média, seu contato com a parede celular primária é visível. Isso já foi previamente relatado para fósseis que passaram por temperaturas relativamente baixas (por exemplo, SCOTT, 2010).

Figura 26 - Imagens de MEV do *macro-charcoal* da Formação Crato: A-B) Detalhe da homogeneização das paredes celulares (seta); C) Paredes celulares e espaços intercelulares entre as paredes (seta); D) Traqueídes na seção longitudinal mostrando pontoações areoladas, unisseriadas nas paredes radiais. Abreviações: w – paredes celulares; t - traqueídes; p - pontoações.

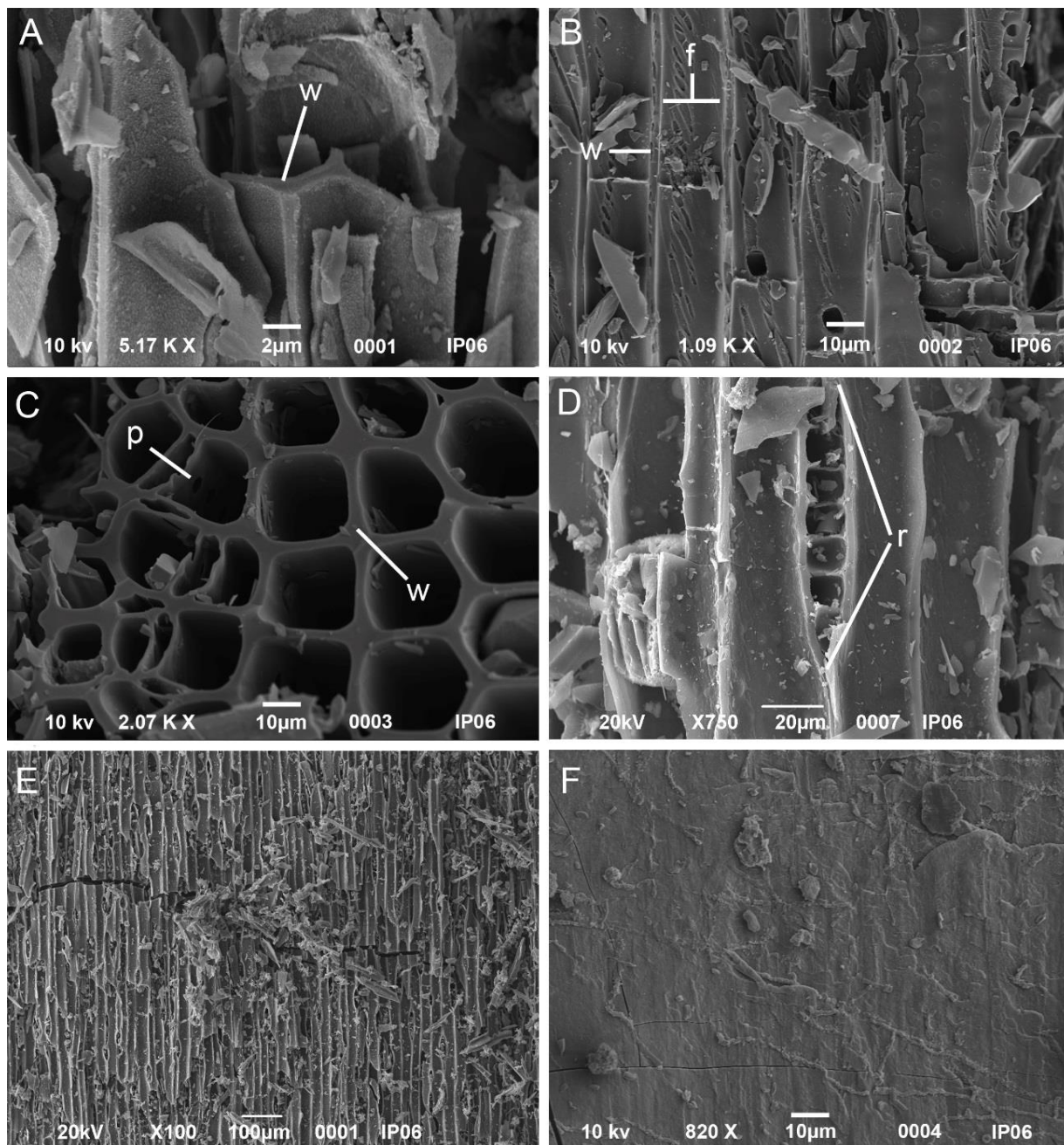


Fonte: autor.

Os fósseis da Formação Ipubi são fragmentados, no entanto, eles mostram claramente paredes celulares homogeneizadas em seções longitudinais e transversais (Fig. 27A, B). As fibras são septadas com 40,5 a 45,0 μm de largura e 215,0 μm de comprimento (Fig. 27B). As pontoações (4,5 - 6,5 μm de diâmetro) são unisseriadas na traqueíde (110,0 μm de comprimento e 20,5 μm de largura) e a parede celular homogeneizada em seção transversal (Fig. 27C). A seção tangencial mostra raios unisseriados com 108,0 μm de altura e células de raio com 12,5 - 14,0 μm de diâmetro (Fig. 27D). Algumas amostras analisadas mostraram características macroscópicas de carvão vegetal, mas quando analisadas sob MEV, não apresentaram detalhes de paredes celulares (Fig. 27F).

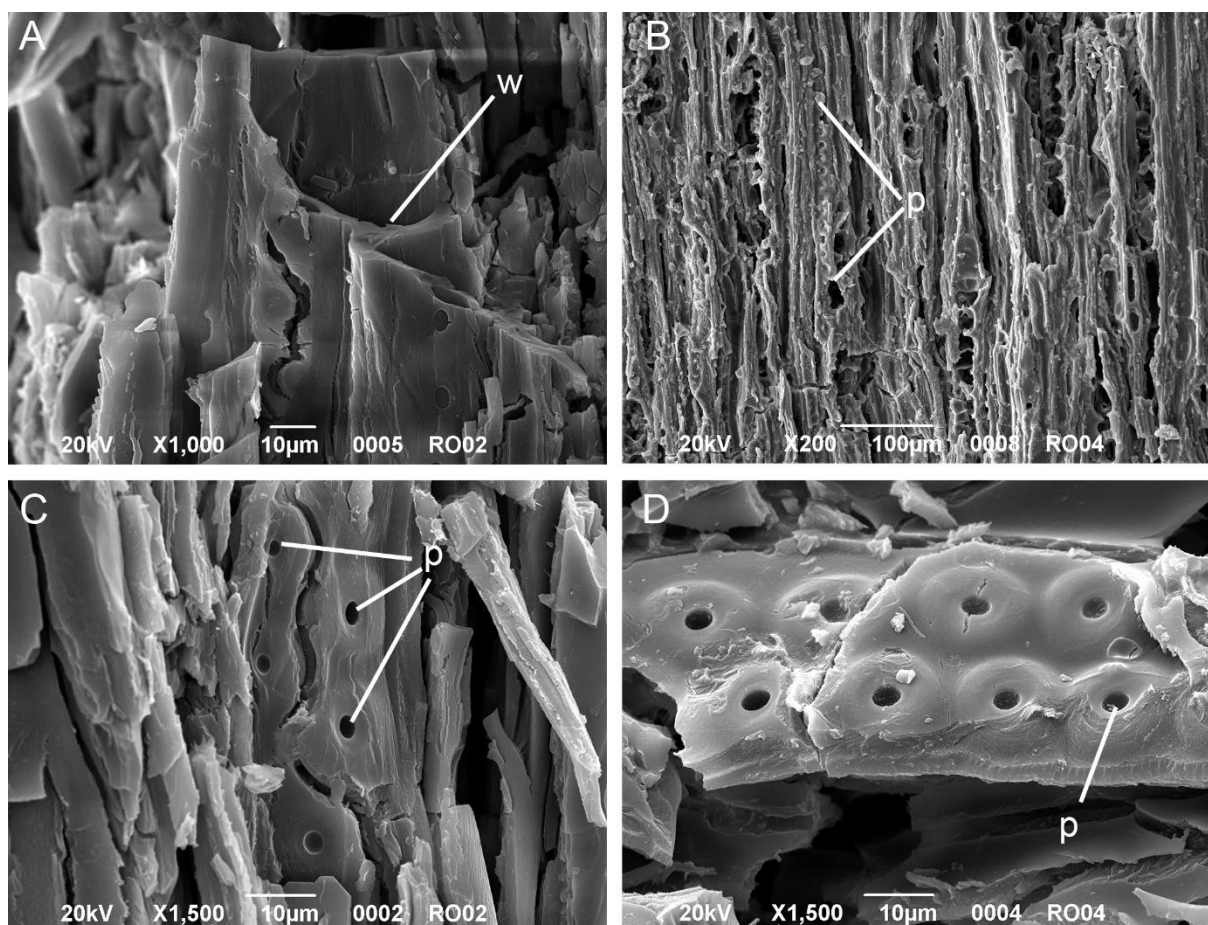
O carvão macroscópico vegetal da Formação Romualdo exibe claramente paredes celulares homogeneizadas (Fig. 28A). As pontoações areolados são bisseriadas e de 10,0 a 12,5 μm de diâmetro com aberturas circulares com 3,0 a 4,5 μm de diâmetro (Fig. 28B-D).

Figura 27 - Imagens de MEV do *macro-charcoal* da Formação Ipubi: A) Detalhe da homogeneização das paredes celulares; B) Paredes celulares homogeneizadas; C) Detalhe da homogeneização das paredes celulares e pontoações; D) Raios unisseriados; E) Visão geral em vista tangencial; F) Amostra com características macroscópicas de *charcoal*, mas quando vista no MEV, não mostrou detalhe de paredes celulares. Abreviações: w – paredes celulares; f - fibras; p - pontoações; r - raios.



Fonte: autor.

Figura 28 - Imagens de MEV do *macro-charcoal* da Formação Romualdo: A) Detalhe da homogeneização das paredes celulares; B) Aberturas circulares unisseriadas; C) Detalhe das aberturas circulares biseriadas; D) Detalhe das aberturas presevadas tridimensionalmente. Abreviações: w – paredes celulares; p – pontoações.



Fonte: autor.

Discussão

As plantas fósseis são excelentes proxies para reconstruções paleoambientais e de paleoclimas continentais (por exemplo, CHALONER; CREBER, 1990; UHL, 2006; POOLE; CANTRILL, 2006; FRANCIS et al., 2008). Apesar da escassez de trabalhos sobre carvão vegetal macroscópico para o Cretáceo no Gondwana (por exemplo, BROWN et al., 2012; DOS SANTOS et al., 2016), ainda não está claro se isto representa uma escassez de incêndios florestais ou uma falta de pesquisa sobre este tema no Hemisfério Sul, talvez devido à incorreta identificação de carvão vegetal dentro dos sedimentos (BOND; SCOTT, 2010; EL ATFY et al., 2016). A madeira carbonizada descrita aqui é o primeiro registro de ocorrência contínua de carvão macroscópico e, portanto, a ocorrência contínua de incêndios florestais para o Cretáceo Inferior, nas formações Crato, Ipubi e Romualdo da Bacia do Araripe, no Nordeste do Brasil.

Até agora, as evidências de paleoincêndios na bacia estão restritas à Formação Romualdo e foram relatadas por Martill et al. (2012) através de uma ocorrência de *meso-charcoal* sob a forma de traqueídes isoladas de gimnospermas e pequenos aglomerados de tais traqueídes. A ocorrência contínua de *macro-charcoal* demonstra que pelo menos, ocasionalmente durante a deposição das três formações geológicas, as condições ambientais na Bacia do Araripe foram favoráveis à ocorrência de incêndios.

O Cretáceo foi um período de altas temperaturas e de muitos incêndios florestais baseado em dados disponíveis do Hemisfério Norte (SCOTT et al., 2014), mas a escassez de dados sobre o Hemisfério Sul torna difícil extrapolar tal condição para uma escala global (BOND; SCOTT, 2010; BROWN et al., 2012; EL ATFY et al., 2016). Restando a dúvida de que se realmente a ocorrência de paleoincêndios no Cretáceo foi diferente para os dois hemisférios (BOND; SCOTT, 2010; BROWN et al., 2012; EL ATFY et al., 2016). No geral, os novos dados apresentados aqui aumentam a probabilidade de que os incêndios florestais tenham sido mais frequentes no Hemisfério Sul durante o Cretáceo, do que se conhecia anteriormente (ver BOND; SCOTT, 2010; BROWN et al., 2012).

