



UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE QUÍMICA BIOLÓGICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOPROSPECÇÃO MOLECULAR

**ANÁLISE DE INTERAÇÕES INSETO-PLANTA EM FÓSSEIS DA
FORMAÇÃO CRATO, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE**

EDILSON BEZERRA DOS SANTOS FILHO

Crato/CE

2016

EDILSON BEZERRA DOS SANTOS FILHO

**ANÁLISE DE INTERAÇÕES INSETO-PLANTA EM FÓSSEIS DA
FORMAÇÃO CRATO, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Bioprospecção Molecular da Universidade Regional do Cariri – URCA, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Bioprospecção Molecular.

Área de concentração: Biodiversidade

Orientador: Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva

Crato/CE

2016

EDILSON BEZERRA DOS SANTOS FILHO

**ANÁLISE DE INTERAÇÕES INSETO-PLANTA EM FÓSSEIS DA
FORMAÇÃO CRATO, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE**

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva
Universidade Regional do Cariri – URCA
(Orientador)

Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro
Universidade Regional do Cariri – URCA
(Membro Avaliador)

Profa. Dra. Karen Adami Rodrigues
Universidade Federal de Pelotas – UFPEL
(Membro Avaliador)

Profa. Dra. Sírleis Rodrigues Lacerda
Universidade Regional do Cariri – URCA
(Membro Suplente)

Dedico este trabalho ao meu pai, por sempre me incentivar nos estudos e mesmo estando longe, sempre se preocupa e com certeza torce muito por mim.

AGRADECIMENTOS

- Agradeço primeiramente a Deus, pois nada acontece sem que ele ilumine os caminhos e nos conceda saúde para seguir em frente.
- Aos meus pais, Edilson Bezerra dos Santos e Maria de Lourdes Rodrigues Batista, por sempre me incentivarem nos estudos e por se dedicarem em sempre me fazer seguir em frente, e por sempre acreditar em mim.
- Aos meus irmãos Aline Kelle e Herlon Batista por sempre estarem presentes e por me apoiarem sempre.
- A minha vó Maria Miriam, pela companhia por toda minha vida, pelo carinho, e por sempre me ajudar quando eu precisei.
- Ao Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva, por acreditar em mim, pelos ensinamentos, pelos conselhos, e por além de um orientador ser um grande amigo sempre disposto a ajudar no que for preciso, por isso e muito mais, serei sempre grato.
- A Profa. Dra. Karen Adami Rodrigues, pela ajuda na análise dos fósseis e por sempre estar disposta a me ajudar mesmo estando tão distante. Obrigado por tudo.
- A Flaviana Jorge de Lima, por sempre estar disposta a me ajudar desde a graduação até o mestrado, sempre dando uma palavra de força e com paciência para me auxiliar sempre que precisei. Seu apoio foi essencial para que esse trabalho ficasse pronto, e eu serei sempre grato por tudo.
- A Renan Alfredo Machado Bantim, por dedicar um pouco do seu tempo pra trabalhar comigo, pela ajuda com as imagens e pelas dicas no decorrer do trabalho.
- Ao Prof. Dr. Alysson Pontes Pinheiro, pela força durante a execução deste trabalho, por disponibilizar o laboratório para minha pesquisa e por tirar minhas dúvidas sempre que precisei.
- A Alita Maria Neves Ribeiro, por me ajudar sempre que precisei e pela companhia nas noites de trabalho no laboratório.
- Aos colegas de Laboratório de Paleontologia Artur, Lucio, Bia, Thatiany, Jennyfer, Daniel e Damaris, pela companhia de todos os dias e pelo apoio e durante todo esse tempo. Obrigado a todos.
- Aos amigos do Programa de Pós-Graduação, Antonio Marcos, Vandeberg e João Antônio pelo companheirismo durante esse tempo.
- Ao Museu de Paleontologia de Santana do Cariri pelo empréstimo de alguns exemplares utilizados nessa pesquisa.

- A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado, que foi fundamental para que eu concluísse este trabalho.

RESUMO

A análise da interação entre insetos e plantas em fitofósseis é uma área da Paleontologia que vem crescendo gradualmente nos últimos anos. Estudos nesta área podem fornecer dados peleoecológicos e paleoambientais importantes para o entendimento da coevolução entre plantas e insetos. Desde o aparecimento das primeiras evidências de folhas danificadas por insetos, estes organismos e as plantas têm evoluído juntos, e esta coevolução teve um grande pulso durante o Cretáceo com a diversificação das angiospermas, que resultou no surgimento de numerosos grupos de fitófagos. Na Bacia do Araripe, a Formação Crato destaca-se por apresentar grande abundância e diversidade de fósseis, principalmente de plantas e insetos. Em relação à paleoentomofauna, a Bacia do Araripe é reconhecida por ser uma das localidades com maior abundância e diversidade de insetos do Cretáceo. Neste trabalho são documentados novos registros de interação em espécimes de Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas, mostrando uma grande diversidade de tipos de interações. Através de análises em laboratório os fósseis foram medidos, analisados ao microscópio e fotografados, sendo possível identificar, de acordo com comparação com a literatura, as formas de tipos de danos (DT) em cada espécime. Os tipos de danos identificados neste trabalho foram diversificados, podendo ser observado a presença de galhas de inseto, alimentação de margem foliar (herbivoria), minas e oviposição de insetos e esqueletonização, que estão presentes em 19 espécimes, com destaque para as Angiospermas, que apresentaram a maior diversidade.

Palavras-chave: Formação Crato, icnofósseis, herbivoria, Cretáceo Inferior, paleoecologia.

ABSTRACT

The analysis of the interaction between insects and plants in phytofossils is an area of paleontology that is growing gradually in recent years. Studies in this area can provide paleoecological and paleoenvironmental data important for understanding the co-evolution between plants and insects. Since the appearance of the first evidence of leaves damaged by insects, these organisms and plants have evolved together, and this coevolution had a great pulse during the Cretaceous with the diversification of angiosperms, which resulted in the emergence of large groups of phytophagous. In Araripe Basin, the Crato Formation stands out by having abundance and diversity of fossils species of plants and insects. Regarding the insect fauna of the Araripe Basin is recognized as one of the locations with the greatest abundance and diversity of Cretaceous insects. In this work they are documented new interaction records in specimens of ferns, gymnosperms and angiosperms, showing a wide variety of types of interactions. Posteriorly the fossils were measured, analyzed under the microscope and photographed, it is possible to identify, in accordance with comparison to the literature, the forms of damage types (DT) in each specimen. The types of damage identified in this study were diverse and can be observed the presence of insect galls, leaf margin feeding (herbivory), mines and oviposition of insects and skeletonization, which are present in 19 specimens, especially the angiosperms, which had the highest diversity.

keywords: Crato Formation, ichnofossil, herbivory, Early Cretaceous, paleoecology.

SUMÁRIO

Lista de abreviaturas	x
Lista de figuras	xi
Lista de tabelas	xiv
1 – INTRODUÇÃO	15
2 – CONTEXTO GEOLÓGICO.....	20
2.1 – Paleoflora da Formação Crato.....	23
2.2 – Paleoentomofauna da Formação Crato.....	24
3 – GRUPOS FUNCIONAIS DE ALIMENTAÇÃO PARA INSETOS ASSOCIADOS A PLANTAS.....	27
3.1 – Alimentação de folhagem externa	27
3.2 – Perfurar e sugar.....	28
3.3 – Escavação	28
3.4 – Redução foliar.....	29
3.5 – Galhadores.....	30
3.6 – Predação de sementes.....	31
3.7 – Alimentação de fluídos superficiais	31
4 – OBJETIVOS	33
4.1 – Objetivo geral.....	33
4.2 – Objetivos específicos.....	33
5 – MATERIAL E MÉTODOS	34
5.1 – Material estudado	34
5.2 – Análise do material.....	34
6 – RESULTADOS	36
6.1 – Pteridófitas	36
6.2 – Gimnospermas	39
6.3 – Angiospermas.....	41
7 – DISCUSSÃO	48
8 – CONCLUSÃO.....	54
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56

LISTA DE ABREVIATURAS

Sigla

DT – Tipo de dano (*damage type*)

Abreviaturas Institucionais

LPU – Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri.

LACRUSE – Laboratório de Crustáceos do Semiárido.

MPSC – Museu de Paleontologia de Santana do Cariri.

URCA – Universidade Regional do Cariri.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Evolução das principais ordens de insetos e a relação com a evolução das angiospermas. Modificado de Labandeira (2000).

Página 18

Figura 2: A) Localização da Bacia do Araripe na América do Sul. B) A Bacia do Araripe na fronteira dos estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, no Nordeste do Brasil. C) Esboço do mapa da Bacia do Araripe, indicando com uma estrela a localização da mina onde a paleoflora foi encontrada, entre as cidades de Nova Olinda e Santana do Cariri (Ceará). Modificado de Sayão et al. (2011).

Página 21

Figura 3: A) Afloramento da Formação Crato localizado no município de Nova Olinda-CE. B) Área de exploração nas minas de calcário laminado onde são encontrados os fósseis da Bacia do Araripe. Retirado de Lima (2013).

Página 22

Figura 4: Exemplares de vegetais fósseis da Formação Crato. A) *Ruffordia goeppertii* – pteridófita; B) *Brachyphyllum obesum* – gimnosperma; C) *Araripia florífera* – angiosperma. Retirado de Lima (2013).

Página 24

Figura 5: Gráfico demonstrando a diversidade de ordens de insetos da Formação Crato baseado em Menon e Martill (2007); 1) Amphiesmenoptera, escala 5 mm (Retirado de Bechly, 2007); 2) Dermaptera, escala 5 mm (Retirado de Haas, 2007); 3) Blattodea, escala 5 mm (Retirado de Nel et al., 2014); 4) Hemiptera, escala 1 mm (LPU 1225); 5) Hymenoptera, escala 1 mm (Retirado de Darling, 1990); 6) Coleoptera, escala 1 mm (Retirado de Santos et al., 2011); 7) Odonata, escala 10 mm (LPU 800); 8) Diptera, escala 5 mm (LPU 461); 9) Orthoptera, escala 5 mm (MPSC 162); 10) Neuroptera, escala 5 mm (MPSC 1825); 11) Ephemeroptera, escala 5 mm (Retirado de Martins-Neto, 2006); 12) Isoptera, escala 2 mm (Retirado de Grimaldi et al., 2008).

Página 26

Figura 6: Análise dos fósseis da coleção do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri.

Página 35

Figura 7: Total de fósseis analisados mostrando presença e ausência de interação nos fósseis de pteridófitas, gimnospermas e angiospermas.

Página 36

Figura 8: Espécimes de pteridófitas com presença de interação inseto-planta: 1) Espécime LPU 252, o tracejado marca a área onde se encontra a interação; 2) Detalhe de LPU 252 evidenciando a herbivoria de margem foliar; 3) Espécime LPU 645, o tracejado mostra a área com interação; 4) Detalhe de LPU 645 mostrando a herbivoria na margem da folha; 5) Espécime LPU 1030 com a área marcada mostrando onde se encontra a interação; 6) Detalhe de LPU 1030, a seta aponta a herbivoria no ápice da folha; 7) Detalhe de LPU 1030, as setas mostram uma nova ocorrência de DT; 8) Espécime MPSC 1765, o tracejado marca a área onde se encontra a interação; 9) Detalhe de MPSC 1765, a seta mostra a herbivoria na margem foliar.