Embora o carvão vegetal seja considerado inerte, ele é altamente suscetível a tensões mecânicas, ou seja, as paredes celulares podem fraturar-se facilmente durante a compactação do sedimento (por exemplo, SCOTT, 1989; 2000). As paredes celulares danificadas ocorrem em pequenas áreas de quase todos os espécimes de carvão investigados aqui, mas não formam estruturas típicas normalmente causadas por compressão severa. As áreas com paredes celulares quebradas geralmente formam pontos fracos, o que pode fazer com que os resíduos de carvão já fragmentados se fragmentem ainda mais, assim que o sedimento se desintegrar quimicamente ou mecanicamente (UHL et al., 2007; KUBIK et al., 2015). No caso do carvão vegetal macroscópico da Bacia do Araripe, este fato impediu não apenas a extração de espécimes maiores intactos da matriz rochosa, mas também a limpeza dos pequenos fragmentos isolados mecanicamente.

O tamanho relativamente grande dos espécimes, com o máximo de 2,0 cm de comprimento para a Formação Ipubi e 4,5 cm de comprimento para a Formação Romualdo, indica que as amostras provavelmente foram transportadas em uma distância relativamente curta (ver SCOTT, 2000; ABU HAMAD et al., 2012). Isso indica que a deposição do carvão vegetal macroscópico ao longo da sedimentação das formações Crato, Ipubi e Romualdo ocorreu em um contexto parautoctone. No entanto, o tamanho dos fragmentos de madeira

também pode indicar que o material foi queimado parcialmente/superficialmente, deixando a parte interna de caules e/ou galhos parcialmente intactos. Consequentemente, é possível que tenha ocorrido o transporte de material em longas distâncias sem que ocorresse a desintegração dos espécimes (NICHOLS et al., 2000; MANFROI et al., 2015; DOS SANTOS et al., 2016).

O carvão vegetal pode ocorrer de vários tamanhos, desde *micro-charcoal* (menos de 180 μm) a *meso-charcoal* (180 μm a 1 mm) e até *macro-charcoal* (mais de 1 mm), de acordo com Scott (2010). Seguindo esta definição, analisamos apenas amostras macroscópicas de carvão vegetal. Além disso, Scott (2010) sugere que a maioria dos carvões macroscópicos é produzida a partir de incêndios de superfície que queimam a o solo superficialmente. A maior parte deste material pode ser transportado para longe do local de incêndio pela água, através de vários tipos de deposição: de rios para planícies de inundação, para lagos e até mesmo para o mar, e o último provavelmente aconteceu com os fósseis analisados aqui. A deposição de carvão macroscópico em sedimentos marinhos (marginais) já foi relatada para várias localidades e idades (por exemplo, Permiano: Uhl e Kerp, 2003; Jurássico: Uhl et al. (2012).

Significado paleoambiental e paleoecológico

As características anatômicas, ou seja, madeira picnoxílica com pontoações uni- ou bisseriadas, apontam para uma afinidade gimnospérmica de todos os espécimes investigados. A paleoflora conhecida do Grupo Santana (Bacia do Araripe) é dominada por diferentes grupos de gimnospermas, incluindo coníferas, cicadófitas e gnetófitas, juntamente com pteridófitas e angiospermas menos abundantes (plantas com flores) (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012), todas as quais podem ser uma fonte potencial do carvão macroscópico depositado no lago.

O meso e macro *charcoal* fornecem a maior parte das evidências para os incêndios do Cretáceo, publicados até o momento (BROWN et al., 2012). As ocorrências com a preservação de dados anatômicos permitem a identificação taxonômica e uma melhor compreensão da natureza dos sistemas de paleoincêndios no tempo profundo (SCOTT, 2010). Apesar da preservação de algumas características anatômicas no material estudado, não foi possível fazer uma identificação taxonômica detalhada, pois para isso é necessário que haja uma combinação de um grande número de caracteres anatômicos e também sobre a organização da madeira (por exemplo, JANE, 1962). No entanto, os detalhes observados nos espécimes (pontoações uni- e bisseriadas em paredes traqueais) permitem estabelecer uma potencial afinidade com

gimnospermas. Além disso, é possível que o carvão vegetal macroscópico possa estar relacionado a outros macrorestos de plantas anteriormente relatados a partir dos mesmos afloramentos (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012).

A ocorrência de *macro-charcoal* demonstra que a vegetação que estava no entorno do ambiente deposicional da Bacia do Araripe, possuíam condições suficientemente secas para permitir a ignição e a propagação de incêndios, mas esta condição não é incomum. Mesmo em florestas tropicais modernas, períodos ocasionais de seca podem permitir a propagação de incêndios florestais (por exemplo, JOHNSON, 1984; SCOTT et al., 2014). Isto está de acordo com as reconstruções de clima árido a semiárido para a Bacia do Araripe, durante a deposição do Grupo Santana (HEIMHOFER; HOCHULI, 2010).

Registros de plantas fósseis na Formação Ipubi são muito raros e o conhecimento sobre essas plantas ainda é bastante incompleto (OLIVEIRA et al., 2011). No entanto, o conhecimento sobre esta paleoflora e sua ecologia é crucial para a compreensão do desenvolvimento dos ecossistemas do Cretáceo Inferior no Nordeste do Brasil. A presença de carvão nesta unidade geológica demonstra que a vegetação foi composta basicamente por gimnospermas. Uma predominância de gimnospermas sobre outros grupos de plantas pode ser observada nas formações Crato e Romualdo, por isso não é surpresa que o registro de carvão corresponda às gimnospermas.

Muitos modelos concordam que durante o Cretáceo Inferior os níveis de oxigênio na atmosfera aumentaram acentuadamente, posteriormente declinando gradualmente (BERGMAN; LENTON; WATSON, 2004; BERNER, 2009; GLASSPOOL; SCOTT, 2010; BROWN et al., 2012). A elevada concentração de oxigênio atmosférico (superior a 25%) durante o Cretáceo (BROWN et al., 2012) pode ter neutralizado os efeitos do clima sobre os incêndios (BROWN et al., 2012). Portanto, durante a deposição das formações Crato, Ipubi e Romualdo, as condições climáticas podem não ter controlado a ocorrência de incêndios, mas sim os altos níveis de oxigênio na atmosfera.

Os incêndios podem ter provocado repetitivas perturbações ambientais que podem ter favorecido as primeiras angiospermas, especialmente sob uma suposta elevada concentração de oxigênio atmosférico durante parte do Cretáceo (por exemplo, BOND; MIDGLEY, 2012; BROWN et al., 2012). Se os incêndios devem ser considerados como tais fontes de perturbação e que impulsionaram a evolução das angiospermas, eles também deveriam ter ocorrido em ambos os hemisférios (BOND; SCOTT, 2010; EL ATFY et al., 2016). Portanto, conforme

observado por El Atfy et al. (2016), para poder testar esta hipótese em escala global, é necessário estender o banco de dados de incêndios do Cretáceo para o Hemisfério Sul (BOND; SCOTT, 2010; BROWN et al., 2012). Assim, os novos dados do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe adicionam novas evidências para a ocorrência de paleoincêndios no Cretáceo do Hemisfério Sul, mostrando que os incêndios eram frequentes e poderiam ter influenciado a evolução das angiospermas também neste hemisfério. Isto é suportado pelo fato de que a Bacia do Araripe, principalmente no Aptiano, tem sido reconhecida como marcador da dispersão das primeiras angiospermas após o seu potencial surgimento na Ásia (FRIIS; CRANE; PEDERSEN, 2011).

Mais estudos são necessários sobre assembleias de carvão vegetal macroscópico do Cretáceo para ampliar as informações paleoambientais e paleoecológicas em depósitos importantes como a Bacia do Araripe.

Conclusão

A presença de carvão macroscópico vegetal nas formações Crato, Ipubi e Romualdo e, conseqüentemente, a ocorrência de paleoincêndios, é confirmada pela primeira vez na Bacia do Araripe, correspondendo ao quarto registro no Cretáceo Inferior da América do Sul.

A presença de carvão macroscópico em sedimentos cretácicos associados a três níveis e localidades diferentes demonstram que os paleoincêndios florestais eram mais comuns nos ambientes associados ao início do Mesozoico da Bacia do Araripe do que se pensava anteriormente. Todos os fósseis analisados até agora têm afinidade taxonômica com as gimnospermas. Apesar da dificuldade para uma associação consistente entre a paleoflora e o registro de *macro-charcoal* em um depósito, a análise de novas amostras deve ser contínua, à medida que mais material for encontrado, pois cada nova amostra pode representar um grupo taxonômico diferente.

Referências

ABU HAMAD, A. M. B.; JASPER, A.; UHL, D. The record of Triassic charcoal and other evidence for palaeo-wildfires: Signal for atmospheric oxygen levels, taphonomic biases or lack of fuel? **International Journal of Coal Geology** 96–97, 60–71. 2012.

ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 22: 289–300. 1992.

ATFY, H. A.; SALLAM, H.; JASPER, A.; UHL, D. The first evidence of paleo-wildfire from the Campanian (Late Cretaceous) of North Africa. **Cretaceous Research** 57: 306–310. 2016.

BAEZ, A. M.; MOURA, G. J. B.; BATTEN, R. G. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. **Cretaceous Research** 30: 829–846. 2009.

BANTIM, R. A. M.; SARAIVA, A. A. F.; OLIVEIRA, G. R.; SAYÃO, J. M. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. **Zootaxa** 3869: 201–223. 2014.

BELCHER, C. M. Fire Phenomena and the Earth System: An Interdisciplinary Guide to Fire Science. **Chichester: John Wiley and Sons, Ltd.**, 333p. 2013.

BERGMAN, N. M.; LENTON, T. M.; WATSON, A. J. COPSE: a new model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. **American Journal of Science** 304, 397–437. 2004.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; BARRETO, A. M. F.; BRANCO, F. R.; MOHR, B.; FERNANDES, M. C. C. La Flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico Temprano de la Cuenca de Araripe, Noreste del Brasil. **10 Congreso Geológico Chileno**, Concepción. Actas, p. s/n-s/n. 2003.

BERNER, R. A. Phanerozoic atmospheric oxygen: new results using the GEOCARBSULF model. **American Journal of Science** 309: 603–606. 2009.

BERTHOU, P. Y.; DEPECHE, F.; COLIN, J. P.; FILGUEIRA, J. B. M.; TELES, M. S. L. New data on the ostracods from Crato lithologic units (lower member of the Santana Formation, Latest Aptian-Lower Albian) of the Araripe Basin (Northeastern Brazil). **Acta Geologica Leopoldensia**, 39(2): 539–554. 1994.

BEURLIN, K. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 43: 411–415. 1971.

BOND, W. J.; MIDGLEY, G. F. Carbon dioxide and the uneasy interactions of trees and savannah grasses. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences**, 367: 601–612. 2012.

BOND, W. J.; SCOTT, A. C. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. **New Phytologist**, 188: 1137–1150. 2010.

BOWMAN, D. M. J. S.; BALCH, J. K.; ARTAXO, P.; BOND, W. J.; CARLSON, J. M.; COCHRANE, M. A.; D'ANTONIO, C. M.; DEFRIES, R. S.; DOYLE, J. C.; HARRISON, S. P.; JOHNSTON, F. H.; KEELEY, J. E.; KRAWCHUK, M. A.; KULL, C. A.; MARSTON, J. B.; MORITZ, M. A.; PRENTICE, I. C.; ROOS, C. I.; SCOTT, A. C.; SWETNAM, T. W.; VAN DER WERF, G. R.; PYNE, S. J. Fire in the Earth System. **Science**, 324: 481–484. 2009.

BROWN, S. A. E.; SCOTT, A. C.; GLASSPOOL, I. J.; COLLINSON, M. E. Cretaceous wildfires and their impact on the Earth system. **Cretaceous Research**, 36: 162–190. 2012.

- CARVALHO, I. S.; VIANA, M. S. S. Os conchostráceos da Bacia do Araripe. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 65(2): 181–188. 1993.
- CARVALHO, I. S.; NOVAS, F. E.; AGNOLÍN, F. L.; ISASI, M. P.; FREITAS, F. I.; ANDRADE, J. A. A Mesozoic bird from Gondwana preserving feathers. **Nature Communications**. 8141. 2015.
- CASTRO-LEAL, M. E.; BRITO, P. M. The ichthyodectiform *Cladocyclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana formations, Lower Cretaceous of Araripe Basin, north-eastern Brazil. **Annales de Paléontologie**, 90: 103–113. 2004.
- CHALONER, W. G.; CREBER, G. T. Do fossil plants give a climatic signal? **Journal of the Geological Society**, 147: 343–350. 1990.
- CHUMAKOV, N. M.; ZHARKOV, M. A.; HERMAN, A. B.; DOLUDENKO, M. P.; KALANDADZE, N. M.; LEBEDEV, E. L.; PONOMARENKO, A. G.; RAUTIAN, A. S. Climatic belts of the mid Cretaceous time. **Stratigraphy and Geological Correlation**, 3, 241–260. 1995.
- CLARK, F. R. S.; RUSSELL, D. A. Fossil charcoal and the palaeoatmosphere. **Nature**, 290: 428. 1981.
- COIMBRA, J. C.; ARAI, M.; CARREÑO, A. L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Geobios**, 35: 687–698. 2002.
- COLLINSON, M. E.; FEATHERSTONE, C.; CRIPPS, J. A.; NICHOLS, G. J.; SCOTT, A. C. Charcoal-rich plant debris accumulations in the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, England. **Acta Palaeobotanica**, 2: 93–105. 1999.
- COPE, M. J.; CHALONER, W. G. Fossil charcoal as evidence of past atmospheric composition. **Nature**, 283: 647–9. 1980.
- COPE, M. J.; CHALONER, W. G. Reply to: ‘Fossil charcoal and the palaeoatmosphere’ [by] Clark, R. S.; Russell, D., A. **Nature** 290, 428. 1981.
- CRANE, P. R.; MAISEY, J. G. **Fossil plants**. In: J. G. Maisey 1991 (ed.) Santana fossils: an illustrated atlas, T.F.H. Publications, 414–419. 1991.
- CRESSLER, W. J. Evidence of earliest known wildfires. **Palaaios** 16: 171–174. 2001.
- DOS SANTOS, A. C. S., HOLANDA, E. C., SOUZA, V., GUERRA-SOMMER, M., MANFROI, J., UHL, D., JASPER, A. Evidence of palaeo-wildfire from the upper Lower Cretaceous (Serra do Tucano Formation, Aptian-Albian) of Roraima (North Brazil). **Cretaceous Research**, 57: 46–49. 2016.
- DUARTE, L. **Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil**. Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, DNPM, Brasília 27: 585–617. 1985.
- FALCON-LANG, H. J.; KVACEK, J.; ULICNY, D. Fire-prone plant communities and palaeoclimate of a Late Cretaceous fluvial to estuarine environment, Pecínov quarry, Czech Republic. **Geological Magazine**, 138: 563–576. 2001.
- FARA, E.; SARAIVA, A. A. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C.; KELLNER, A. W. A. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana

Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 218: 145–160. 2005.

FIGUEIREDO, R. G.; KELLNER, A. W. A. A new crocodylomorph specimen from the Araripe Basin (Crato Member, Santana Formation), northeastern Brazil. **Paläontol Z** 83: 323–331. 2009.

FRANCIS, J. E.; COFFIN, M. F. Cretaceous fossil wood from the Raggan Basin, southern Kerguelen Plateau (site 750). **Proceedings of the ODP Scientific Results** 120: 273–280. 1992.

FRANCIS, J. E.; ASHWORTH, D. J.; CANTILL, J. A.; CRAME, J.; HOW, R.; STEPHENS, A. M.; TOSOLINI, THORN, V. 100 million years of Antarctic climate evolution: evidence from fossil plants. In: Cooper, A.K. (Ed.), *Antarctica: A Keystone in a Changing World*. The National Academic Press, Washington, pp. 112–203. 2008.

FREITAS, L. C. B.; MOURA, G. J. B.; SARAIVA, A. A. F. First occurrence and paleoecological implications of insects (Orthoptera: Ensifera Gryllidae) in the Romualdo Member of the Santana Formation, Eo-Cretaceous of the Araripe Basin. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 88 (4): 2113–2120. 2016.

FREY, E.; MARTILL, D. M. A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie** 194: 379–412. 1994.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R.; CRANE, P. R. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 232: 251–293. 2006.

FRIIS, E. M.; CRANE, P. R.; PEDERSEN, K. R. **Early flowers and angiosperm evolution**. Cambridge University Press, 585 p. 2011.

GLASSPOOL, I. J.; SCOTT, A. C. Phanerozoic concentrations of atmospheric oxygen reconstructed from sedimentary charcoal. **Nature Geoscience** 3: 627–630. 2010.

GLASSPOOL, I. J.; EDWARDS, D.; AXE, L. Charcoal in the Silurian as evidence for the earliest wildfire. **Geology** 32, 381–383. 2004.

HARRIS, T. M. **Burnt ferns from the English Wealden**. Proceedings of the Geologists' Association 92: 47–58. 1981.

HEIMHOFER, U.; HOCHULI, P. A. Early Cretaceous angiosperm pollen from low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology** 161: 105–126. 2010.

HERENDEEN, P. S.; MAGALLON-PUEBLA, S.; LUPIA, R.; CRANE, P. R.; KOBYLINSKA, J. A preliminary conspectus of the Allon flora from the Late Cretaceous (Late Santonian) of the central Georgia, USA. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 86: 407–471. 1999.

HIRAYAMA, R. Oldest known sea turtle. **Nature**, 392: 705–708. 1998.

JANE, F. W. **The Structure of Wood**. A.&C. Black, London. 427 pp. 1962

- JOHNSON, B. **The Great Fire of Borneo**. World Wild Life Fund, Godalming, Surrey, U.K. 24 pp. 1984.
- JONES, T. P.; CHALONER, W. G. Fossil charcoal, its recognition and palaeoatmospheric significance. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 97: 39–50. 1991.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Primeiro registro de Amphibia (Anuro) no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 58 (4): 610. 1986.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 72 (4): 509–539. 2000.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Boletim do Museu Nacional** 75: 1–14. 2007.
- KELLNER, A. W. A.; TOMIDA, Y. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. London, National Science Museum, p. 1-135 (Monographs 17). 2000.
- KOMAREK, E. V. Ancient fires. Proceedings 12th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference, pp. 219-24/t. 1973.
- KUHLBUSCH, T. A. J.; CRUTZEN, P. J. Black carbon, the global carbon cycle, and atmospheric carbon dioxide. In: Levine, J.S. (Ed.), Biomass Burning and Global Change. Remote Sensing, Modelling and Inventory Development and Biomass Burning in Africa, vol. 1. MIT Press, Cambridge Massachusetts, pp. 160–169. 1996.
- LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da paleoflora das formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos** 22: 99–115. 2012.
- LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, M. A. P.; BANTIM, R. A. M.; SAYÃO, J. M. A new angiosperm from the Crato Formation (Araripe Basin, Brazil) and comments on the Early Cretaceous monocotyledons. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 86: 1657–1672. 2014.
- MABESOONE, J. M.; TINOCO, I. M. Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 14: 97–118. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(73\)90006-0](https://doi.org/10.1016/0031-0182(73)90006-0). 1973.
- MABESOONE, J. M.; VIANA, M. S. S.; LIMA FILHO, M. F. Sedimentary fill of the Araripe–Potiguar depression (NE Brazil). Abstracts, 14th Intern. Sedim. Cong., Recife-Brazil. Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brazil, p. 46–47. 1994.
- MAISEY, J. G. **Santana fossils: an illustrated atlas**. Neptune, T.F.C. Publications, 459 p. 1991.
- MANFROI, J.; DUTRA, T. L.; GNAEDINGER, S.; UHL, D.; JASPER, A. The first report of a Campanian palaeo-wildfire in the West Antarctic Peninsula. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 418: 12–18. 2015.

- MARTILL, D. M. Fossil of the Santana and Crato formations, Brazil. **Paleontological Association Field Guide to Fossils**, n. 5, 159p. 1993.
- MARTILL, D. M.; WILBY, P. R. **Stratigraphy**. In: D.M. Martill Ed. Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. **Paleontological Association, Field Guide to Fossils**, n. 5, 159p. 1993
- MARTILL, D. M. The geology of the Crato Formation. In: Martill D.M. et al. (Eds), The Crato fossil beds of Brazil, window to an ancient world, Cambridge: University Press, p. 8–24. 2007.
- MARTILL, D. M.; LOVERIDGE, R. F.; MOHR, B. A. R.; SIMMONDS, E. A wildfire origin for terrestrial organic debris in the Cretaceous Santana Formation Fossil Lagerstätte (Araripe Basin) of north-east Brazil. **Cretaceous Research** 34: 135–141. 2012.
- MARTINS-NETO, R. G. Primeiro registro de Trichoptera (Insecta) na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, com descrição de sete novos táxons. In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1 e 2, Crato, 1990/1997. Boletim, p. 212–226. 2001.
- MATOS, R. M. D. The northeast Brazilian rift system. American Geophysical Union, USA. **Tectonics** 11: 766–791. 1992.
- MENOR, E. A.; AMARAL, A. J. R. Considerações sobre eventos evaporíticos da Formação Santana, Bacia do Araripe. Boletim Núcleo Nordeste Sociedade Brasileira Geologia, 12, **Atas 14 Simpósio Geologia do Nordeste**, Recife (PE), 30–34. 1991.
- MOHR, B. A. R.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Aptian Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **International Journal of Plant Sciences** 161(6): 155–167. 2000.
- NEUMANN, V. H.; BORREGO, A. G.; CABRERA, L.; DINO, R. Organic matter composition and distribution through the Aptian-Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **International Journal of Coal Geology** 54: 21–40. 2003.
- NEWMAN, J.; NEWMAN, N. A. Tectonic and palaeoenvironmental controls on the distribution and properties of Upper Cretaceous coals on the West Coast of the South Island. **Geological Society of America Special Papers** 267: 347–368. 1992.
- OLIVEIRA, G. R.; ROMANO, P. S. R. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional** 65: 113–133. 2007.
- OLIVEIRA, G. R.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, P. H.; ANDRADE, J. A. F. G.; KELLNER, A. W. A. First turtle from the Ipubi formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Revista Brasileira Paleontologia** 14(1): 61–66. 2011.
- PASSALIA, M. G. A mid-Cretaceous flora from the Kachaike Formation, Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research** 28: 830–840.00. 2007.
- PATTERSON III, W. A.; EDWARDS, K. J.; MAGUIRE, D. J. Microscopic charcoal as an indicator of fire. **Quaternary Science Reviews** 6: 3–23. 1987.
- PÊGAS, R. V.; LEAL, M. E. C.; KELLNER, A. W. A. A basal Tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. **Plos One** 11: e0162692. 2016.

- PEREIRA, P. A.; CASSAB, R. C. T.; BARRETO, A. M. F. Cassiopidae gastropods, influence of tethys sea of the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Araripe Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** 70: 211–223. 2016.
- PINHEIRO, F. L.; FORTIER, D. C.; SCHULTZ, C. L.; DE ANDRADE, J. A. F. G.; BANTIM, R. A. M. New information on *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae (Pterosauria). **Acta Palaeontologica Polonica** 56 (3): 567–580. 2011.
- POLE, M. S.; DOUGLAS, J. G. Bennettitales, Cycadales and Ginkgoales from the mid Cretaceous of the Eromanga Basin, Queensland, Australia. **Cretaceous Research** 20: 523–538. 1999.
- PONTE, F. C.; PONTE FILHO, F. C. Estrutura geológica e evolução tectônica da Bacia do Araripe. **Departamento Nacional da Produção Mineral**, Recife, 68p. 1996.
- POOLE, I.; CANTRILL, D. J. Cretaceous and Tertiary vegetation of Antarctica implications from the fossil wood record. In: Francis, J.E., Pirrie, D., Crame, J.A. (Eds.), Cretaceous/Tertiary High-latitude Palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica. **Geological Society of London**, Special Publication 258, pp. 63–81. 2006.
- PRADO, G. M.; ANELLI, L. E.; PETRI, S.; ROMERO, G. R. New occurrences of fossilized feathers: systematics and taphonomy of the Santana Formation of the Araripe Basin (Cretaceous), NE, Brazil. **PeerJ** 4: e1916. 2016.
- PRESTIANNI, C.; DECOMBEIX, A.-L.; THOREZ, J.; FOKAN, D.; GERRIENNE, P. Famennian charcoal of Belgium. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 291: 60–71. 2010.
- PRICE, L. I. Sobre um crocodilídeo notosúquio do cretácico brasileiro. **Boletins Diversos de Geologia Mineral** 188: 1–155. 1959.
- RIFF, D.; ROMANO, P. S. R.; OLIVEIRA, G. R.; AGUILERA, O. A. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. In: Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. Editores Hoorn, C. e Wesselingh, E. P. Blackwell Publishing. 2010.
- RIMMER, S. M.; THOMPSON, J. A.; GOODNIGHT, S. A.; ROBL, T. L. Multiple controls on the preservation of organic matter in Devonian–Mississippian marine black shales: geochemical and petrographic evidence. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 215: 125–154. 2004.
- ROWE, N. P.; JONES, T. P. Devonian charcoal. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 164: 331–338. 2000.
- SALES, A. M. F. Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de Macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: Significado Estratigráfico e Paleoambiental. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo. 131p. 2005.
- SALISBURY, S. W.; FREY, E.; MARTILL, D. M.; BUCHY, M. C. A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil. **Palaeont Abt A** 270: 3–47. 2003.
- SARAIVA, A. A. F.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M.; LIMA, F. J. Guia para trabalhos de campo em Paleontologia na Bacia do Araripe. 2ª edição revisada, Crato, 143p. 2015.