Página 38

Figura 9: Espécimes de gimnospermas com presença de interação inseto-planta: 1) Espécime LPU 188, seta mostra herbivoria de margem foliar no ápice da folha; 2) LPU 902, a área marcada indica a ocorrência de interação; 3) LPU 902, detalhe da esqueletonização; 4) LPU 901, a seta para o lado mostra a área com esqueletonização e as setas para baixo mostram a herbivoria de margem foliar; 5) Detalhe de LPU 900, mostrando presença de galha; 6) LPU 900 com a área marcada mostrando o local da interação; 7) MPSC 2130, área marcada mostra o local de interação; 8) MPSC 2130, seta mostra pequena excisão circular na base da folha.

Página 40

Figura 10: Espécimes de angiospermas com presença de interação inseto-planta: 1) Espécime MPSC 2400, folha inteira; 2) MPSC 2400, as setas mostram a ocorrência de interação; 3) Espécime LPU 230, o tracejado mostra a área com interação; 4) LPU 230, setas mostram interação no pecíolo; 5) LPU 230, setas mostram interação na margem foliar; 6) Espécime MPSC 1090, o tracejado vermelho mostra a área com esqueletonização; 7) Setas apontam a ocorrência de interação em MPSC 1090; 8) Espécime LPU 1236, tracejado mostra a área onde ocorre interação; 9) Espécime LPU 186, área tracejada mostra a ocorrência de interação; 10) Detalhe da interação em LPU 186; 11) Espécime MPSC 1218, área tracejada mostra a ocorrência de interação; 12) Detalhe de MPSC 1218 onde as setas mostram o local da interação; 13) Espécime MPSC 641, setas indicam a interação; 14) Espécime MPSC 1179, área tracejada mostra a ocorrência de interação; 15) Detalhe de MPSC 1179, setas mostram a interação.

Página 44

Figura 11: Tipos de danos encontrados nos diferentes grupos de plantas analisados (pteridófitas, gimnospermas e angiospermas).

Página 47

LISTA DE TABELAS

TABELA 01. Tipos de danos identificados em cada espécime de planta fóssil estudada.

Página 45

1. INTRODUÇÃO

A origem e evolução de plantas terrestres foi um acontecimento de grande importância na história da vida, com relevantes consequências para a evolução de organismos terrestres em diversos ambientes (Kenrick e Crane, 1997). Algumas inovações foram importantes para essa grande evolução das plantas, como o desenvolvimento de um ciclo de vida de duas fases e uma grande variedade de órgãos complexos que desenvolveram sistemas de transporte e respiração, tecidos estruturais e variedades de folhas e raízes de vários tipos (Kenrick e Crane, 1997). O surgimento das plantas terrestres teve consequências em ecossistemas terrestres e de água doce, e, consequentemente, para a evolução dos grupos animais que vivem nesses habitats (Beerbower, 1985; Dimichele, 1992). Assim como todos os seres vivos, as plantas também possuem ancestrais aquáticos e sua evolução está intimamente ligada ao domínio do ambiente terrestre e a diminuição de sua dependência da água para reprodução (Raven et al., 2007).

As pteridófitas surgiram há cerca de 400 milhões de anos, durante o Siluro-Devoniano e foram os primeiros vegetais a conquistar definitivamente o ambiente terrestre (Tryon e Tryon, 1982; Stewart, 1983). As pteridófitas são plantas sem sementes, descendentes de grupos vascularizados primitivos e são, em geral, terrícolas, rupícolas ou epífitas, apresentando também representantes aquáticos (Raven et al., 2007). Atualmente são representadas pelos grupos Ophioglossales, Salviniales, Cyatheaceae, Dicksoniaceae, Polypodiaceae e Gleicheniaceae e seu surgimento e diversificação datam do Cretáceo (Raven et al., 2007). As pteridófitas possuem representantes na Bacia do Araripe, como a espécie *Ruffordia goeppertii* e *Isoetes* sp. (Dunker) (Bernardes-de Oliveira et al., 2003). As Gimnospermas surgiram durante o Carbonífero (Taylor e Taylor, 1993), se diversificaram no Permiano e atingiram seu auge no Triássico. As Gimnospermas formavam o grupo vegetal mais abundante na Bacia do Araripe no Cretáceo Inferior (Bernardes-de-Oliveira et al., 2003). Fósseis pertencentes a coniferales e gnetales são representantes das Gimnospermas encontrados nesta Bacia (Bernardes-de-Oliveira et al., 2003; Lima et al., 2012). As angiospermas surgiram no Cretáceo e são amplamente dominantes nos dias atuais (Raven et al., 2007). Na Bacia do

Araripe elas são representadas pelas Magnoliales, Piperales, entre outras, e se destacam no registro fossilífero mundial devido à preservação de estruturas floríferas conectadas a partes vegetativas (Friis et al., 2011).

A história da diversificação e do domínio de artrópodes terrestres está relacionada à história das plantas vasculares (Crepet, 1972; Smart e Hughes, 1973). Alguns trabalhos, inclusive, sugeriram que durante a sucessão de floras ao longo da evolução ocorreu uma mudança similar nos artrópodes terrestres, especialmente naqueles que estão obrigatoriamente ligados a grupos de plantas específicas (Niklas et al., 1985; Tahvainen e Niemälä, 1987). Nenhum outro filo colonizou a Terra com tanto sucesso como os artrópodes, sendo que os insetos possuem um registro fossilífero surpreendentemente extenso (Crepet, 1972). Por qualquer medida de dominância – diversidade de espécies, biomassa, integração trófica nos ecossistemas, os artrópodes contribuem fundamentalmente na estrutura de ecossistemas terrestres juntamente com plantas vasculares terrestres (Crepet, 1972).

A análise de interação inseto-planta no registro fóssil ainda é um campo relativamente novo na Paleontologia, recebendo nos últimos anos contribuições ao tema, o que tem proporcionado avanços nas análises e interpretações sobre a coevolução de plantas e insetos (Adami-Rodrigues et al., 2004). Há alguns anos atrás, os fitofósseis que apresentavam essas evidências eram descartados, pois eram considerados mal preservados (Braz et al., 2011). O interesse pelos estudos de interações entre insetos e plantas aumentou no período entre as décadas de 60 e 80, com publicações de artigos influentes que apresentaram novos mecanismos de observação em amostras contendo interação entre insetos e plantas (Ehrlich e Raven, 1964; Feeny, 1976; Berenbaum, 1983, Taylor e Scott, 1983). A partir dos anos 2000 ocorreu um avanço e aumento de publicações na área, como exemplo, cita-se os artigos de Beck e Labandeira (1998), Wilf e Labandeira (1999), Ash (1996, 1999, 2000, 2005), Glaspool et al. (2003), Adami-Rodrigues (2004a, b), Wappler (2010), Currano et al. (2011) e Pinheiro et al. (2012, 2015).

Desde o Permiano são relatados registros de interações, evidenciando que plantas e insetos têm evoluído juntos em interações benéficas e prejudiciais (Dilcher, 1979), como resultado da evolução das plantas, principalmente das angiospermas, que ocorreu entre o final do Jurássico e o

início do Cretáceo. A expansão das angiospermas resultou no surgimento de numerosos grupos de fitófagos, o que contribuiu para o aumento das evidências dos danos causados as plantas (Kozlov, 1989; Stephenson, 1992; Labandeira et al., 1994).

Os insetos fitófagos dependem das plantas para sobreviver e ficam sujeitos a todas as alterações que resultam das interações entre estas e o meio ambiente (Pizzaniglio, 1991). O alimento utilizado pelo inseto altera de alguma forma, alguns aspectos, tais como, o comportamento, a fisiologia e a ecologia, o que torna fundamental as relações entre plantas e insetos (Slansky e Rodrigues, 1987). A herbivoria pode ser alterada devido alguns fatores, como a distribuição e a densidade da planta hospedeira e principalmente o clima, fator considerado um dos mais importantes nas interações inseto-planta (Edwards Wratten, 1981; Martinat, 1987).

As relações inseto-planta se estabeleceram devido a necessidade de nutrição, abrigo e reprodução de ambos os envolvidos, tanto para os insetos como para as plantas, sendo demonstrados em vários estudos sobre co-evolução (Horn et al., 2011). Um grande exemplo é a alimentação por néctar e a subsequente polinização da planta que foi constatado no Cretáceo, juntamente com o surgimento e diversificação das angiospermas (Crepet e Friis, 1987). Nesse período também se observam muitas adaptações e novos comportamentos dos insetos em resposta as estratégias das plantas para minimizar a herbivoria (Horn et al., 2011). Embora as evidências de danos às plantas no Jurássico sejam pobremente representadas mundialmente, o registro se torna mais informativo para floras do Cretáceo Médio (Kozlov, 1988; Stephenson, 1991; Labandeira et al., 1994), coincidentemente com a expansão das angiospermas.

O último importante pulso na diversificação dos artrópodes terrestres está associado à irradiação das angiospermas, durante os últimos dois terços do Cretáceo (Mesozoico). Depois dessa explosão evolutiva, houve uma estabilização a nível hierárquico de família durante o Paleógeno (Cenozoico), embora tenham ocorrido durante o Cretáceo Superior (Labandeira, 1989) significativos rearranjos biogeográficos devido a mudanças dos gradientes latitudinais climaticamente estáveis, o que conduziu a uma mudança radical do clima mundial no Cenozoico (Dorf, 1969). A continuidade taxonômica dos

artrópodes durante esse intervalo é evidenciada pelo alto número de grupos preservados em vários depósitos de âmbar do Cretáceo e do Terciário que são atribuídos a famílias e até mesmo a gêneros ainda existentes (Larsson, 1978; Keilbach, 1982) (Figura 1).