- SARAIVA, A. A. F.; HESSEL, M. H.; GUERRA, N. C.; FARA, E. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, 17(1): 40–58. 2007.
- SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Description of a pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian) northeastern Brazil. **Boletim do Museu Nacional** 54: 1–8. 2000.
- SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Novo esqueleto parcial de pterossauros (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos** 16: 16–40. 2006.
- SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. A. F.; UEJIMA, A. M. K. New evidence of feathers in the Crato Formation supporting a reappraisal on the presence of aves. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 83(1): 197–210. 2011.
- SAYÃO, J. M.; BANTIM, R. A. M.; ANDRADE, R. C. L. P.; LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; FIGUEIREDO, R. G.; KELLNER, A. W. A. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): Comments on Growth Strategies and Lifestyle. **PLoS ONE** 11(5): e0155297. 2016.
- SAYÃO, J. M.; VILA NOVA, B. C.; FRANÇA, M. A.; OLIVEIRA, G. R.; LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F. Fósseis do Araripe - Um exemplo de diversidade ao longo do tempo profundo. In: Albuquerque, U.P and Meiado, M.V. (Eds.), **Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe**, 273–292. 2015.
- SCHMIDT, M. W. I.; NOACK, A. G. Black carbon in soils and sediments: analysis, distribution, implications, and current challenges. **Global Biogeochemical Cycles** 14: 777–793. 2000.
- SCOTT, A. C. Observations on the nature and origin of fusain. **International Journal of Coal Geology** 12, 443–475. 1989.
- SCOTT, A. C. The pre-quaternary history of fire. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 164, 281–329. 2000.
- SCOTT, A. C. Preservation by fire. In: Briggs, D.E.G., Crowther, P.J. (Eds.), **Palaeobiology II**. Blackwells, Oxford, pp. 277–280. 2001.
- SCOTT, A. C. Forest fire in the fossil record. In: Cerdà, A., Robichaud, P. (Eds.), **Fire Effects on Soils and Restoration Strategies**. Science Publishers Inc., New Hampshire, pp. 1–37. 2009.
- SCOTT, A. C. Charcoal recognition, taphonomy and uses in palaeoenvironmental analysis. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 29, 11–39. 2010.
- SCOTT, A. C.; BOWMAN, D. M. J. S.; BOND, W. J.; PYNE, S. J.; ALEXANDER, M. E. Fire on Earth: and introduction. Wiley Blackwell, (413 pp.). 2014.
- SCOTT, A. C.; GLASSPOOL, I. J. The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 103, 10861–10865. 2006.
- SCOTT, A. C.; GLASSPOOL, I. J. Observations and experiments on the origin and formation of inertinite group macerals. **International Journal of Coal Geology** 70: 53–66. 2007.

SCOTT, A. C.; STEA, R. Fires sweep across the Mid-Cretaceous landscape of Nova Scotia. **Geoscientist** 12 (1): 4–6. 2002.

SILVA, J. H.; FREIRE, P. T.; ABARAGO, B. T.; SILVA, J. A. F.; SARAIVA, G. D.; LIMA, F. J.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M.; SARAIVA, A. A. F.; VIANA, B. C. Spectroscopic studies of wood fossils from the Crato Formation, **Cretaceous Period**. *Spectrochimica Acta. Part A, Molecular and Biomolecular Spectroscopy (Print)* 115: 324–329. 2013a..

SILVA, J. H.; SOUSA FILHO, F. E.; SARAIVA, A. A. F.; VIANA, B. C.; FREIRE, P. T. C.; ANDRADE, N. A. M.; SAYÃO, J. M.; ABAGARO, B. T. O.; SARAIVA, G. D. Spectroscopic Analysis of Theropod Dinosaur (reptilia, Archosauria) from the Ipubi Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Journal of Spectroscopy** 1–7. 2013b.

SILVA, M. A. M. Evaporitos do Cretáceo da Bacia do Araripe: ambientes de deposição e história diagenética. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS** 2: 53–63. 1988.

SUGGATE, R. P. Analytical variation in Australian coals related to coal type and rank. **Int. J. Coal Geol.** 37, 179–206. 1998.

UHL, D. Fossil plants as palaeoenvironmental proxies e some remarks on selected approaches. **Acta Palaeobotanica**, 46(2): 87–100. 2006.

UHL, D.; ABU HAMAD, A.; KERP, H.; BANDEL, K. Evidence for palaeo-wildfire in the Late Permian palaeotropics - charcoalified wood from the Um Irna Formation of Jordan. **Review of Palaeobotany and Palynology** 144: 221–230. 2007.

UHL, D.; JASPER, A.; SCHWEIGERT, G. Palaeo-wildfires in the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Western and Central Europe – Palaeoclimatic and palaeoenvironmental significance. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironment**, 92, 329–341. 2012.

UHL, D.; KERP, H. Wildfires in the late Palaeozoic of Central Europe - The Zechstein (Upper Permian) of NW-Hesse (Germany). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 199, 1–15. 2003.

VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H.; MABESOONE, J. M. An overview on Calloviane Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geologica Acta** 1: 261–275. 2003.

VILA NOVA, B. C.; SARAIVA, A. A. F.; MOREIRA, J. K. R.; SAYÃO, J. M. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. **Palaio**s 26: 173–179. 2011.

8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através de coletas realizadas nas Formações Crato, Ipubi e Romualdo, foi possível a descrição de novas plantas, contribuindo para o melhor conhecimento da composição e da diversidade da paleoflora do Grupo Santana. Nesse sentido, as coletas na Bacia do Araripe são imprescindíveis para que se amplie a nossa compreensão sobre essas unidades geológicas. A Formação Crato necessita de um refinamento no estudo do seu conteúdo paleontológico (nas camadas C6), para que seja possível uma interpretação detalhada das mudanças ocorridas durante a deposição dessas camadas, para que não sejam feitas apenas interpretações generalizadas sobre o paleoambiente. A falta de localização estratigráfica de muitos dos fósseis encontrados na Formação Crato contribui para essas interpretações generalizadas.

Uma nova angiosperma descrita neste trabalho, *Cratosmilax jacksoni*, representa o registro temporal mais antigo da Família Smilacaceae até o momento. As características arquitetônicas únicas desta planta sustentam sua identificação como um novo gênero e espécie de Smilacaceae. Isso foi possível através da comparação da sua estrutura foliar (presença de bainha) e do padrão de venação (acródromo reticulado), muito similar aos gêneros vivos da família. *Cratosmilax jacksoni* pertence ao grupo das angiospermas monocotiledôneas, representando a primeira monocotiledônea de hábitos terrestres para a Formação Crato. A sua descrição trouxe novas informações sobre a composição da paleoflora desta formação, que constitui, uma das poucas localidades que preservaram informações da região paleoequatorial durante o Cretáceo Inferior, conferindo-lhe grande interesse para as reconstruções paleoflorísticas. O estudo desta localidade ainda vem auxiliando na compreensão do ponto de dispersão das primeiras plantas com flores. LPU 904 gen. nov. sp. nov. aqui descrita, representa o mais completo e mais antigo registro macroscópico da ordem Poales. As estruturas florais dessa espécie determinaram a sua classificação dentro da Família Poaceae: inflorescência do tipo espiguetas, portando flores diminutas, envoltas por bractéolas e flores com muitos estames bem preservados. Assim, LPU 904 também representa uma monocotiledônea, a primeira gramínea conhecida para o Cretáceo Inferior (Aptiano).

Tanto *Cratosmilax jacksoni* quanto LPU 904 foram consideradas plantas de hábito herbáceo e poderiam ter vivido em habitats secos e ensolarados, como a maioria das plantas atuais com as quais foram comparadas. Assim, esses registros acompanham as condições

paleoambientais propostas para a deposição da Formação Crato e contrariam as ideias iniciais de que as monocotiledôneas não estavam presentes no Aptiano. Provavelmente a Formação Crato guarda um dos melhores registros dessas plantas primitivas. A ocorrência de duas novas angiospermas monocotiledôneas, que serão somadas a mais dois outros táxons desse grupo na Formação Crato, demonstra que este grupo já se encontrava bem representado durante o Cretáceo Inferior do Brasil.

Além de novas formas angiospérmicas, esse trabalho oportunizou a descrição de *macro-charcoal* para as três unidades do Grupo Santana, demonstrando que os paleoincêndios já eram relativamente comuns no Norte do Gondwana durante o Cretáceo. A presença de carvão macroscópico vegetal nas formações Crato, Ipubi e Romualdo e, consequentemente, a ocorrência de paleoincêndios é confirmada pela segunda vez para a Bacia do Araripe, correspondendo ao quarto registro no Cretáceo Inferior da América do Sul. Os dados sedimentológicos e do paleoclima dessas unidades geológicas, mostram que havia um ambiente propício à ocorrência de paleoincêndios, como o clima árido a semiárido e a alternância de períodos úmidos e secos. Todas as evidências fósseis de *macro-charcoal* para a Bacia do Araripe, analisadas até agora, apresentam afinidade taxonômica com as gimnospermas. Apesar de haver dificuldades gerais que permitam a associação consistente entre a paleoflora e o registro de *macro-charcoal* em um depósito, a análise contínua de novas amostras deverá trazer à luz novas evidências que aproximem esta relação.

A ocorrência de paleoincêndios e o aumento dos táxons de angiospermas pode ter uma relação mais próxima do que se imagina. Os incêndios vegetacionais podem se propagar através das copas das árvores mais altas, atingindo plantas lenhosas, como as gimnospermas. De certo modo, isso pode ter contribuído com uma pequena parcela para o declínio das gimnospermas e o avanço das angiospermas, uma vez que se tratam de plantas de pequeno porte, maioria herbácea, suas chances de sofrerem a ação do fogo poderiam ser muito menores. O aumento de áreas abertas formando as clareiras, promovido pela queima das árvores grandes, pode ter favorecido consideravelmente o desenvolvimento de pequenas plantas como as gramíneas. Por isso, os fósseis do Grupo Santana ainda podem elucidar muitas questões sobre a evolução e o domínio do maior grupo de plantas atualmente.

O trabalho resultou em dois artigos que estão em processo de submissão às revistas *Nature Letters* e *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* e um publicado na revista *Anais da Academia Brasileira de Ciências*.

REFERÊNCIAS

- ABU HAMAD, A. M. B.; JASPER, A.; UHL, D. The record of Triassic charcoal and other evidence for palaeo-wildfires: signal for atmospheric oxygen levels, taphonomic biases or lack of fuel? **International Journal of Coal Geology**, (96-97): 60-71. 2012.
- AGASSIZ, L. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the province of Ceará, in North of Brazil. **Edinburgh New Philosophical Journal**. Edinburgh. 30: 82-84. 1841.
- ALMEIDA, F. F. M.; HASUI, Y.; NEVES, B. B. B.; FUCK, R. A. Províncias Estruturais Brasileiras. In: **Simpósio de Geociências do Nordeste**, 8, Campina Grande, 1977. Atas Campina Grande. SBG. 363-391 p. 1977.
- ARAI, M. Análise Paleoecológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe). In: **Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**. Crato (CE), 225-240p. 1990.
- ARCHANGELSKY, S. **New gymnosperms from the Tico flora, Santa Cruz province, Argentina**. British Museum (Natural History). 1966.
- ASSINE, M. L. **Sedimentação e tectônica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado – Instituto de Geociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 124p. 1990.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira Geociências**. 22(3): 289-300p. 1992.
- ASSINE, M. L. Paleocorrentes e paleogeografia na bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 24(4): 223-232p. 1994.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. In: **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**, 15(2): 371-389p. 2007.
- ASSINE, M. L.; PERINOTTO, J. A. J.; ANDRIOLLI, M. C.; NEUMANN, V. H.; MESCOLOTTI, P. C.; VAREJÃO, F. G. Sequências Depositionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da Petrobras**, 22: 3-28. 2014.
- BAEZ, A. M.; MOURA, G. J. B.; BATTEN, R. G. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. **Cretaceous Research**, 30: 829-846. 2009.
- BANTIM, R. A. M.; SARAIVA, A. A. F.; OLIVEIRA, G. R.; SAYÃO, J. M. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. **Zootaxa**, 3869: 201-223. 2014.

BARNARD, P. W. **Mesozoic Floras**. In: N.F. Hughes ed.. *Organisms and Continents thorough Time*. Special Papers in Paleontology, 12: 175-187. 1973.

BARRON, E. J. A warm, equable Cretaceous: the nature of the problem. **Earth-Science Reviews**, 19(4), 305-338. 1983.

BARRON, E. J.; PETERSON, W.; THOMPSON, S.; POLLARD, D. Past climate and the role of ocean heat transport: Model simulations for the Cretaceous. **Paleoceanography**, 8: 785-798. 1993.

BARROS, F. C. **Sobre a Sistemática da Série Araripe**. Ver. Eng. Min. Metal. V. 37. Nº 218. 52p. 1963.

BATEMAN, R. M., SCOTT, A. C. **A reappraisal of the Dinantian floras at Oxroad Bay, East Lothian, Scotland**. 2. Volcanicity, palaeoenvironments and palaeoecology. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences, 81(03), 161-194. 1990.

BEAUMONT, E. (Ed.). **Industrial Charcoal Making**. FAO Forestry Paper, vol. 63. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome (<http://www.fao.org/docrep/X5555E/x5555e00.htm#Contents>). 1985.

BEERLING, D. J.; WOODWARD, F. I. **Vegetation and the terrestrial carbon cycle. Modeling the first 400 million years**. Cambridge University Press. 2001.

BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J. D.; DIMICHELE, W. A.; POTTS, R.; SUES, H.-D.; WING, S. L. **Terrestrial Ecosystems Through Time**. University of Chicago Press, Chicago, IL. 1992.

BELCHER, C. M. **Fire Phenomena and the Earth System: An Interdisciplinary Guide to Fire Science**. Chichester: John Wiley and Sons, Ltd., 333p. 2013.

BELCHER, C. M.; MANDER, L.; REIN, G.; JERVIS, F. X.; HAWORTH, M., HESSELBO, S. P.; GLASSPOOL, I. J., MCELWAIN, J. C. Increased fire activity at the Triassic/Jurassic boundary in Greenland due to climate-driven floral change. **Nature Geosciences** 3, 426–429. 2010a.

BELCHER, C. M.; YEARSLEY, J. M.; HADDEN, R. M.; MCELWAIN, J. C.; REIN, G. **Baseline intrinsic flammability of Earth's ecosystems estimated frompaleoatmospheric oxygen over the past 350 million years**. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107, 22448–22453. 2010b.

BENTON, M.; HARPER, D. **Introduction to paleobiology and the fossil record**. Oxford, Blackwell Science, 608 p. 2009.

BERGMAN, N. M.; LENTON, T. M.; WATSON, A. J. COPSE: a new model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. **American Journal of Science** 304, 397-437. 2004.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; BARRETO, A. M. F.; BRANCO, F. R.; MOHR, B.; FERNANDES, M. C. C. La Flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico Temprano de la Cuenca de Araripe, Noreste del Brasil. **10 Congreso Geológico Chileno**, Concepción. Actas, p. s/n-s/n. 2003.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. Indicadores paleoclimáticos na paleoflora do Crato, final do aptiano do gondwana norocidental. In: **Paleontologia: Cenários da vida, Paleoclimas**, v. 5 Editores Carvalho I.S., Garcia M.J., Lana C.C. e Jr. O.S. piry". 2014.

BERNER, R. A. Phanerozoic atmospheric oxygen: new results using the GEOCARBSULF model. **American Journal of Science** 309: 603–606. 2009.

BERTHOUE, P. Y. 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. **1 Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste**, Crato (CE), Atas, 113-134.1990.

BERTHOUE, P. Y.; DEPECHE, F.; COLIN, J. P.; FILGUEIRA, J. B. M.; TELES, M. S. L. New data on the ostracods from Crato lithologic units (lower member of the Santana Formation, Latest Aptian-Lower Albian of the Araripe Basin (Northeastern Brazil). **Acta Geologica Leopoldensia**, 39(2): 539–554. 1994.

BEURLIN, K. A Geologia da Chapada do Araripe. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. Rio de Janeiro. V.34. Nº3. 365-370p. 1962.

BEURLIN, K. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. In: **Anais do XVII Congresso Brasileiro de Geologia**. Recife. Anais... Rio de Janeiro: SUDENE. Nº 17. 1-47p. 1963.

BEURLIN, K. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 43: 411–415. 1971.

BIRD, M. I. Fire in the Earth Sciences. **Episodes**, 20, 223–226. 1997.

BOND, W. J.; SCOTT, A. C. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. **New Phytologist**, 188: 1137–1150. 2010.

BOWMAN, D. M. J. S.; BALCH, J. K.; ARTAXO, P.; BOND, W. J.; CARLSON, J. M.; COCHRANE, M. A.; D'ANTONIO, C. M.; DEFRIES, R. S.; DOYLE, J. C.; HARRISON, S. P.; JOHNSTON, F. H.; KEELEY, J. E.; KRAWCHUK, M. A.; KULL, C. A.; MARSTON, J. B.; MORITZ, M. A.; PRENTICE, I. C.; ROOS, C. I.; SCOTT, A. C.; SWETNAM, T. W.; VAN DER WERF, G. R.; PYNE, S. J. Fire in the Earth System. **Science**, 324: 481–484. 2009.

BRAUN, O. P. G. Estratigrafia dos sedimentos da parte inferior da região nordeste do Brasil: Bacias Tucano-Jatobá, Mirandiba e Araripe. **Boletim DNPM/DGM. Rio de Janeiro.** (236). 75p. 1966.

BRITO, I. M. Breve Histórico sobre a estratigrafia da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: **Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste.** Crato (CE), 1-18p. 1990.

BRITO NEVES, B. B. A. Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. In: **Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**, 1, Crato. Atas... Crato: DNPM/SBP/SBG, p. 21-33. 1990.

BROWN, S. A. E.; SCOTT, A. C.; GLASSPOOL, I. J.; COLLINSON, M. E. Cretaceous wildfires and their impact on the Earth system. **Cretaceous Research**, 36: 162–190. 2012.

CARVALHO, I. S.; VIANA, M. S. S. Os conchostráceos da Bacia do Araripe. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 65(2): 181–188. 1993.

CARVALHO, I. S.; NOVAS, F. E.; AGNOLÍN, F. L.; ISASI, M. P.; FREITAS, F. I.; ANDRADE, J. A. A Mesozoic bird from Gondwana preserving feathers. **Nature Communications**. 6: 7141. 2015.

CASTRO-LEAL, M. E.; BRITO, P. M. The ichthyodectiform *Cladocycclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana formations, Lower Cretaceous of Araripe Basin, north-eastern Brazil. **Ann Palaontol** 90: 103-113. 2004.

CHAGAS, D. B. **Litoestratigrafia da Bacia do Araripe: reavaliação e propostas para revisão.** Departamento de Geologia Aplicada, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Dissertação de Mestrado, 112p. 2006.

CHALONER, W. G. Fossil charcoal as an indicator of palaeoatmospheric oxygen level. **Journal of the Geological Society**, 146(1), 171-174. 1989.

COHEN, M.; FINNEY, S.; GIBBARD, P. L. **Internacional Commission on stratigraphy, January 2013.** <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2013-01.pdf>. 2013.

COIFFARD, C.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Jaguariba wiersemana* gen. nov. et sp. nov., an Early Cretaceous member of crown group Nymphaeales (Nymphaeaceae) from northern Gondwana. **Taxon** 62: 141–151. 2013a.

COIFFARD, C.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. The Early Cretaceous Aroid, *Spixiarum kipea* gen. et sp. nov., and implications on early dispersal and ecology of basal monocots. **Taxon**, 62(5): 997-1008. 2013b.

COIFFARD, C.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Hexagyne philippiana* gen. et sp. nov., a piperalean angiosperm from the Early Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). **Taxon**, 63(6), 1275-1286. 2014.

COIMBRA, J. C.; ARAI, M.; CARREÑO, A. L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. **Geobios**, 35(6): 687-698p. 2002.

CORDANI, U. G.; BRITO-NEVES, B. B.; FUCK, R. A.; PORTO, R.; THOMAZ FILHO, A., CUNHA, F. M. B. **Estudo preliminar da integração do pré-Cambriano com eventos tectônicos das bacias sedimentares brasileiras**. Série Ciência – Técnica- Petróleo. 15. (3): 1-70p. 1984.

CRANE, P. R. **Vegetational consequences of angiosperm diversification**. In: E.M. Friss, W.G. Chaloner, P.R. Crane, eds., *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. New York: Cambridge e University Press, pp. 107-144. 1987.

CRANE, P. R.; MAISEY, J. G. **Fossil plants**. In: J.G. Maisey 1991 (ed.) *Santana fossils: an illustrated atlas*, T.F.H. Publications, p. 414–419, 1991.

CRANE, P. R.; FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R. The Origin and Early Diversification of Angiosperms. **Nature**, 374: 27-53p. 1995.

DETTMANN, M. E.; CLIFFORD, T. Phylogeny and biogeography of *Ruffordia*, *Mohria* and *Anemia* (Schizeaceae) and *Ceratopteris* (Pteridaceae): evidence from in situ and dispersed spores. **Alcheringa** 16, 269-314. 1992.

DILCHER, D. L.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; PONS, D.; LOTT, T. A. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. **American Journal of Botany** 92, 1294–1310. 2005.

DILCHER, D., MANDARIN-DE-LACERDA, A. F.; BARRETO, A. M. F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. Selected forms from the Santana Formation, Chapada do Araripe, Brazil. In: **Reunião de Paleobotânicos e Palinólogos**, 10, 2000. Guarulhos, Revista Universidade Guarulhos, Geociências, v: 249-249. 2000.

DIMICHELE, W. A.; MAMAY, S. H.; CHANEY, D. S.; HOOK, R.W., JOHN NELSON, W. An Early Permian flora with Late Permian and Mesozoic affinities from north-central Texas. **Journal of Paleontology**, 75(2), 449-460. 2001.

DIMICHELE, W. A.; BEHRENSMEYER, A. K.; OLSZEWSKI, T. D.; LABANDEIRA, C. C.; PANDOLFI, J. M.; WING, S. L.; BOBE, R. Long-term stasis in ecological assemblages: evidence from the fossil record. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 285-322, 2004.

DIMICHELE, W. A.; HOOK, R. W. **Paleozoic terrestrial ecosystems**. In: A. K. Behrensmeyer, A. K. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, and S. L. Wing (eds),

Terrestrial Ecosystems through Time. Pp. 205–225. University of Chicago Press. Chicago, 1992.

DIMICHELE, W. A.; PHILLIPS, T. L. Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 106(1), 39-90. 1994.

DIMICHELE, W. A.; STEIN, W. E.; BATEMAN, R. M. **Ecological sorting of vascular plant classes during the Paleozoic evolutionary radiation**. In: W. D. Allmon, and D. J. Bottjer (eds), *Evolutionary Paleoecology: The Ecological Context of Macroevolutionary Change*, p. 285–335. Columbia University Press, New York, NY. [9,10]. 2001.