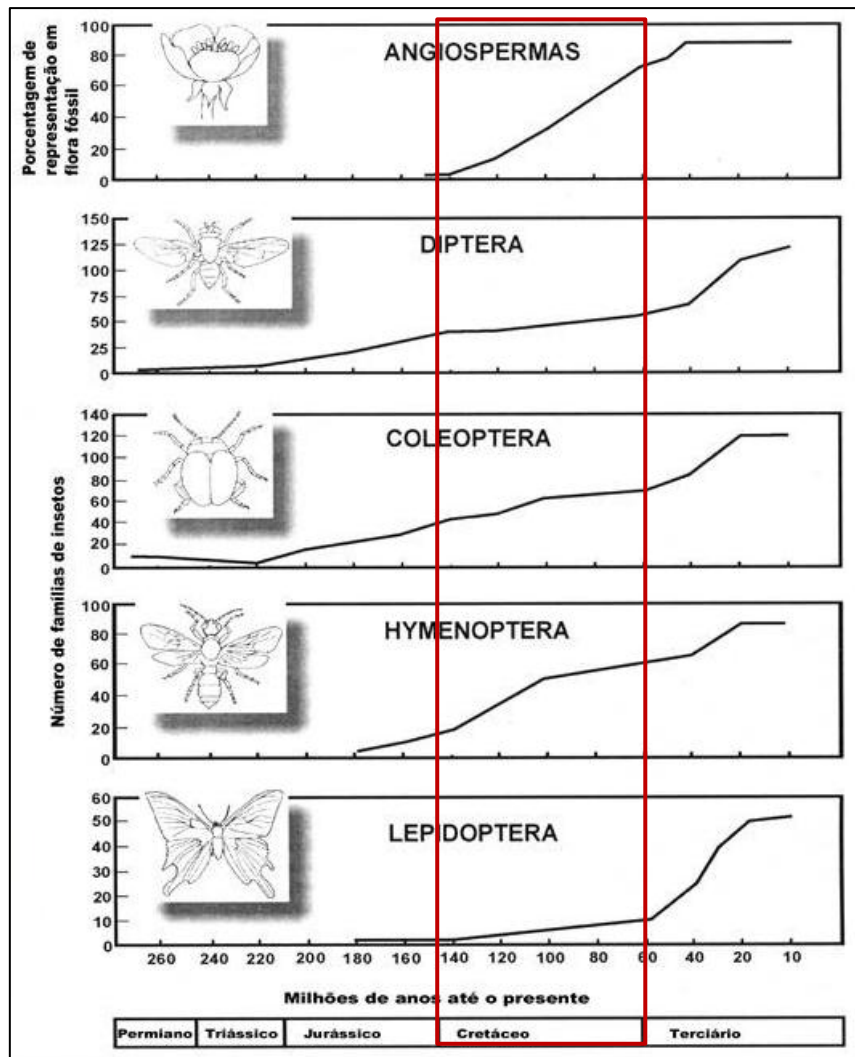


Figura 1: Evolução das principais ordens de insetos e a relação com a evolução das angiospermas. Modificado de Labandeira (2000).

A Formação Crato apresenta grande diversidade tanto de fósseis de plantas quanto de insetos, sendo que este último trata-se do grupo com a maior diversidade já descrita para a Bacia do Araripe (Saraiva et al., 2015). A presença de vegetais fósseis da Formação Crato apresentando evidências de interação inseto-planta já foi registrada anteriormente nos trabalhos de Braz et al. (2009, 2011) e Xavier et al (2014), onde foi observado a ocorrência de galhas de insetos, registro de oviposição de insetos, herbivoria foliar,

esqueletização de folhas e minas de inseto. A Bacia do Araripe é conhecida mundialmente pelo excelente estado de preservação de seus fósseis (Kellner, 1999). Essa preservação permite estudos mais profundos sobre interação inseto-planta em fósseis do Cretáceo Inferior, especialmente nos da Formação Crato. Neste trabalho, foram analisados dezenas de espécimes de pteridófitas, gimnospermas e angiospermas em busca das interações preservadas nestes fósseis e sua possível relação paleoecológica com a entomofauna da Formação Crato.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia do Araripe está localizada na Região do Cariri, situada ao sul do estado do Ceará, noroeste do estado do Pernambuco e leste do estado do Piauí, ocupando uma área de aproximadamente 12.000Km² (Figura 2). Está localizada entre os meridianos 38° e 30' e 40° e 30' de longitude W de Greenwich e os paralelos 7° e 05' e 7° e 50' de latitude S (Lima et al. 2012). A Bacia do Araripe é a mais extensa das bacias interiores do Nordeste, e a que apresenta a história geológica mais complexa (Assine, 2007). Essa bacia destaca-se na geomorfologia pela existência da Chapada do Araripe, a qual se deve seu nome, uma feição geomorfológica alongada na direção Leste-Oeste (Valença et al., 2003). A chapada está limitada por escarpas erosivas íngremes e formada por unidades da sequência pós-rifte (Aptiano/Cenomaniano) (Assine, 2007). Foi dividida em duas sub-bacias pré-aptianas menores denominadas Feira Nova e Cariri (Assine, 2007). A primeira proposição estratigráfica para a Bacia do Araripe foi realizada por Small (1913), porém, nas décadas seguintes várias outras propostas foram apresentadas visando um maior detalhamento desta bacia sedimentar (Beurlen, 1962; 1971; Mabesoone e Tinoco, 1973; Assine, 1990; Brito-Neves, 1990; Ponte e Appi, 1990; Assine, 1994; Ponte e Ponte-filho, 1996; Neumann e Cabrera, 1999; Viana e Neumann, 2002; Valença et al., 2003; Martill et al., 2007; Assine, 2007).

As bacias interiores do Nordeste formam um conjunto de pequenas bacias fanerozoicas localizadas entre as bacias de Tucano-Jatobá, Parnaíba e Potiguar, que originalmente fizeram parte de uma única bacia que sofreu falhamentos que apresentam relações próximas com o Araripe, porém, a estratigrafia desses fragmentos deixa claro que os mesmos passaram por situações geológicas distintas (Cordani et al., 1984; Brito-Neves, 1990). O mesmo processo de rifteamento que originou a separação da África com a América do Sul foi também responsável pela origem e evolução das bacias interiores do Nordeste (Berthou, 1990; Mabesoone, 1996; Ponte e Ponte-Filho, 1996). Os ciclos de deposição da Bacia do Araripe estão associados aos mecanismos tectônicos de separação dos continentes da margem atlântica. São estes: O pré-rifte – estágio anterior a separação, o sin-rifte – estágio

simultâneo ao esforço de fragmentação dos blocos continentais e o pós-rifte – estágio posterior a fragmentação dos blocos continentais (Carvalho e Santos, 2005). No contexto paleontológico, a principal unidade litoestratigráfica da Bacia do Araripe é o Grupo Santana (Neumann e Cabrera, 1999) que representa as formações Rio da Batateira, Crato, Ipubi e Romualdo, destacando-se Crato e Romualdo pela qualidade, quantidade e preservação do conteúdo fóssilífero encontrado nas mesmas.

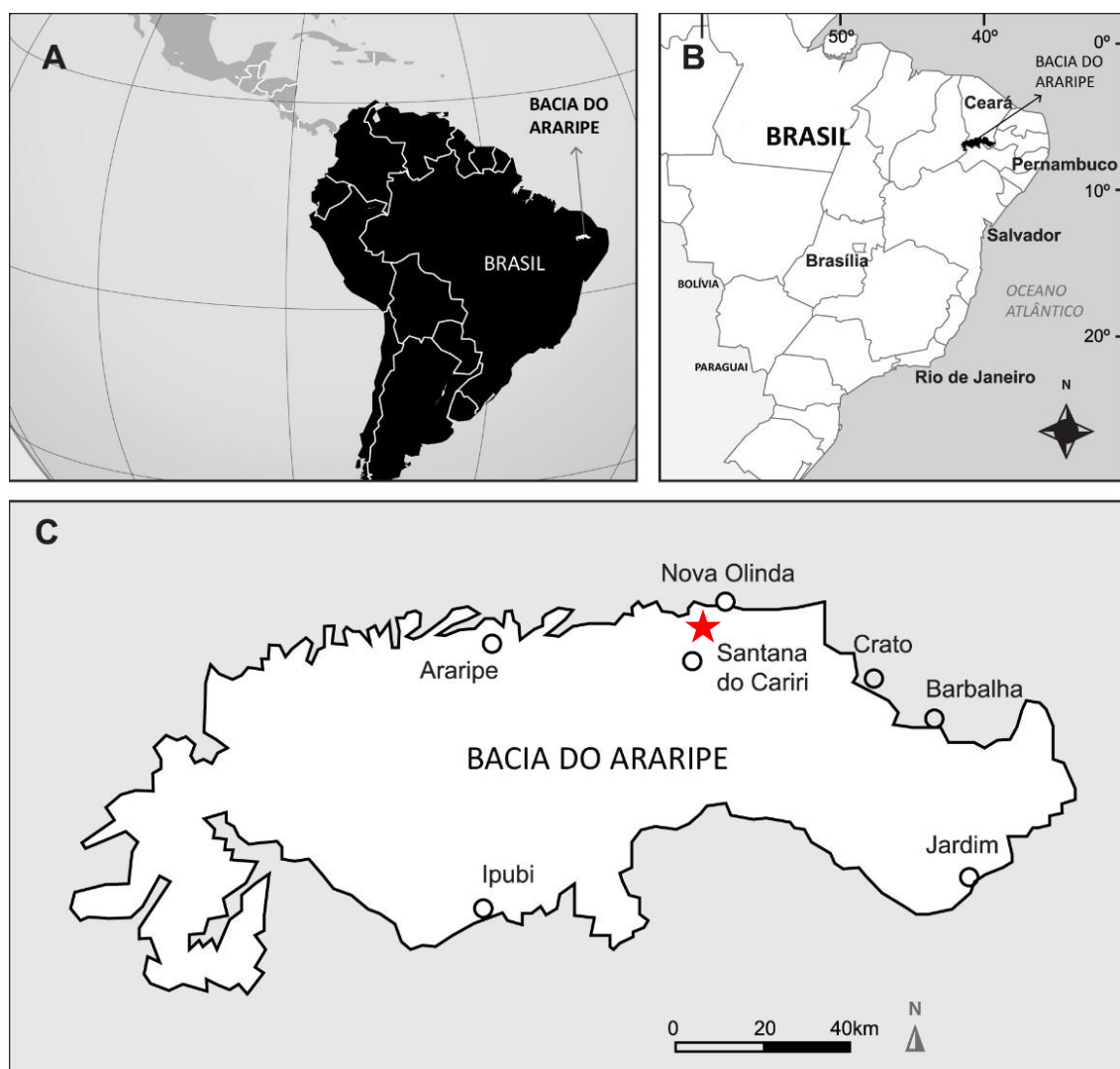


Figura 2: A) Localização da Bacia do Araripe na América do Sul. B) A Bacia do Araripe na fronteira dos estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, no Nordeste do Brasil. C) Esboço do mapa da Bacia do Araripe, indicando com uma estrela a localização da mina onde a paleoflora foi encontrada, entre as cidades de Nova Olinda e Santana do Cariri (Ceará). Modificado de Sayão et al. (2011).

O Grupo Santana engloba as camadas mais fóssilíferas da região e seu nome se deve a uma descrição inicial de Small (1913) que denominou de

calcário de Sant'Anna as camadas de calcário laminado da atual Formação Crato (Valença et al., 2003). Estudos posteriores comprovaram a existência de dois *fossilagerstätten* na Bacia do Araripe, referentes às formações Crato e Romualdo, ambas pertencentes ao Grupo Santana (Maisey, 1991; Martill et al., 2007).

A Formação Crato aflora no flanco nordeste da Bacia do Araripe, constituindo um importante sítio geológico e paleontológico do país (Viana e Neumann, 2002). Esta formação é constituída por calcários micríticos laminados (Figura 3), com coloração que varia do cinza ao creme, com pseudomorfos de halita (Neumann e Cabrera, 1999). Esta formação é bastante explorada como fonte de calcário, onde fósseis são encontrados com abundância durante o processo de extração do calcário para comercialização na região. Nesta formação podem ser encontrados: artrópodes, peixes, anfíbios, quelônios, crocodilomorfos, pterossauros, squamata, ostracodes, conchostráceos, aves, bem como pólen, esporos e fragmentos vegetais (Martill, 2007; Saraiva et al., 2015).