DOS SANTOS, A. C. S.; HOLANDA, E. C.; SOUZA, V.; GUERRA-SOMMER, M.; MANFROI, J.; UHL, D.; JASPER, A. Evidence of palaeo-wildfire from the upper Lower Cretaceous (Serra do Tucano Formation, Aptian-Albian) of Roraima (North Brazil). **Cretaceous Research**, 57: 46–49. 2016.

DOYLE, J. A.; BIENS, P.; DOERENKAMP, A.; JARDINÉ, S. **Angiosperm pollen from the prealbian Lower Cretaceous of equatorial Africa**. Bulletin. Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine 1, 451–473. 1977.

DOYLE, J. A.; JARDINÉ, S.; DOERENKAMP, A. ***Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and palaeoenvironments of northern Gondwana**. Bulletin. Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine 6, 39–117. 1982.

DUARTE, L. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos do VIII Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Brasília, pp. 557–563. 1985.

DUARTE, L. Restos de Araucariáceas da Formação Santana – Membro Crato (Aptiano), NE do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 65, 357-362. 1993.

EDWARDS, D.; AXE, L. Anatomical evidence in the detection of the earliest wildfire. **Palaios**, 19: 113-128. 2004.

EKLUND, H.; DOYLE, J. A.; HERENDEEN, P. S. Morphological phylogenetic analysis of living and fossil Chloranthaceae. **International Journal of Plant Sciences**, 165(1), 107-151. 2004.

FALCON-LANG, H. J. Fire ecology of the Carboniferous tropical zone. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 164(1), 339-355. 2000.

FANTON, J. C. M.; RICARDI-BRANCO, F. S.; DILCHER, D. L.; CAMPOS, A. D. A., BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. New aquatic form from Eocretaceous Palaeoflora of the Crato Member, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. In: **Congresso Brasileiro de Paleontologia, 19 and Congresso Latino-Americano de Paleontologia**, 6, Aracaju, Resumos. Aracaju: Sociedade Brasileira de Paleontologia, CD-ROM. 2006.

FARA, E.; SARAIVA, A. A. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C.; KELLNER, A. W. A. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 218, 145-160. 2005.

FEILD, T. S.; ARENS, N. C.; DOYLE, J. A.; DAWSON, T. E.; DONOGHUE, M. J. Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology. **Paleobiology** 30, 82–107. 2004.

FEILD, T. S.; CHATELET, D. S.; BRODRIBB, T. J. Ancestral xerophobia: a hypothesis on the whole plant ecophysiology of early angiosperms. **Geobiology** 7, 237–264. 2009.

FIGUEIREDO, R. G.; KELLNER, A.W.A. A new crocodylomorph specimen from the Araripe Basin (Crato Member, Santana Formation), northeastern Brazil. **Paläontol Z** 83: 323-331. 2009.

FINKLESTEIN, D. B.; PRATT, L. M.; CURTIN, T. M.; BRASSELL, S. C. Wildfires and seasonal aridity recorded in Late Cretaceous strata from south-eastern Arizona, USA. **Sedimentology** 52, 587-599. 2005.

FÖLLMI, K. B. Early Cretaceous life, climate and anoxia. **Cretaceous Research**, 35: 230–257. 2012.

FRANKS, L. A.; FRANCIS, J. E.; SYKTUS, J. I. **Climate Modes of the Phanerozoic**. Cambridge, Cambridge University Press, 274p. 1992.

FREITAS, L. C. B.; MOURA, G. J. B.; SARAIVA, A. A. F. First occurrence and paleoecological implications of insects (Orthoptera: Ensifera Gryllidae) in the Romualdo Member of the Santana Formation, Eo-Cretaceous of the Araripe Basin. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 88 (4): 2113–2120. 2016.

FRIIS, E. M.; CRANE, P. R.; PEDERSEN, K. R. **Early flowers and angiosperm evolution**. Cambridge University Press, 585 p. 2011.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R., CRANE, P. R. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the early Cretaceous. **Nature**. V.410. 357-360p. 2001a.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R., CRANE, P. R. **Origin and radiation of Angiosperms**. In: Briggs, D.E.G. e Crowther, P.R. (eds.). *Palaeobiology*. Blackwell Science, Oxford, II: 97.102p. 2001b.

FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R., CRANE, P. R. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. **Palaeogeogr Palaeocli Palaeoecol** 232(6): 251-293. 2006.

FRIIS, E. M.; SKARBY, A. Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden. **Nature** 291, 484-486. 1981.

GARDNER, G. Geological notes made during a journey from the coast into the interior of the Province of Ceará, in the north of Brazil, embracing an account of a deposit of fossil fishes. **Edinb. New Philo. J.**, 30: 75–82. 1841.

GASTALDO, R. A. (ed.). **Plant Taphonomy— Organic Sedimentary Processes**. Special Issue Review of Palaeobotany and Palynology 58: 1 – 94. 1989.

GEE, C. T.; GASTALDO, R. A. (eds). Plant Taphonomy (special issue). **PALAIOS** 20: 415 – 505. 2005.

GHIGNONE, J. I.; COUTO, E. A.; ASSINE, M. L. Estratigrafia e Estruturas das Bacias do Araripe, Iguatu e Rio do Peixe. In: **Congr. Bras. Geol. Goiânia**. 1986. Anais. Goiânia. SBG. N°34. V.1. 271-285p. 1986.

GLASSPOOL, I. J.; EDWARDS, D.; AXE, L. Charcoal in the Silurian as evidence for the earliest wildfire. **Geology**, 32: 381-383, 2004.

GLASSPOOL, I. J.; SCOTT, A. C. Phanerozoic concentrations of atmospheric oxygen reconstructed from sedimentary charcoal. **Nature Geoscience** 3, 627-630. 2010.

GRIFFIN, J. J.; GOLDBERG, E. D. Morphologies and origin of elemental carbon in the environment. **Science** 206, 563–565. 1979.

GUERRA-SOMMER, M.; PIRES, E. T. Conceitos e perspectivas. In: Carvalho, I. S (org.) **Paleontologia: paleovertebrados, paleobotânica**. Volume 3. 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2011, pp. 217-218. 2011.

HARRIS, T. M. Forest fire in the Mesozoic. **Journal of Ecology** 46, 447–453. 1958.

HARRIS, T. M. **Burnt ferns from the English Wealden**. Proceedings of the Geologists' Association 92: 47–58. 1981.

HARRISON, S. P.; MARLON, J.; BARTLEIN, P. J. **Fire in the Earth system**. In: Dodson, J. (Ed.), Changing Climates, Earth Systems and Society. Springer-Verlag, Berlin, pp. 21-48. 2010.

HAWORTH, M.; HESSELBO, S. P.; MCELWAIN, J. C.; ROBINSON, S. A.; BRUNT, J. W. MidCretaceous pCO₂ based on stomata of the extinct conifer *Pseudofrenelopsis* (Cheirolepidiaceae). **Geology** 33, 749-752. 2005.

HAY, W.W. Evolving ideas about the Cretaceous climate and ocean circulation. **Cretaceous Research**, 29: 725-753. 2008.

HEIMHOFER, U.; HOCHULI P. A. Early Cretaceous angiosperm pollen from low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Rev Palaeobot Palynol** 161: 105– 126. 2010.

HERENDEEN, P. S.; MAGALLON-PUEBLA, S.; LUPIA, R.; CRANE, P.R.; KOBYLINSKA, J. A preliminary conspectus of the Allon flora from the Late Cretaceous (Late Santonian) of the central Georgia, USA. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 86, 407-471. 1999.

HERRING, J. R. **Charcoal fluxes into sediments of the North Pacific Ocean: the Cenozoic record of burning**. In: The carbon cycle and atmospheric CO₂: natural variations Archean to Present. Geophysical Monographs 32, 419–442. 1985.

HIRAYAMA, R. Oldest known sea turtle. **Nature**, 392: 705-708. 1998.

HUGHES, N. F. **The Enigma of Angiosperm Origin**. Cambridge Paleobiology Series. Cambridge University Press, Cambridge. 1994.

JACOBS, B. F. Palaeobotanical studies from tropical Africa: relevance to the evolution of forest, woodland and savannah biomes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B** 359, 1573–1583. 2004.

JARZEMBOWSKI, E. A. “Burnt” beetles (Insecta: Coleoptera) from the Wealden of southern England. **Acta Zoologica Cracoviensia** 46, 139–145. 2003.

JASPER, A.; UHL, D.; GUERRA-SOMMER, M.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MACHADO, N. T. G. Upper Paleozoic remains from South America: multiple evidences of fire events in the coal bearing strata of the Paraná Basin, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 306: 205-218. 2011.

JASPER, A.; GUERRA-SOMMER, M.; UHL, D.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; GHOSH, A. K.; TEWARI, R.; SECCHI, M. I. Palaeobotanical evidence of wildfire in the upper Permian of India: macroscopic charcoal remains from the Raniganj formation, Damodar basin. **The Palaeobotanist**, 61: 75-82. 2012.

JENKYN, H. C. Evidence for rapid climate change in the Mesozoic-Palaeogene greenhouse world. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, 361: 1885-1916. 2003.

JONES, T. P. New morphological and chemical evidence for a wildfire origin for fusain from comparisons with modern charcoal. **Special Papers in Palaeontology** 49, 113–123. 1993.

JONES, T. P.; CHALONER, W. G. Fossil charcoal, its recognition and palaeoatmospheric significance. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 97, 39–50. 1991.

JORDAN, D. S.; BRANNER, J. C. The Cretaceous fishes of Ceará, Brazil. **Smithson. Misc. Collect**, 25: 1–29. 1908.

KELLER, G. Cretaceous climate, volcanism, impacts and biotic effects. **Cretaceous Research**, 29 (5-6): 754-771. 2008.

KELLNER, A. W. A. Fossilized theropod soft tissues. **Nature**, London, 379: 32. 1996.

KELLNER, A.W.A. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. In: Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Queiroz, E.T.; Winge, M. e Born, M.L.C.B. (eds). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília, DNPM/CPRM/SIGEP, p. 121–130. 2002.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 72: 509–538. 2000.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Bol Museu Nacional** 75: 1-14. 2007.

KELLNER, A. W. A.; TOMIDA, Y. **Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil**. London, National Science Museum, p. 1-135 (Monographs 17). 2000.

KIDDER, D. L.; WORSLEY, T. R. Phanerozoic large igneous provinces (LIPs), HEATT (Haline Euxinic Acidic Thermal Transgression) episodes and mass extinctions. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 295: 162-191. 2010.

KOMAREK, E. V. Ancient fires. **Proceedings 12th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference**, pp. 219-24/t. 1973.

KUHLBUSCH, T. A. J.; CRUTZEN, P. J. Black carbon, the global carbon cycle, and atmospheric carbon dioxide. In: Levine, J.S. (Ed.), **Biomass Burning and Global Change. Remote Sensing, Modelling and Inventory Development and Biomass Burning in Africa**, vol. 1. MIT Press, Cambridge Massachusetts, pp. 160–169. 1996.

KUNZMANN, L. MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). I Araucariaceae and *Lindleycladus* (*incertae sedis*). **Mitteilung aus dem Museum für Naturkunde zu Berlin, Geowissenschaftliche Reihe**. (7) 155-175p. 2004.

KUNZMANN, L. MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Novaolindia dubia* gen. sp. nov., an enigmatic seed plant from the Early Cretaceous of northern Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 147, p. 94-105. 2007.

KUNZMANN, L. MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Cearania heterophylla* gen. nov. et sp. nov., a fossil gymnosperm with affinities to the Gnetales from the Early Cretaceous of northern Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 158, p. 193-212. 2009.

KUNZMANN, L. MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; WILDE, V. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. **Fossil Record**, 9(2): 213–225. 2006.

KUNZMANN, L.; MOHR, B.; WILDE, V.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. A putative gnetalean gymnosperm *Cariria orbiculiconiformis* gen. nov. et spec. nov. from the Early Cretaceous of northern Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 165, p. 75-95. 2011.

LIMA, F. J. **Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da Formação Romualdo, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe**. Dissertação de mestrado, UFPE, 94p.. 2013.

LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da Paleoflora das Formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos** 22: 99-115. 2012.

LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, M. A. P.; BANTIM, R. A. M.; SAYÃO, J. M. A new angiosperm from the Crato Formation (Araripe Basin, Brazil) and comments on the Early Cretaceous monocotyledons. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 86:1657-1672. 2014.

LIMA, M. R. Considerações Palinológicas a Respeito da Correlação Estratigráfica entre as Formações Cretáceas do Nordeste do Brasil. In: **Congr. Arg. Paleont. Biostr. & Congr. Latin. Paleont.**, Buenos Aires. 1978. Atas. Buenos Aires. Nº 2. V.5. 227-233p. 1978.

LIMA, M. R. Considerações sobre a Subdivisão Estratigráfica da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**. São Paulo. (V.9) Nº 32. 1979. 116-121p. 1979.

LIMA, M. R. Palinología da Formação Santana (Cretáceo do nordeste do Brasil). IV—Descrição sistêmica dos polens das turmas plicates e poroses, esporos, *incertae sedis* e microplancton marinho. **Ameghiniana** 26, 63–81. 1989.

LÖWE, S. A.; MOHR, B. A. R.; COIFFARD, C.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Friedsellowia gracilifolia* gen. nov. et sp. nov., a new gnetophyte from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Palaeontographica**, Abt. B, Paläophytol. 289: 139–177. 2013.

MABESOONE, J. M.; TINOCO, I. M. Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 14(2): 97–118. 1973.

MABESOONE, J. M. Petrografia de alguns sedimentos calcários e microclásticos do Grupo Araripe (Nordeste do Brasil). In: **Anais XXXIV Congresso Brasileiro de Geologia**. Goiânia (GO). (1) 262-270p. 1996.

MACDONALD, G. M.; LARSEN, C. P. S.; SZEICS, J. M., MOSER, K. A. The reconstruction of boreal forest fire history from lake sediments: a comparison of coal, pollen, sedimentological, and geochemical indexes. **Quaternary Science Reviews**, 10: 53-71. 1991.

MAISEY, J. G. **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**. T.F.C. Publications, Neptune. 459p., 1991.

MARLON, J. R.; BARTLEIN, P. J.; CARCAILLET, C.; GAVIN, D. G.; HARRISON, S. P.; HIGUERA, P. E.; JOOS, F.; POWER, M. J.; PRENTICE, I. C. Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia. **Nature Geoscience** 1, 607–702. 2008.

MARLON, J. R.; BARTLEIN, P. J.; WALSH, M. K.; HARRISON, S. P.; BROWN, K. J.; EDWARDS, M. E.; HIGUERA, P. E.; POWER, M. J.; ANDERSON, R. S.; BRILES, C.; BRUNELLE, A.; CARCAILLET, C.; DANIELS, M.; HU, F. S.; LAVOIE, M.; LONG, C.; MINCKLEY, T.; RICHARD, P. J. H.; SCOTT, A. C.; SHAFER, D. S.; TINNER, W.; UMBANHOWAR, J. R.; WHITLOCK, C. Wildfire responses to abrupt climate change in North America. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 106, 2519–2524. 2009.

MARTILL, D. M. **Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil**. Palaeontol. Assoc. Field Guides Foss, 5: 1–159. 1993.

MARTILL, D.M., BECHLY, G., LOVERIDGE, R. **The Crato fossil beds of Brazil. Window into an ancient world**. Cambridge University Press. 2007.

MARTILL, D. M.; LOVERIDGE, R. F.; MOHR, B. A. R.; SIMMONDS, E. A wildfire origin for terrestrial organic debris in the Cretaceous Santana Formation Fossil Lagerstätte (Araripe Basin) of north-east Brazil. **Cretaceous Research** 34, 135–141. 2012.

MARTILL, D. M.; WILBY, P. **Stratigraphy**. In Martill, D. M. (ed.), Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. London: The Palaeontological Association pp. 20–50. 1993.

MARTINS-NETO, R. G. Primeiro registro de Trichoptera (Insecta) na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, com descrição de sete novos táxons. In: **Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**, 1 e 2, Crato, 1990/1997. Boletim, p. 212-226. 2001.

MASIELLO, C. A.; DRUFFEL, E. R. M. Black carbon in deep sea sediments. **Science** 280, 1911–1913. 1998.

MATOS, R. M. D. **The northeast Brazilian rift system**. American Geophysical Union, USA. Tectonics, 11: 766–79. 1992.

MENDES, J. C.; BIGARELLA, J. J.; SALAMUNI, R.; CAMPOS A. C. R.; PETRI, S. **Estratigrafia e sedimentologia Geologia estrutural Aerofotogeologia**. Enciclopédia Brasileira. Biblioteca Universitária. Instituto Nacional do Livro. Brasília. 50p. 1972.

MENOR, E. A.; AMARAL, A. J. R. Considerações sobre eventos evaporíticos da Formação Santana, Bacia do Araripe. **Boletim Núcleo Nordeste Sociedade Brasileira Geologia**, 12, Atas 14 Simpósio Geologia do Nordeste, Recife (PE), 30–34 1991.

MEYEN, S. V. **Fundamentals of palaeobotany**. Chapman and Hall, London. 432 p. 1987.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. *Endressinia brasiliiana*, a magnolialean angiosperm from the lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **International Journal of Plant Sciences** 165, 1121–1133. 2004.

MOHR, B. A. R.; EKLUND, H. *Araripia florifera*, a magnoliid angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology** 126, 279–292. 2003.

MOHR, B. A. R.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **International Journal of Plant Sciences** 161, 155–167. 2000.

MOHR, B. A. R.; RYDIN, C. *Trifurcatia flabellata* n. gen. n. sp., a putative monocotyledon angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Geowissenschaftliche Reihe**, 5: 335–344. 2002.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; BARALE, G.; OUAJA, M. Palaeogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, an Early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. **Cretaceous Research** 27, 464–472. 2006.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; LOVERIDGE, R. **The macrophyte flora of the Crato Formation**. In: Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R. (Eds.), *The Crato Fossil Beds of Brazil—Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 537–566. 2007.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; TAYLOR, D. W. *Pluricarpellatia*, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). **Taxon** 57, 1147–1158. 2008.

MOHR, B. A. R.; SCHULTKAS, S.; SUESS, H. E.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. A new drought resistant gymnosperm taxon *Duartenia araripensis* n. gen. et sp. (Cheirolepidiaceae) from the Early Cretaceous of Northern Gondwana. **Paleontographica**, Abt. B, Palaeophytol. 289: 1–25. 2012.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; LOVERIDGE, R.; PONS D.; SUCERQUIA, P. A.; CASTRO-FERNANDES, M. C. *Ruffordia geoppertii* (Schizaeales, Anemiaceae) e a common fern from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeast Brazil. **Cretaceous Research** 54: 17–26. 2015.

MORLEY, R. J. **Origin and Evolution of Tropical Rain Forests**. John Wiley and Sons, Chichester. 2000.

NEUMANN, V. H. M. L. **Estratigrafia, sedimentologia, geoquímica y diagenesis de los sistemas lacustres aptiense-albienses de la Cuenca de Araripe (Nordeste de Brasil)**. 244p. Tesis de Doctoral, Universitat de Barcelona, DEP, DGPPG. 1999.

NEUMANN, V. H.; ASSINE, M. L. **Stratigraphic proposal to the post-rift I tectonic-sedimentary sequence of Araripe Basin, Northeastern Brazil**. In: Strati 2015 - 2nd International Congress on Stratigraphy, Graz (Austria), p.274. 2015.

NEUMANN, V. H.; CABRERA, L. Una nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, nordeste de Brasil. **Boletim do 5º Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil. UNESP, São Paulo**, pp. 279–285. 1999.

NEUMANN, V. H.; BORREGO, A. G.; CABRERA, L.; DINO, R. Organic matter composition and distribution through the Aptian–Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **International Journal of Coal Geology** 54, 21–40. 2003.

NICHOLS, G.; CRIPPS, J.; COLLINSON, M.E.; SCOTT, A. C. Experiments in waterlogging and sedimentology of charcoal: results and implications. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 164: 43-56. 2000.

OLIVEIRA, G. R.; ROMANO, P. S. R. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional** 65: 113–133. 2007.

OLIVEIRA, G. R.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, P. H.; ANDRADE, J. A. F. G.; KELLNER, A. W. A. First turtle from the Ipubi formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Rev. Bras. Paleontol.** 14(1): 61–66. 2011.

PASSALIA, M. G. A mid-Cretaceous flora from the Kachaike Formation, Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research** 28, 830–840. 2007.

PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. A burning story: the role of fire in the history of life. **Bioscience** 59, 593-601. 2009.

PÊGAS, R. V.; LEAL, M. E. C.; KELLNER, A. W. A. A basal Tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. **Plos One** 11: e0162692. 2016.

PEREIRA, P. A.; CASSAB, R. C. T.; BARRETO, A. M. F. *Cassiopidae* gastropods, influence of tethys sea of the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Araripe Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** 70: 211–223. 2016.

PETERS, M. E.; HIGUERA, P. E. Quantifying the source area of macroscopic charcoal with a particle dispersal model. **Quaternary Research** 67, 304–310. 2007.

PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil (Fanerozoico)**. São Paulo, T. A. Queiroz/EDUSP, 631 p. 1983

PINHEIRO, F. L.; FORTIER, D. C.; SCHULTZ, C. L.; DE ANDRADE, J. A. F. G.; BANTIM, R. A. M. New information on *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae (Pterosauria). **Acta Palaeontol Pol** 56 (3): 567-580. 2011.

PINHEIRO, A. P.; SARAIVA A. A. F.; SANTANA, W. Shrimps from the Santana group (cretaceous: Albian): New species (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) and new record (Crustacea: Decapoda: Caridea). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 86.2: 663-67. 2014.

PONTE, F. C.; APPI, C. J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. **Congresso Brasileiro de Geologia**, 36, Natal, p. 211-226. 1990.

PONTE, F. C.; PONTE FILHO, F. C. Estrutura geológica e evolução tectônica da Bacia do Araripe. **Departamento Nacional da Produção Mineral**, Recife, 68p. 1996.

PONTE-FILHO, F. C. Análise geohistórica do Poço 2-AP-1-CE, Bacia do Araripe. In: **Simpósio sobre bacias cretácicas brasileiras**, 2, Rio Claro. Resumos expandidos. Rio Claro. UNESP/IGCE. 85-89p. 1992.

POWER, M. J.; MARLON, J.; ORTIZ, N., ET AL. Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. **Climate Dynamics**, 30, 887-907. 2008.

PRADO, G. M.; ANELLI, L. E.; PETRI, S.; ROMERO, G. R. New occurrences of fossilized feathers: systematics and taphonomy of the Santana Formation of the Araripe Basin (Cretaceous), NE, Brazil. **PeerJ** 4: e1916. 2016.

PRICE, L.I. **Sobre um crocodilídeo Notossuquio do Cretáceo Brasileiro**. Departamento Nacional da Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia. Boletim 188, 56 p. 1959.

PRICE, C.; RIND, D. Possible implications of global climate change on global lightning distributions and frequencies. **J. Geophys. Res.**, 99(D5), 10823–10831. 1994.

PYNE, S. J. **Fire in America. A cultural history of wildland and rural fire**. 654 pp. 1982.

PYNE, S. J.; ANDREWS, P. L.; LAVEN, R. D. **Introduction to Wildland Fire**. J. Wiley and Sons, New York. 769 pp. 1996.

RAND, H. M.; MANSO, V.A.V. Levantamento gravimétrico e magnetométrico da Bacia do Araripe. In: **Congresso Brasileiro de Geologia**, 33. Rio de Janeiro, 1984. Anais... Rio de Janeiro, SBG. p. 2011–2016. 1984.

RICARDI-BRANCO, F., TORRES, M.; TAVARES, S. S.; CARVALHO, I. S.; TAVARES, P. G. E.; CAMPO, A. C. A. *Itajuba yansanai* gen. et. sp. nov. of Gnetales, Araripe Basin (Albian-Aptian) in Northeast Brazil Climate Change and Regional/Local Responses. In: Iwanzchi Zhang e Pallav Ray (editores). P. 199-205. 2013.

RIFF, D.; ROMANO, P. S. R.; OLIVEIRA, G. R.; AGUILERA, O. A. **Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. In Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past**. Editores Hoorn, C. e Wesselingh, E. P.. Blackwell Publishing. 2010.

ROMANO, P. S. R.; OLIVEIRA, G. R.; AZEVEDO, S. A. K.; KELLNER, A. W. A. E CAMPOS, D. A. New information about the Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. pp. 261-275. 2013.

RUSSELL, D. A.; PAESLER, M. A. Environments of Mid-Cretaceous Saharan dinosaurs. **Cretaceous Research**, 24: 569-588. 2003.