Figura 3: A) Afloramento da Formação Crato localizado no município de Nova Olinda-CE. B) Área de exploração nas minas de calcário laminado onde são encontrados os fósseis da Bacia do Araripe. Retirado de Lima (2013).

A Formação Crato representa uma sequência lacustre de grande predominância carbonática constituída por seis unidades denominadas de C1 a C6, separadas por arenitos, siltitos e folhelhos (Neumann e Cabrera, 1999). Estes seis pacotes carbonáticos da Formação Crato encontram-se distribuídos em uma série de afloramentos na Chapada do Araripe, desde Santana do Cariri até próximo à cidade de Porteiras, sendo que geralmente os

afloramentos de calcário laminado localizam-se em pedreiras ou na margem de rios (Viana e Neumann, 2002).

2.1. Paleoflora da Formação Crato

A Bacia do Araripe apresenta uma abundante e variada flora composta por coníferas (em sua maioria), licopsidas, pteridófitas, gnetaleanas e angiospermas (Lima et al., 2012) (Figura 4). A maior parte dessa paleoflora pertence a Formação Crato, e isso se deve a alguns fatores tais como a diversidade de plantas no Cretáceo, que foi o período em que as angiospermas se diversificaram (Mohr e Friis, 2000), seu ambiente de deposição de baixa energia e grande precipitação de carbonato de cálcio facilitava a preservação de praticamente tudo que era levado ao fundo do lago. A exploração contínua nas minas de calcário laminado faz com que estes sejam mais facilmente encontrados do que em outras formações fossilíferas da Bacia do Araripe (Lima et al., 2012).

Três registros apontam a presença de pteridófitas na Formação Crato: Dilcher et al. (2000) relataram um exemplar similar a espécies do morfogênero *Schizoneura*. Micrófilas de *Isoetites* foram relatadas por Bernardes de Oliveira et al (2003) e *Ruffordia goeppertii* descrita por Mohr et al. (2015).

As coníferas da Formação Crato estão representadas pelas espécies e gêneros: *Araucarites vulcanoi* descrita por Duarte (1985), *Araucaria cartellei* (Duarte, 1993), *Araucariostrobus* sp (Kunzmann et al., 2004), *Brachyphyllum obesum* e *Brachyphyllum castilhoi*, ambas descritas por Duarte (1985). Ainda foram descritas as espécies *Brachyphyllum insigne* (Duarte, 1993), *Tomaxellia biforme* (Kunzmann et al., 2006), *Lindleycladus* sp. (Kunzmann et al., 2004) e *Frenelopsis* sp (Kunzmann et al., 2006). A ordem Gnetales está presente através das famílias Ephedraceae com a espécie *Cratonia cotyledon* (Rydin et al., 2003), e da família Welwitschiaceae com as espécies *Welwitschiaprisca austroamericana*, *Welwitschiostrobus murili* e *Welwitschiophyllum brasiliense*, ambas descritas por Dilcher et al. (2005). *Cearania heterophylla*, espécie com afinidades gnetaleanas descrita por Kunzmann et al. (2009) e *Cariria orbiculiconiformis* (Kunzmann et al., 2011).

A flora angiospérmica é constituída por espécies terrestres e aquáticas (Lima et al., 2012). As espécies aquáticas são: *Protananas lucenae* (Leme et al., 2005), *Endressinia brasiliiana* (Mohr e Bernardes-de-Oliveira, 2004) e *Araripia florifera* (Mohr e Eklund, 2003). Entre as espécies terrestres estão *Klitzchophyllites flabellatus* (Mohr e Rydin, 2002), *Iara iguassu* (Fanton et al., 2006), *Pluricarpellatia peltata* (Mohr et al., 2008) e *Cratosmilax jacksoni* (Lima et al., 2014). Entre os vegetais fósseis da Formação Crato com afinidade desconhecida encontram-se folhas de *Caytoniales* descritas por Fanton et al. (2007) e brotos de uma possível gimnosperma descrito por Kunzmann et al. (2007).

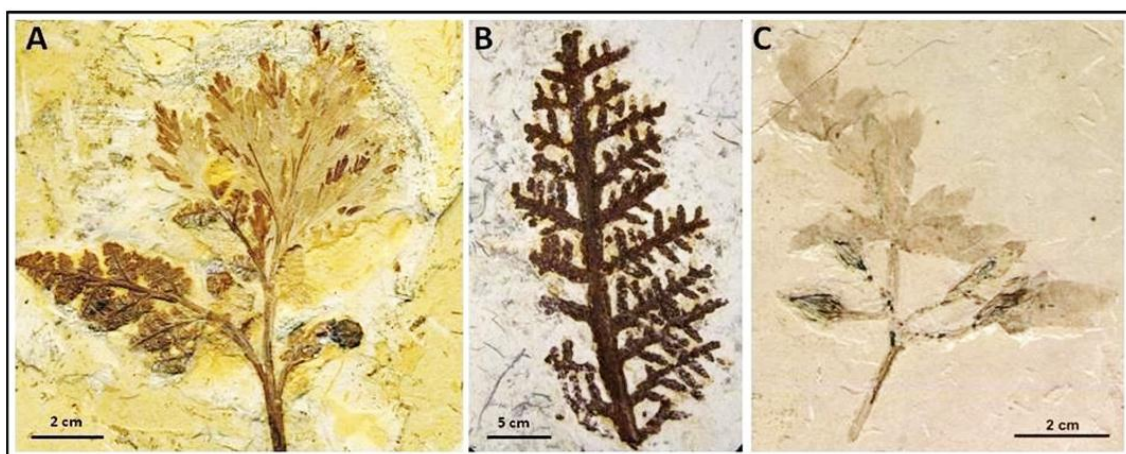


Figura 4: Exemplos de vegetais fósseis da Formação Crato. A) *Ruffordia goeppertii* - pteridófito; B) *Brachyphyllum obesum* - gimnosperma; C) *Araripia florifera* - angiosperma. Retirado de Lima (2013).

2.2. Paleontofauna da Formação Crato

Cerca de 70% de todas as famílias de insetos presentes atualmente na natureza também são conhecidas no registro fóssil (Ross et al., 2000; Jarzembowski, 2001). Na América do Sul, vários afloramentos contendo insetos fósseis são conhecidos, porém, mesmo sua paleontofauna sendo rica e diversificada, seu conhecimento é restrito a poucos afloramentos. Os insetos constituem o grupo fóssil mais diversificado da Bacia do Araripe (Saraiva et al., 2015). Pinto e Puper (1986) descreveram *Mesoblattina limai*, da ordem Blattodea, a primeira espécie de inseto descrita para a Bacia do Araripe

e a partir do final da década de 80 Martins-Neto e colaboradores descreveram outras inúmeras espécies de insetos (Saraiva et al., 2015).

A Formação Crato (Grupo Santana) destaca-se pela abundância e excelente estado de preservação, representando hoje o maior registro paleontológico da América do Sul e um dos mais importantes do mundo (Menon e Martill, 2007). Mais de duzentas espécies de artrópodos foram descritas com destaque para as ordens Odonata, Ephemeroptera e Othoptera com as maiores quantidades de espécies descritas (Pinto e Purper, 1986; Martins-Neto, 1987a, b, c; Grimaldi, 1990; Martins-Neto, 2006) (Figura 5).

Na Formação Crato ocorre pelo menos dezesseis ordens de insetos, onde a maioria ainda possuem representantes atuais. São as ordens Odonata, Ephemeroptera, Blattodea, Orthoptera, Isoptera, Dermaptera, Hemiptera, Neuroptera, Amphiesmenoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Mecoptera e Diptera (Pinto e Purper, 1986; Martins-Neto, 1987a, b, c; Grimaldi, 1991; Martins-Neto, 2006). Entre os insetos fitófagos e aquáticos, que se diversificaram no Mesozoico, estão presentes na paleoentomofauna da Formação Crato (Brito, 1984; Grimaldi, 1991; Kenrick e Davis, 2004; Martins-Neto, 2006; Menon e Martill, 2007).

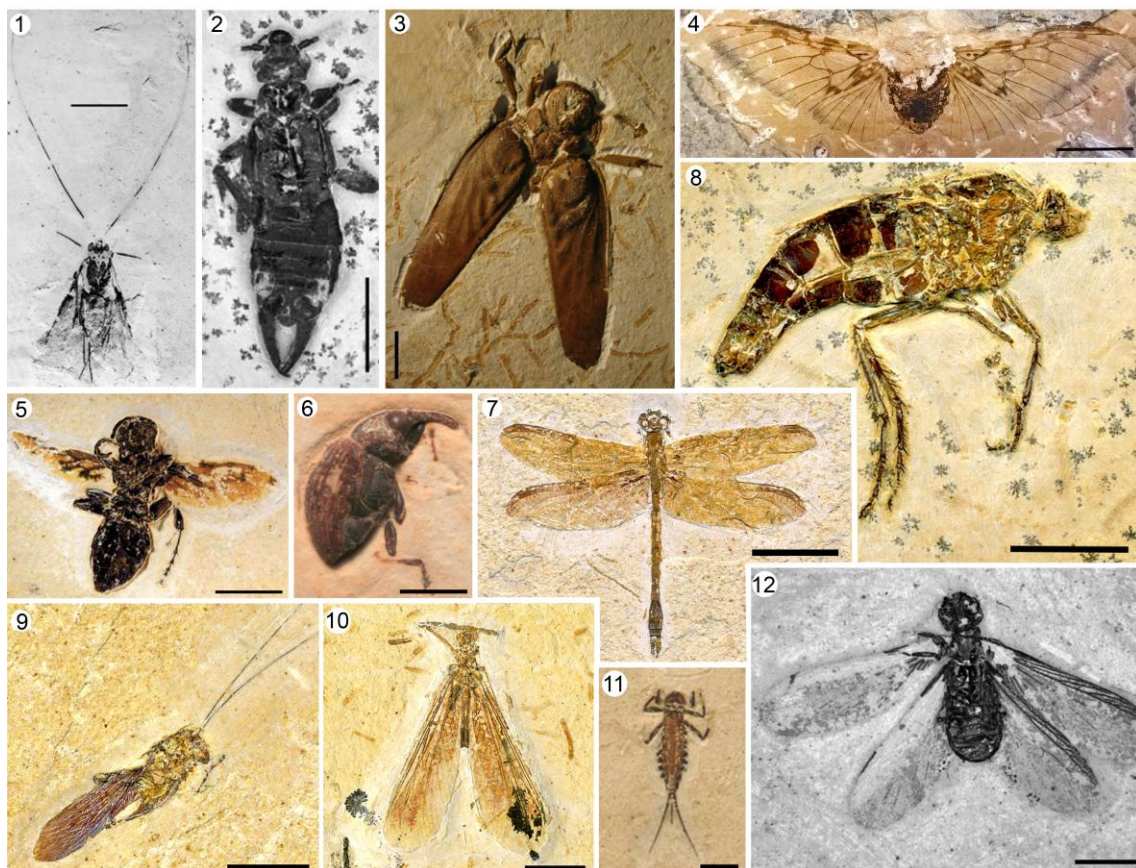
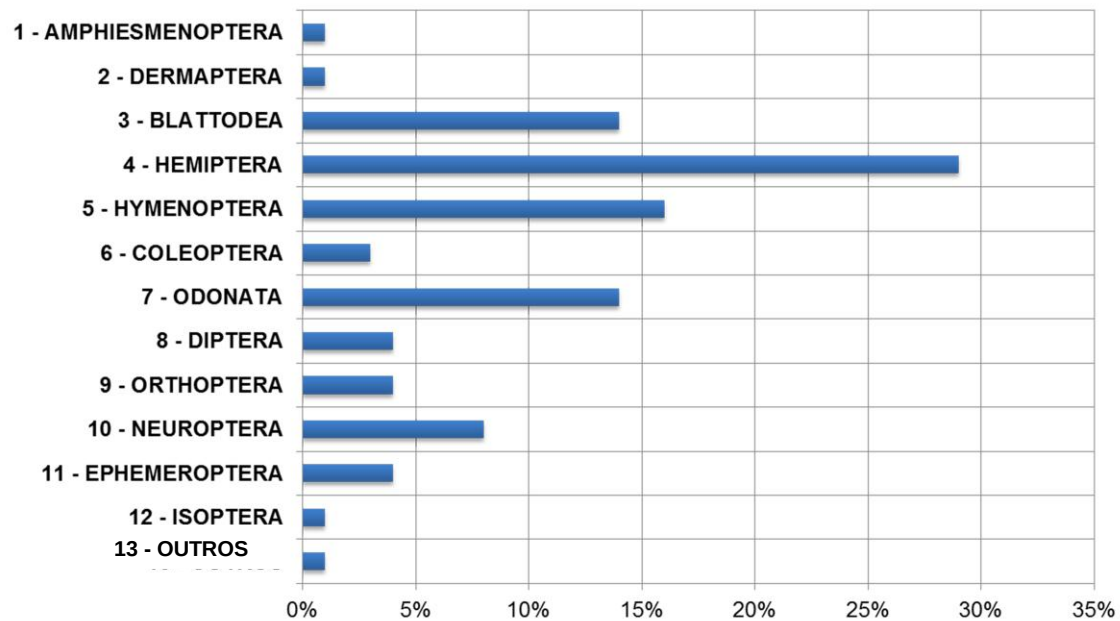