RYDIN, C.; MOHR, B. A. R.; FRIIS, E. M. *Cratonia cotyledon* gen. et sp. nov.: a unique Cretaceous seedling related to *Welwitschia*. **Proceedings of the Royal Society of London** (S1, Biology Letters) (Supplement). (270). S29-S32p. 2003.

SALES, A. M. F. **Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de Macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: Significado Estratigráfico e Paleoambiental**. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo. 131p. 2005.

SANDER, P. M. Taphonomy of the Lower Permian Geraldine bonebed in Archer County, Texas. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 61, 221–236. 1987.

SANDER, P. M.; GEE, C. T. Fossil charcoal — techniques and applications. **Review of Palaeobotany and Palynology** 63, 269–279. 1990.

SANTOS, R. S. Uma redescoberta de *Dastilbe elongatus*, com algumas considerações sobre o gênero *Dastilbe*. Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas preliminares e Estudos 42: 1-7. 1947.

SARAIVA, A. A. F.; HESSEL, M. H.; GUERRA, N. C.; FARA, E. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, 17(1):40- 57p. 2007.

SARAIVA, A. A. F.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M.; LIMA, F. J. **Guia para trabalhos de campo em Paleontologia na Bacia do Araripe**. 2ª edição revisada, 139p. 2015.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Description of a pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian) northeastern Brazil. **Bol Mus Nac** 54: 1-8. 2000.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Novo esqueleto parcial de pterossauros (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos** 16: 16-40. 2006.

SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. A. F.; UEJIMA, A. M. K. New evidence of feathers in the Crato Formation supporting a reappraisal on the presence of aves. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 83(1): 197–210. 2011.

SAYÃO, J. M.; VILA NOVA, B. C.; FRANÇA, M. A.; OLIVEIRA, G. R.; LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F. **Fósseis do Araripe - Um exemplo de diversidade ao longo do tempo**

profundo. In: Albuquerque, U.P and Meiado, M.V. (Eds.), Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe, 273–292. 2015.

SAYÃO, J. M.; BANTIM, R. A. M.; ANDRADE, R. C. L. P.; LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; FIGUEIREDO, R. G.; KELLNER, A. W. A. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): Comments on Growth Strategies and Lifestyle. **PLoS ONE** 11(5): e0155297. 2016.

SCHMIDT, M. W. I.; NOACK, A. G. Black carbon in soils and sediments: analysis, distribution, implications, and current challenges. **Global Biogeochemical Cycles** 14: 777–793. 2000.

SCHMIDT, I. D.; GUERRA-SOMMER, M.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. Variation in stomatal numbers of *Glossopteris* leaves from the lower Permian of Paraná Basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 14(2):137-148. 2011.

SCOTT, A. C. Observations on the nature and origin of fusain. **International Journal of Coal Geology** 12, 443–475. 1989.

SCOTT, A. C. **Anatomical preservation of fossil plants.** In: Briggs, D.E.G., Crowther, P. (Eds.), *Palaeobiology, A Synthesis*. Blackwell Scientific Publications, pp. 263–266. 1990.

SCOTT, A. C. The pre-Quaternary history of fire. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 164, 281–329. 2000.

SCOTT, A. C. **Preservation by fire.** In: Briggs, D.E.G., Crowther, P.J. (Eds.), *Palaeobiology II*. Blackwells, Oxford, pp. 277–280. 2001.

SCOTT, A. C. **Charcoal in sediments.** In: Middleton, G.V. (Ed.), *Encyclopaedia of Sediments and Sedimentary Rocks*. Kluwer Academic Publishers, pp. 121–123. 2003.

SCOTT, A. C. **Forest fire in the fossil record.** In: Cerdà, A., Robichaud, P. (Eds.), *Fire Effects on Soils and Restoration Strategies*. Science Publishers Inc., New Hampshire, pp. 1–37. 2009.

SCOTT, A. C. Charcoal recognition, taphonomy and uses in palaeoenvironmental analysis. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology** 29, 11–39. 2010.

SCOTT, A. C.; COLLINSON, M. E. **Organic sedimentary particles: results from SEM studies of fragmentary plant material.** In: Whalley, W.B. (Ed.), *SEM in the Study of Sediments*. Geoabstracts, Norwich. U.K, pp. 137–167. 1978.

SCOTT, A. C.; CRIPPS, J.; NICHOLS, G.; COLLINSON, M. E. The taphonomy of charcoal following a recent heathland fire and some implications for the interpretation of fossil charcoal deposits. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 164, 1–31. 2000.

SCOTT, A. C.; GLASSPOOL, I. The Diversification of Paleozoic fire systems and fluctuation in atmospheric oxygen concentration. **PNAS**, 103(29): 10861-10865. 2006.

SCOTT, A. C.; GLASSPOOL, I. J. Observations and experiments on the origin and formation of inertinite group macerals. **International Journal of Coal Geology** 70, 53–66. 2007.

SCOTT, A. C.; JONES, T. P. Microscopical observations of Recent and fossil charcoal. **Microscopy and Analysis** 25, 13–15. 1991a.

SCOTT, A. C.; JONES, T. P. Fossil charcoal: a plant fossil record preserved by fire. **Geology Today** 7, 214–216. 1991b.

SCOTT, A. C.; JONES, T. P. The nature and influence of fire in Carboniferous ecosystems. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 106, 91–112. 1994.

SELLWOOD, B. W.; VALDES, P. J. Mesozoic climates: general circulation models and the rock record. **Sedimentary Geology** 190: 296-287. 2006.

SILVA, M. A. M. Lower Cretaceous Sedimentary sequences in the Araripe Basin, Northeast Brazil: a Revision. **Rev. Bras. Geoc.** São Paulo. 1986. V. 16. Nº 3. 311-319p. 1986a.

SILVA, M.A.M. Lower Cretaceous unconformity truncating evaporate-carbonate sequence, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo.v.16. nº3. 306-310p. 1986b.

SILVA, A. L.; NEUMANN, V. H.; CABRERA, L. Fácies carbonáticas laminadas da Formação Crato (Aptiano), Bacia do Araripe: litofácies, microfácies e microestruturas. In: **6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de America del Sur**. Rio Claro. Anais. Rio Claro. UNESP. 31-36p. 2002.

SILVA, J. H.; FREIRE, P. T.; ABARAGO, B. T.; SILVA, J. A. F.; SARAIVA, G. D.; LIMA, F. J.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M.; SARAIVA, A. A. F.; VIANA, B. C. Spectroscopic studies of wood fossils from the Crato Formation, Cretaceous Period. **Spectrochimica Acta**. Part A, Molecular and Biomolecular Spectroscopy (Print) 115: 324–329. 2013a.

SILVA, J. H.; SOUSA FILHO, F. E.; SARAIVA, A. A. F.; VIANA, B. C.; FREIRE, P. T. C.; ANDRADE, N. A. M.; SAYÃO, J. M.; ABAGARO, B. T. O.; SARAIVA, G. D. Spectroscopic Analysis of Theropod Dinosaur (reptilia, Archosauria) from the Ipubi Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Journal of Spectroscopy** 1–7. 2013b.

SILVA SANTOS, R.; VALENÇA, J. G. A. A Formação Santana e sua paleoictiofauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 40(3): 339-360. 1968.

SILVA, M. A. M. Evaporitos do Cretáceo da Bacia do Araripe: Ambientes de deposição e história diagenética. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**. (2). 53-63p. 1988.

SKELTON, P. W.; SPICER, R. A.; KELLEY, S. P.; GILMOUR, I. **The Cretaceous World**. Cambridge, 360p. 2003.

SMALL, H. I. **Geologia e Suprimento de Água Subterrânea no Piauí e parte do Ceará**. Recife. Inspetoria de Obras Contra Secas. Série Geologia. (25): 1-180p. 1913.

SMITH, D. M.; GRIFFIN, J. J.; GOLDBERG, E. D. Elemental carbon in marine sediments: a baseline for burning. **Nature** 241, 268–270. 1973.

SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III**. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 768 p., 2012.

SPICER, B. **Changing climate and biota**. In: SKELTON, P. (ed.). **The Cretaceous World**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 85-162. 2003.

SPICER, R. A.; AHLBERG, A.; HERMAN, A. B.; HOFMANN, C. C.; RAIKEVICH, M.; VALDES, P. J.; MARWICK, P. J. The Late Cretaceous continental interior of Siberia: a challenge for climate models. **Earth and Planetary Science Letters** 267, 228-235. 2008.

STOLL, H. M.; SCHRAG, D. P. Glacial control of rapid sea level changes in the Early Cretaceous. **Science** 272: 1771-1774. 1996.

SUCERQUIA, P. A. **Gimnospermas eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado. São Paulo, 147p. 2006.

SUCERQUIA, P. A. **Taxonomia, modos de preservação e fitogeografia de coníferas aptianas da região paleoequatorial da América do Sul**. Tese de doutorado. São Paulo, 246p. 2015.

SUCERQUIA, P. A.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B. A. R. Phytogeographic, stratigraphic, and paleoclimatic significance of *Pseudofrenelopsis capillata* sp. nov. from the Lower Cretaceous Crato Formation, Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology** 222 (2015) 116–128. 2015.

TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L.; KRINGS, M. **Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants**. Amsterdam: Elsevier. 1253p. 2009.

UHL, D.; KERP, H. Wildfires in the late Palaeozoic of Central Europe - The Zechstein (Upper Permian) of NW-Hesse (Germany). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 199, 1-15. 2003.

UHL, D.; LAUSBERG, S.; NOLL, R.; STAPF, K. R. G. Wildfires in the Late Palaeozoic of central Europe – an overview of the Rotliegend (Upper Carboniferous-Lower Permian) of the Saar-Nahe Basin (SW-Germany). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 207, 23-35. 2004.

UHL, D.; JASPER, A.; HAMAD, A. M. B.; MONTENARI, M. **Permian and Triassic wildfires and atmospheric oxygen levels**. Proceedings of the 1st WSEAS International Conference on Environmental and Geological Science and Engineering (EG'08) – Environment and Geoscience Book Series: Energy and Engineering Series, p. 179-187. 2008.

VAKHRAMEEV, V. A. Floras and climates of the Earth in the Early Cretaceous epoch. **Sov Geol**, 1: 4-49. 1984.

VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H.; MABESOONE, J. M. An overview on Calloviane Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geol Acta** 1: 261-275. 2003.

VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H.A. Diversification of spores in fossil and extant Schizaeaceae. In: Blackmore, S., Barnes, S.H. (Eds.), **Pollen and Spores**. Systematic Association, Spec., Vol., 44. Clarendon Press, Oxford, pp. 103-118. 1991.

VILA NOVA, B. C.; SARAIVA, A. A. F.; MOREIRA, J. K. R.; SAYÃO, J. M. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. **Palaïos**, 26:173-179. 2011.

WAGNER, R. H.; DIEZ, J. B. Verdeña (Spain): Life and death of a Carboniferous forest community. **Comptes Rendus Palevol** 6: 495–504. 2007.

WANG, Z. Q.; CHEN, A. S. Traces of arborescent lycopsids and dieback of the forest vegetation in relation to the terminal Permian mass extinction in North China. **Review of Palaeobotany and Palynology** 117, 217–243. 2001.

WEISSERT, H.; LINI, A.; FÖLLMI, K. B.; KUHN, O. Correlation of Early Cretaceous carbon isotope stratigraphy and platform drowning events: a possible link? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 137: 189-203. 1998.

WIGNALL, P. B. Large igneous provinces and mass extinctions. **Earth Science Reviews** 53: 1-33. 2001.

WISLER, L.; BUONOCUNTO, F. P.; WEISSERT, H.; FERRERI, V.; D'ARGENIO, B. Calibration of the Early Cretaceous time scale: a combined chemo- and cyclostratigraphic approach to the Barremian-Aptian interval. In D'Argenio B., Fischer A.G., Premoli Silva I., Weissert H. and Ferreri V., eds., **Cyclostratigraphy**. An essay of approaches and case histories: SEPM (Society for Sedimentary Geology), Spec. Publ., 2003.

WOODWARD, A. S. On the fossil teleostean genus *Rhacolepis* Agassiz. **Proc. Zool. Soc. Lond**, 1887: 535–542. 1887.

WOODWARD, F. I.; WILLIAMS, B. G. Climate and plant distribution at global and local scales. **Vegetation**, 69: 189-197. 1987.