Figura 5: Gráfico demonstrando a diversidade de ordens de insetos da Formação Crato, baseado em Menon e Martill (2007); 1) Amphiesmenoptera, escala 5 mm (Retirado de Bechly, 2007); 2) Dermaptera, escala 5 mm (Retirado de Haas, 2007); 3) Blattodea, escala 5 mm (Retirado de Nel et al., 2014); 4) Hemiptera, escala 1 mm (LPU 1225); 5) Hymenoptera, escala 1 mm (Retirado de Darling, 1990); 6) Coleoptera, escala 1 mm (Retirado de Santos et al., 2011); 7) Odonata, escala 10 mm (LPU 800); 8) Diptera, escala 5 mm (LPU 461); 9) Orthoptera, escala 5 mm (MPSC 162); 10) Neuroptera, escala 5 mm (MPSC 1825); 11) Ephemeroptera, escala 5 mm (Retirado de Martins-Neto, 2006); 12) Isoptera, escala 2 mm (Retirado de Grimaldi et al., 2008).

3. GRUPOS FUNCIONAIS DE ALIMENTAÇÃO PARA INSETOS ASSOCIADOS A PLANTAS

O conceito de grupo funcional de alimentação foi formalizado, inicialmente a partir de estudos ecológicos de insetos de água doce (Cummins, 1973; Cummins e Klug, 1979; Cummins e Merritt, 1984), embora o conceito também tenha sido usado informalmente para referir-se aos diversos métodos de alimentação dos insetos terrestres (Coulson e Witter, 1984; Lawton et al., 1993; Metcalf e Metcalf, 1993). Conforme esses autores, os grupos funcionais de alimentação podem ser classificados em vinte maneiras básicas pelas quais os insetos acessam a comida. Para os insetos associados a plantas, eles são os seguintes:

- a) mastigação dos órgãos foliares (alimentação de folhagem externa);
- b) alimentação de fluídos por meio de estiletes intrusivos (perfuradores-sugadores);
- c) consumo endofítico de tecidos duros (escavação);
- d) consumo endofítico de tecidos de folhas macias (redução foliar);
- e) indução de tecido da planta para nutrição e moradia de artrópodes imaturos (galhadores);
- f) consumo endofítico de endospermas ou de um tecido nutritivo resultando na morte do gametófito (predação de semente);
- g) alimentação de fluídos por meios não invasivos como o espongeamento e sifoneamento (alimentação de fluído superficial);

3.1. Alimentação de folhagem externa

Insetos com alimentação de folhagem externa, compreendendo estágios larvais e adultos mandibulados, que consomem total ou parcialmente a espessura de tecidos foliares vivos externamente. Diversos subtipos principais de alimentação de folhagem externa são reconhecidos, nominalmente (Scott e Taylor, 1983; Labandeira e Beall, 1990):

- a) alimentação marginal, caracterizada geralmente por escavações ou outros tipos de remoção da margem das folhas;
- b) alimentação de buracos, por meio da qual porções interiores circulares ou poligonais da folha são removidas;
- c) e esqueletonização (= esclerotinização ou quitinização), que caracteriza o consumo de uma parte não marginal de uma folha com a permanência das nervuras, frequentemente formando um entrelaçamento de veias mais finas ou mais grossas.

A maioria dos grupos existentes que se alimentam de folhagem externa são imaturos e adultos de quase todas as espécies de Orthoptera, Phasmatoptera e Lepidoptera, e uma percentagem menor de Coleoptera e Hymenoptera (Coulson e Witter, 1984).

3.2. Perfurar e sugar

Insetos que praticam perfuração-sugação possuem mandíbulas especializadas compostas tipicamente de um ou dois pares de estiletes para penetrar nos tecidos das plantas e incluem estruturas acessórias, tal como bomba cibarial (sifão), controlada por músculo para produzir sucção para sugar seiva (Childers e Achor, 1991). Os perfuradores-sugadores exibem uma combinação única de se alimentarem de tecidos internos enquanto estão estacionados externamente ao órgão da planta atacada. Esses consumidores invasivos visam atingir tipicamente o xilema, o floema ou o mesófilo da planta, deixando um padrão característico de dano à planta, evidente interna e externamente (Childers e Achor, 1991; Johnson e Lyon, 1991).

3.3. Escavação

Artrópodes escavadores constroem túneis através de tecidos duros das plantas, especialmente madeira (lenho), mas também casca (córtex), colênquima e esclerênquima. As escavações são predominantemente realizadas por pulgões oribatídeos e cupins e larvas holometabólicas. Esses dois últimos grupos possuem boca mandibulada para macerar ou cortar tecidos

endurecidos em partículas menores que podem ou ser digeridas e eliminadas como pelotas fecais, sendo estas moldadas, formando o revestimento interno dos túneis, ou fortemente comprimidas atrás do escavador que avança dentro do túnel (Zinkler et al., 1986).

Alguns pulgões e insetos são conhecidos por possuir uma microbiota especial nas vísceras responsável pela digestão de lignina e outros polissacarídeos encontrados no lenho e em tecidos similares que são tipicamente resistentes à quebra enzimática (Zinkler et al., 1986; Nalepa, 1994; Terra et al., 1996). Em contraste, outros grupos de insetos formam um mutualismo, utilizando fragmentos de lenho e similares como substrato e alimentando-se dos fungos resultantes da decomposição dos restos vegetais (Martin, 1987; Haack e Slansky, 1987). Os escavadores modernos são predominantemente cupins e larvas de besouros, os últimos especialmente representados por “escavadores de galhos”, “escavadores de madeira metálica”, besouros de chifres grandes, gorgulhos, “besouros de casca de árvore” e “escavadores de buraco de alfinete”, os quais de várias maneiras escavam através do lenho central e do córtex das árvores (Crowson, 1981).

3.4. Redução foliar

Redutores foliares são consumidores móveis de tecidos foliares moles que não provocam nenhuma reação histológica importante. Eles são as larvas de insetos holometabólicos (Connor e Taverner, 1997) e pulgões (Fernandez e Athias-Binche, 1986). Os pulgões particularmente apresentam um padrão ontogenético característico que se inicia com o sítio de colocação de ovos contendo um ovo inserido no tecido da folha ou deitado sobre a sua superfície, seguido pela larva que consome determinada camada de tecido onde uma trilha característica é formada a qual, frequentemente, termina em uma câmara maior, usada para pupação (Hering, 1951).

Os redutores foliares compreendem as larvas das quatro principais ordens de insetos holometabólicos: Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Himenoptera (Hespenheide, 1991; Connor e Taverner 1997). A ordem Lepidoptera contém a esmagadora maioria de espécies redutoras foliares, mas diferentemente das outras ordens caracterizadas por múltiplas origens de taxa

relativamente derivados de formas consumidoras externas, o hábito de redução foliar nas lagartas provavelmente se originou uma vez e é uma característica primitiva dessa ordem (Connor e Taverner 1997).

3.5. Galhadores

Uma galha de artrópode é uma estrutura da planta atipicamente aumentada a qual é endofiticamente induzida por uma larva ou uma ninfa de artrópode e resulta na produção de certos tecidos ricos em nutrientes que por fim são consumidos. Galhas são estruturas tridimensionais, salientes, frequentemente endurecidas externamente e que podem ocorrer em qualquer órgão da planta, representando o controle metabólico da produção de tecido do hospedeiro por meio do pulgão, da ninfa hemipteróide ou da larva holometabólica encapsulados (Hori, 1992).

O hábito de vida dos galhadores originou-se independentemente muitas vezes em grupos diferentes, tais como pulgões tarsonemóides e eriofióides, várias linhagens de Thysanoptera, percevejos de laço, percevejos “spittle”, afídeos e estenorricos dentro dos Hemiptera, “besouros escavadores de madeira metálica”, “besouros de chifre comprido”, gorgulhos e “besouros de casca de árvore dentro dos Coleoptera; mosquitos-pólvora, moscas das frutas, moscas cloropídeas e varejeiras dentro dos Diptera; traças cecidosídeas, morfídeas, gelequiídeas e cosmopterigídeas em Lepidoptera; e vespas calcidoídeas e vespas de galha dentro dos Hymenoptera (Dreger-Jauffret e Shorthouse, 1992). Os insetos galhadores são altamente específicos quanto ao tecido e ao hospedeiro.

Embora cerca de 80% das galhas atuais ocorram em folhas (Mani, 1964), o registro fossilífero indica que as mais antigas que se tem conhecimento foram encontradas em caules ou pecíolos – representando um modo de alimentação antigo, arraigado em florestas pantanosas carboníferas do Pennsylvanian e mais provavelmente derivado de insetos escavadores (Labandeira e Phillips, 1996b; Labandeira, 1998a). Galhas fósseis são encontradas tanto em depósitos cujos restos vegetais encontram-se preservados como compressões, como naqueles em que estes estão

permineralizados (Larew, 1992) e raramente, se é que ocorre, podem ser achados no âmbar.

3.6. Predação de sementes

Os insetos predadores de sementes, tipicamente, penetram tecidos endurecidos para atingir as fontes alimentares alvo, particularmente o endosperma ou outros tecidos essenciais à sobrevivência esporofítica. Paleodictiopteróides têm sido reconhecidos como predadores de sementes do Paleozoico (Sharov, 1973), embora os predadores de semente de hoje incluam percevejos de semente, besouros de sementes, gorgulhos, vespas, traças, e muitos outros grupos (Gullan e Cranston, 2009).

3.7. Alimentação de fluídos superficiais

Enquanto os polinizadores consomem fluídos associados com flores e estão envolvidos na transferência de pólen, alimentadores de fluídos superficiais têm uma gama maior de fluídos embebidos que são produzidos pelas plantas e muitos não estão necessariamente envolvidos com polinização. Alimentos comuns para alimentadores de fluídos superficiais originam-se em todos os principais grupos de plantas vasculares e incluem os néctares florais (Opler, 1983) e os extraflorais, a seiva que flui de pontos inflingidos por insetos perfuradores-sugadores, o tecido subdermal exposto e os fluídos, os produtos de gutação de insetos sugadores de seiva (Setsuda, 1995).

Os tipos mais comuns de absorção de fluídos são o espongeamento sifoneamento em Lepidoptera e besouros (Barth, 1985), e várias combinações de lambimento, espongeamento e sifoneamento entre os Hymenoptera que possuem um aparelho maxilolabial (Jervis e Vilhelmsen, 2000). Os que se alimentam de fluídos superficiais são reconhecíveis com certeza até o Triássico Inferior, concomitante com a primitiva radiação dos Dipteranematóceros (Krzeminski, 1992).

A informalidade e simplicidade da denominação no registro fóssil das associações inseto-planta se manteve até 1996, com apenas três

denominações (Recorte - remoção de margem foliar; Ataque - remoção de limbo foliar e Marcas de oviposição), sendo adotada nova terminologia para a classificação de danos no paleozoico, a partir de Beck e Labandeira (1998):

- a) remoção de margem de ápice foliar;
- b) remoção cuspidada de margem;
- c) marcas pequenas com borda de tecido com reação lobada;
- d) marcas grandes com borda de tecido com reação angulosa;
- e) grandes remoções de limbo foliar;
- f) pequenas remoções circulares de limbo foliar;
- g) esqueletonização.

Alguns danos podem ser causados por fungos, bactérias e por outros invertebrados. Neste sentido, Labandeira e colaboradores publicaram em 2007 um Guia de Identificação de Tipos de Danos - com 150 DTs. OS DTs foram organizados em Grupos Funcionais Alimentares, os FFGs, documentados por Coulson e Witter (1984) e Jonhson e Lyon (1991). O Guia de Identificação de Tipos de Danos - DTs está subdividido em FFGs:

- 1 - CONSUMO ALIMENTAR FOLIAR EXTERNO;
 - Consumo alimentar do tipo ovóide;
 - Consumo alimentar de margem foliar;
 - Esqueletonização;
 - Consumo alimentar de superfície foliar (limbo);
- 2 - CONSUMO ALIMENTAR DO TIPO PICADOR - SUGADOR;
- 3 - GALHA;
- 4 - MINA;
- 5 – OVIPOSIÇÃO;
- 6 - PREDACÃO DE SEMENTE.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo geral:

Identificar vestígios de interação inseto-planta em vegetais fósseis da Formação Crato, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe.

4.2. Objetivos específicos

- Analisar vegetais fósseis das coleções científicas do Laboratório de Paleontologia da URCA e do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri em busca de ocorrências de vestígios de interação inseto-planta;
- Analisar qualitativamente os tipos de interação inseto-planta e classificá-las de acordo com o tipo de dano a planta.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. Material estudado

Para a realização deste trabalho foram utilizados fósseis depositados nas coleções científicas do Laboratório de Paleontologia da URCA e do Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri. Os fósseis da coleção do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri foram cedidos por empréstimo para esta pesquisa após uma visita realizada para triagem dos fósseis da reserva técnica do museu (Figura 6).

Foram analisados 56 espécimes de vegetais fósseis preservados em compressões calcárias provenientes da Formação Crato, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe. Os espécimes do Laboratório de Paleontologia da URCA estão catalogados com a sigla LPU e os espécimes do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri estão catalogados com a sigla MPSC. Seus respectivos números de coleção encontram-se relacionados na análise dos fósseis. Dentre os vegetais fósseis examinados, 22 são de Angiospermas (39,3%), 23 Gimnospermas (41,1%) e 11 são de Pteridófitas (19,6%). Antes de analisar o material foi necessária a preparação mecânica dos espécimes que ainda apresentavam rocha recobrindo a folha.

5.2. Análise do material

A análise das plantas fósseis foi realizada em estéreomicroscópio e lupas para caracterização dos tipos de danos, e por fotografias para constituir as imagens utilizadas no trabalho. A identificação dos tipos de interação inseto-planta foi realizada utilizando critérios de Beck e Labandeira (1998) e Labandeira et al. (2007) de interação com insetos, e classificados como: herbivoria exofítica, galhas, minas, oviposição e esqueletonização. Os tipos de interação aqui observados foram comparados com os DT's (tipos de danos) descritos por Labandeira et al. (2007).



Figura 6: Análise dos fósseis da coleção do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri.

No Laboratório de Paleontologia da URCA, os fósseis foram examinados usando-se lupa binocular de modo a identificar possíveis sinais de fitofagia. O material foi também analisado e fotografado no Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), com auxílio de câmera fotográfica e estereomicroscópio. Na análise dos fitofósseis foram usadas folhas de plantas atuais que apresentavam possíveis evidências de fitofagia para comparação com os tipos de interação verificados nos espécimes fósseis.

Para registro das fósseis foi utilizado um Estereoscópio Binocular Opton (Orsay, França) com aumento de 10X e câmera digital Canon EOS 60D (Tokio, Japão). A descrição dos espécimes foi realizada com base no Manual of Leaf Architecture (Ellis et al., 2009), pois todos os espécimes se tratam de ramos com folhas ou folhas isoladas.

6. RESULTADOS

Dos fósseis analisados, dezenove apresentaram algum tipo de interação inseto-planta. Os tipos de danos identificados nos vegetais fósseis da Formação Crato se enquadram em quatro grupos funcionais de alimentação: herbivoria, galha, oviposição, mina e esqueletonização. Essas interações ocorrem nos três grupos de plantas fósseis estudados aqui: pteridófitas, gimnospermas e angiospermas. De acordo com o gráfico (Figura 7) pode-se observar que cinco espécimes de pteridófitas analisadas apresentaram algum tipo de interação e seis espécimes classificados como gimnospermas e nove espécimes classificados como angiospermas também apresentaram algum tipo de interação. Tais interações foram detalhadas nos subitens abaixo.

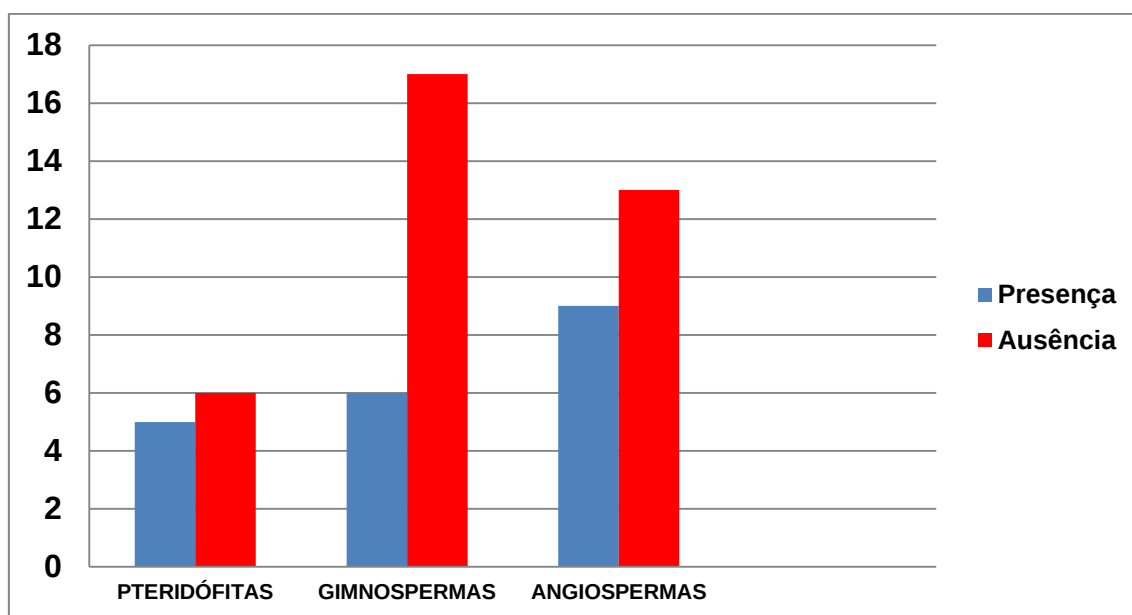


Figura 7: Total de fósseis analisados mostrando presença e ausência de interação nos fósseis de pteridófitas, gimnospermas e angiospermas.

6.1. Pteridófitas

As Pteridófitas representam o grupo menos diversificado da Bacia do Araripe, mas demonstra ter um grande potencial para preservação de interação inseto-planta. Dos onze espécimes analisados, seis apresentaram algum tipo de interação. Essas interações foram herbivoria, galha e oviposição. No

espécime LPU 252, um ramo foliar de *Ruffordia goeppertii* (Dunker) Seward, medindo 110,02 mm de comprimento e 50,05 mm de largura, foi observado herbivoria de margem foliar (DT 12), com 1,0 mm cada DT que acompanha o tamanho das folhas (Fig. 8, 1-2). *R. goeppertii* é uma pteridófito relativamente pequena com rizomas prolongados e folhas parcialmente dimórficas e com formato deltoide (Mohr et al., 2015).

MPSC 645 é um espécime semelhante a *R. goeppertii* da Formação Crato, mas difere desta quanto ao formato (romboidal) e a consistência, que em MPSC 645 é coriácea, além de outras características como a venação ausente. Este espécime apresenta os DT's 12 e 81, ou seja, herbivoria de margem foliar (Fig. 8, 3-4).

Outro ramo foliar de *R. goeppertii* (LPU 1030), medindo 64,68 mm de comprimento e 29,18 mm de largura, apresenta evidências de herbivoria de margem foliar com pequenas excisões circulares presentes em diferentes folhas do ramo, que chegam a medir de 0,3–1,2 mm e são similares a DT12 (Fig. 8, 5-6). Neste espécime foi observado um novo tipo de dano. São três marcas arredondadas com cerca de 0,5 x 0,5 mm de diâmetro, orientadas na margem da folha fértil de *R. goeppertii* (Fig. 8, 7).

No espécime MPSC 1765 de *R. goeppertii*, medindo 130,94 mm de comprimento e 57,92 mm de largura, apresenta marcas de herbivoria no ápice da maioria das folhas. O tamanho da herbivoria encontrado nesse espécime varia de 1,30 mm a 4,45 mm, similares aos DT's 12 e 81 (Fig. 8, 8-9). MPSC 653 também é um espécime de *R. goeppertii* e mede 32,49 mm de comprimento e 16,19 mm largura, com a presença de galhas e oviposição de insetos.

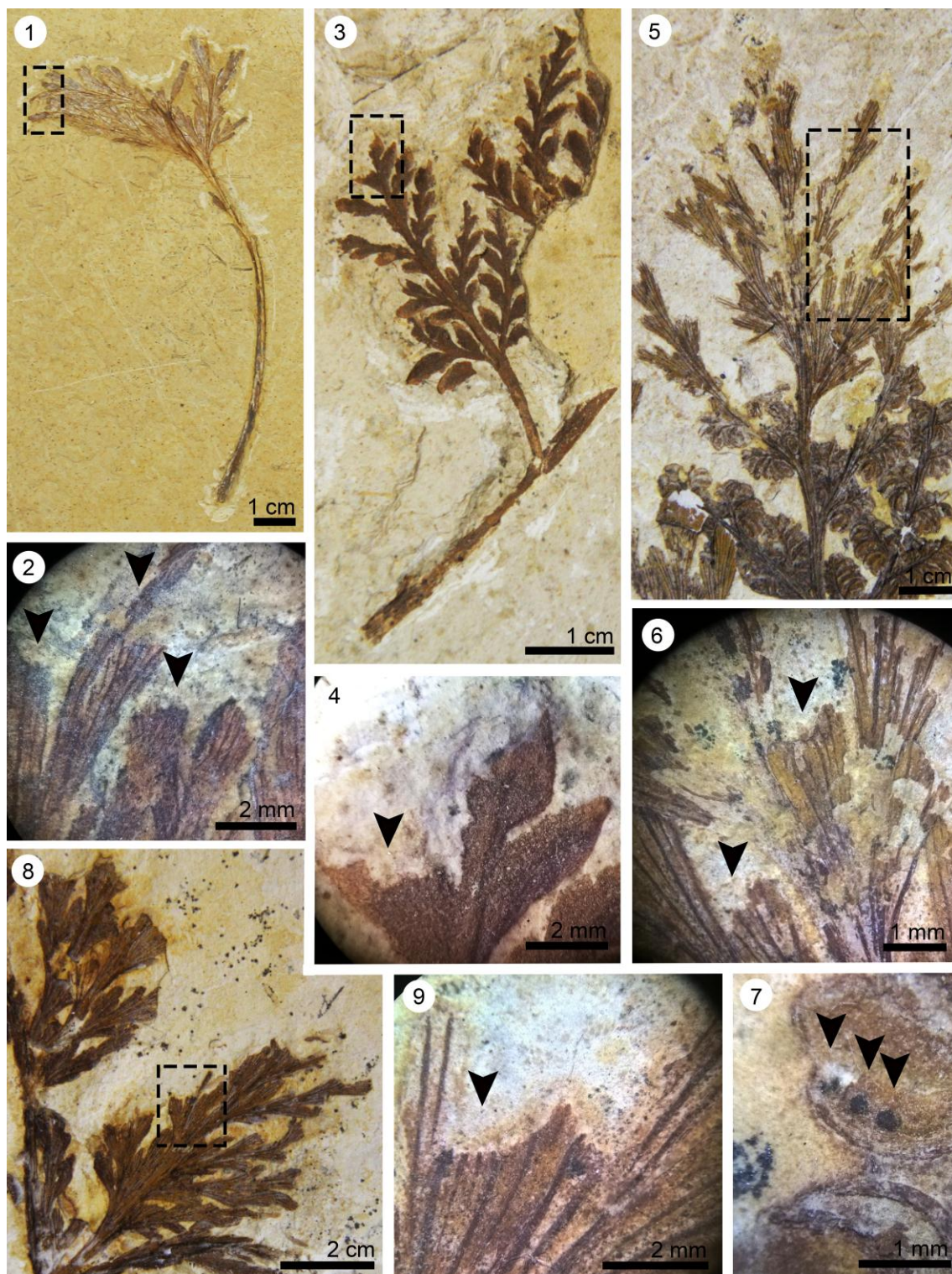


Figura 8: Espécimes de pteridófitas com presença de interação inseto-plantas: 1) Espécime LPU 252, o tracejado marca a área onde se encontra a interação; 2) Detalhe de LPU 252 evidenciando a herbivoria de margem foliar; 3) Espécime LPU 645, o tracejado mostra a área com interação; 4) Detalhe de LPU 645 mostrando a herbivoria na margem da folha; 5) Espécime LPU 1030 com a área marcada mostrando onde se encontra a interação; 6) Detalhe de LPU 1030, a seta aponta a herbivoria no ápice da folha; 7) Detalhe de LPU 1030, as setas mostram uma nova ocorrência de DT; 8) Espécime MPSC 1765, o tracejado marca a área onde se encontra a interação; 9) Detalhe de MPSC 1765, a seta mostra a herbivoria na margem foliar.

6.2. Gimnospermas

O grupo mais diversificado da Bacia do Araripe é o das gimnospermas, cerca de 60% da paleoflora da Formação Crato é composta por este grupo de plantas. Dos vinte e três espécimes analisados, apenas seis apresentaram interação inseto-plantas. O espécime LPU 188 é uma folha coriácea isolada, associada às Gnetales com 34,38 mm de comprimento e 12,64 mm de largura. A folha é oblanceolada de base aguda e ápice aparentemente arredondado, pois ele está parcialmente preservado por ter ocorrido a remoção do limbo foliar devido a interação. Assim, neste espécime foi encontrada a evidência de alimentação de margem foliar similar a DT13. Apresenta extração contínua de lâmina foliar no ápice da folha, com a presença de tecido de reação claramente definido por um contorno mais escurecido ao longo da margem. O exemplar apresenta pequena excisão de 3,61 mm de largura que vai do ápice para o meio da folha com 3,95 mm de comprimento (Fig. 9, 1). Outro espécime associado à Gnetales (LPU 902) trata-se de uma folha isolada, medindo 52,35 mm de comprimento e 18,27 mm de largura. A base e o ápice estão ausentes na folha estreito-elíptica, mas é possível observar a presença de aproximadamente 21 nervuras paralelas com algumas nervuras transversais às primárias. Este espécime apresenta marcas de esqueletonização entre as nervuras do limbo, similar a DT23 (Fig. 9, 2-3).

O espécime LPU 901 é uma folha isolada, possivelmente de Gnetales, com 79,19 mm de comprimento e 22,7 mm de largura com nervuras paralelinérveas. A folha é oblanceolada, de base aguda e ápice obtuso, com limbo aparentemente coriáceo. Este espécime apresenta dois tipos de herbivoria: evidência de alimentação de margem foliar (DT15) e atividade alimentar de ápice foliar (DT13). Quanto ao DT15 foi observada uma excisão de margem foliar que se expande para o interior da folha. Quanto ao DT13 foi observada herbivoria de ápice foliar com tecido de reação evidente na área atacada pelo inseto. Apresenta esqueletonização similar ao DT23. A esqueletonização é caracterizada pela remoção de tecido foliar entre venação (Fig. 9, 4).

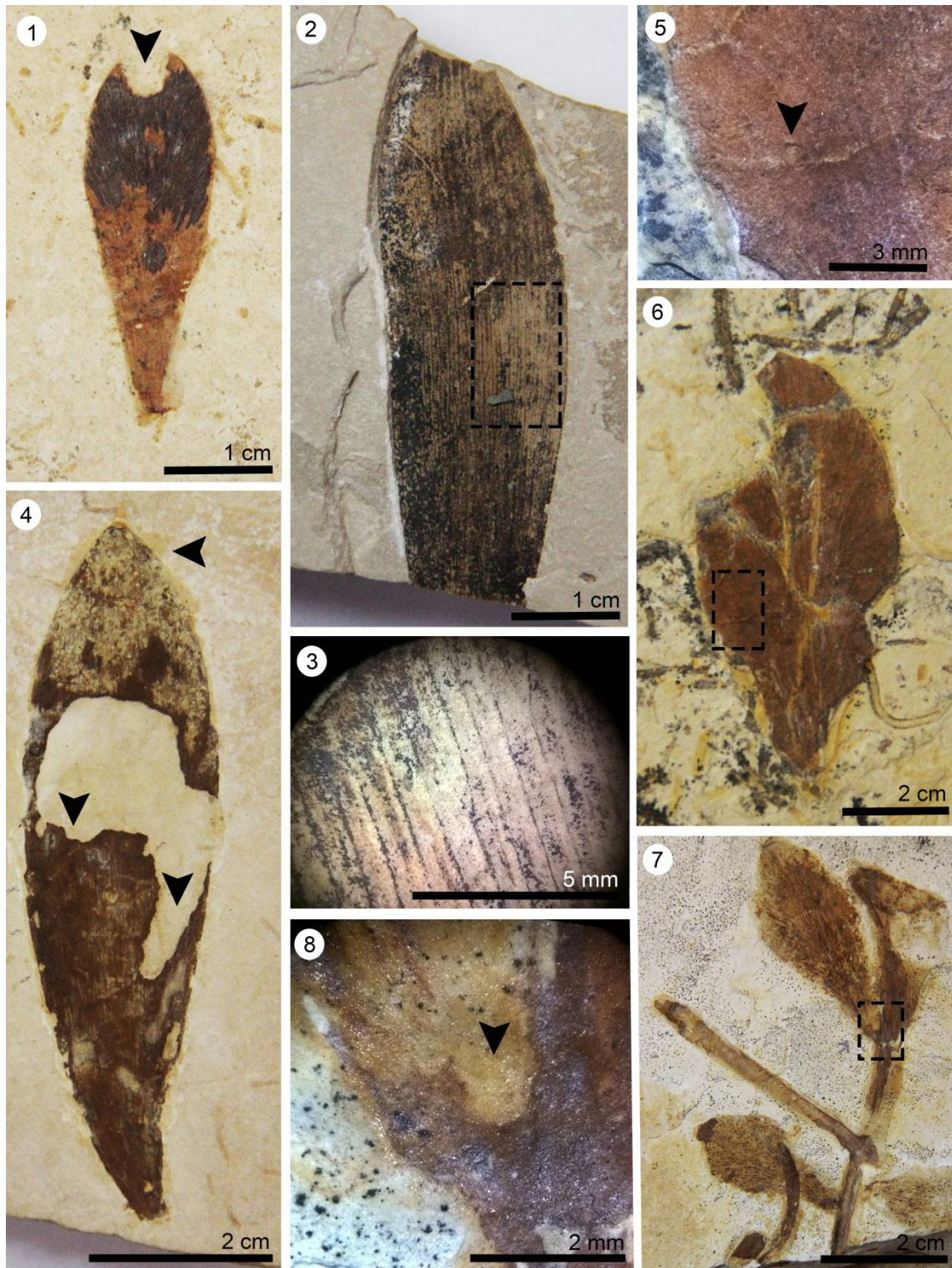


Figura 9: Espécimes de gimnospermas com presença de interação inseto-planta: 1) Espécime LPU 188, seta mostra herbivoria de margem foliar no ápice da folha; 2) LPU 902, a área marcada indica a ocorrência de interação; 3) LPU 902, detalhe da esqueletonização; 4) LPU 901, a seta para o lado mostra a área com esqueletonização e as setas para baixo mostram a herbivoria de margem foliar; 5) Detalhe de LPU 900, mostrando presença de galha; 6) LPU 900 com a área marcada mostrando o local da interação; 7) MPSC 2130, área marcada mostra o local de interação; 8) MPSC 2130, seta mostra pequena excisão circular na base da folha.

Uma folha coriácea (LPU 900) medindo 33,41 mm de comprimento e 16,43 mm de largura possui base aguda e ápice obtuso, com nervuras primárias partindo da base até o ápice. Neste espécime foi observada a presença de galha no limbo, medindo 1,0 mm de diâmetro, semelhante ao DT117 (Fig. 9, 5-6). MPSC 2130 também está relacionado às Gnetales e trata-se de um ramo foliar com quatro folhas. Todas as folhas apresentam nervuras paralelinérveas, base aguda e ápice cuneado. Em apenas uma das folhas (77,87 mm de comprimento e 56,71 mm de largura) foi observado registro de interação na base do limbo: uma pequena excisão circular na base da folha medindo 2,12 mm, similar ao DT13 (Fig. 9, 7-8). Folha isolada de Gnetales medindo 24,27 mm de comprimento e 11,75 mm de largura (MPSC 640) apresenta três galhas de inseto dispostas nas regiões intervenais da parte mediana folha, similar a DT33.

6.3. Angiospermas

As angiospermas representam o registro mais conhecido e bem descrito da paleoflora da Formação Crato e se destaca no cenário mundial por apresentarem excelente preservação, com estruturas floríferas conectadas a partes vegetativas. Além disso, são conhecidos inúmeros espécimes foliares, que são os mais propensos para a ocorrência de interações inseto-plantas. O espécime MPSC 2400, por exemplo, é uma folha isolada de monocotiledônea da família Smilacaceae com 42,62 mm de comprimento e 23,09 mm de largura. Este exemplar corresponde à espécie *Cratosmilax jacksoni* Lima, Saraiva, Silva, Bantim e Sayão (2014), uma folha simples, ovalada, com ápice agudo, de margem inteira, peciolada e composta por um padrão de nervuras reticuladas. Neste espécime foi encontrada a evidência de quatro galhas de insetos (DT32) de formato circular dispostas nas regiões intervenais de veias secundárias da lamina foliar, não estando presente nas veias principais. Essas galhas possuem um tamanho que varia de 0,30 mm a 0,70 mm de diâmetro (Fig. 10, 1-2).

LPU 230 trata-se de um ramo foliar de angiosperma com três folhas. As folhas são simples, alternas e pecioladas. A primeira folha mede 17,56 mm de

comprimento e 10,46 mm de largura, a segunda mede 23,67 mm de comprimento e 14,42 mm de largura, e a terceira mede 13,13 mm de comprimento e 6,91 mm de largura. Este espécime apresenta herbivoria no pecíolo similar a DT143. Além disso, apresenta herbivoria de margem foliar na segunda folha, também similar a DT143 (Fig. 10, 3-5). O espécime MPSC 1090 é uma folha isolada de *Klitzchophyllites flabellatus* Mohr, Bernardes-de-Oliveira, Barale e Ouaja (2006), com eixo, sem nós e entrenós preservados, que suporta uma folha flabelada terminal de margem serrada e dentículos marginais. Esta folha mede 29,96 mm de comprimento e 33,89 mm de largura e está relacionada com uma das plantas aquáticas da Formação Crato. O espécime apresenta evidência de galha de inseto dispostas entre veias, similar a DT116 (Fig. 10, 6-7).

Um dos espécimes analisados de angiospermas é uma folha isolada de *Jaguariba wiersemaniana* Coiffard, Mohr e Bernardes-de-Oliveira (2013) (LPU 1236) que está parcialmente preservada, com 30 mm de comprimento e 9,2 mm de largura. Essa planta é um membro das Nymphaeaceae e apresenta uma morfologia adaptada para ambientes aquáticos. A folha é simples, sem o pecíolo preservado, aparentemente decorrente e nervura reticulada. Entre as nervuras foram encontrados dois tipos de minas de insetos. O primeiro tipo de mina é similar a DT90, com seis minas medindo entre 4,5 mm e 7 mm, distribuídas ao longo de todas as porções da folha. O segundo tipo encontrado é similar a DT66, sendo duas minas subesféricas, medindo 0,8 mm a 1,2 mm, situadas na base do limbo. Além disso, ocorre esqueletonização que é semelhante a DT17 (Fig. 10, 8).

Folha isolada relacionada com *Schenkeriophyllum glanduliferum* Mohr, Coiffard e Bernardes-de-Oliveira (2013) (LPU 186), com 33,87 mm de comprimento e 12,8 mm de largura. É oblonga, com nervuras reticuladas e pecíolo preservado. A nervura principal apresenta cinco oviposições de formato ovoide. Estas oviposições estão dispostas linearmente ao longo da veia principal, similar a DT72. Todos os ovos foram depositados sobre a superfície foliar, sem apresentar perfurações ou outros danos morfológicos. O tamanho das oviposições varia de 0,78 mm a 1,50 mm (Fig. 10, 9-10). MPSC 1218 é uma folha isolada de angiosperma relacionada com a família Araceae medindo 94,50 mm de comprimento e 32,40 mm de largura. Apresenta pecíolo, ápice

agudo, base decorrente, formato elíptico e venação reticulada. Este espécime apresenta herbivoria de margem foliar, na margem esquerda da folha, caracterizada por uma pequena excisão de 1,63 mm, similar a DT142 (Fig. 10, 11-12).

MPSC 641 é uma folha composta mais relacionada com as angiospermas, medindo 35,76 mm de comprimento e 30,68 mm de largura ao todo. Apresenta sete folíolos, opostos dísticos com aparência coriácea. Nestes folíolos foi encontrada a evidência de alimentação de margem foliar sem tecido de reação, similar a DT131. As evidências de interação estão preservadas na margem direita dos folíolos. Duas pequenas excisões de formato circular medem aproximadamente 2,8–3,2 mm de diâmetro (Fig. 10, 13). Outro espécime de *K. flabellatus* (MPSC 1179), que também é uma folha isolada, e mede 20,59 mm de comprimento e 24,98 mm de largura, apresenta sete perfurações na região medial da lamina foliar. Cada perfuração mede aproximadamente 1 mm de diâmetro e corresponde a galhas semelhante ao DT128 (Fig. 10, 14-15).

A tabela 1 mostra os tipos de danos identificados em todos os espécimes fósseis analisados que pertencem a Formação Crato, com base em Labandeira et al. (2007). Alguns desses fósseis não apresentaram evidência de interação inseto-planta, mas estão listados na tabela como uma informação de ausência de interação. Isso mostra que nem todos os fósseis de vegetais da Formação Crato obrigatoriamente apresentam algum tipo de interação inseto-planta.

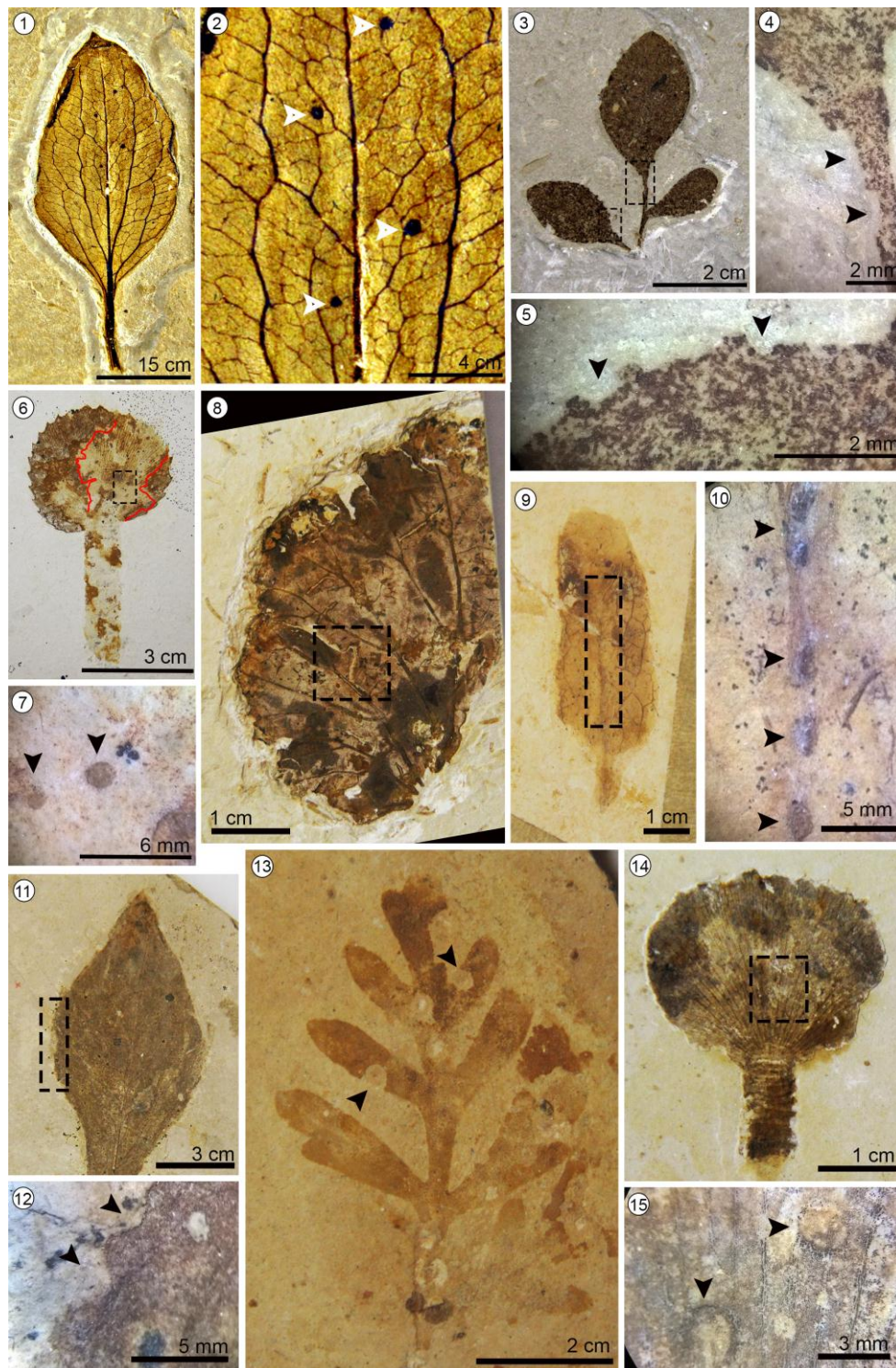


Figura 10: Espécimes de angiospermas com presença de interação inseto-planta: 1) Espécime MPSC 2400, folha inteira; 2) MPSC 2400, as setas mostram a ocorrência de interação; 3) Espécime LPU 230, o tracejado mostra a área com interação; 4) LPU 230, setas mostram interação no pecíolo; 5) LPU 230, setas mostram interação na margem foliar; 6) Espécime MPSC 1090, o tracejado vermelho mostra a área com esqueletonização; 7) Setas apontam a ocorrência de interação em MPSC 1090; 8) Espécime LPU 1236, tracejado mostra a área onde ocorre interação; 9) Espécime LPU 186, área tracejada mostra a ocorrência de interação; 10) Detalhe da interação em LPU 186; 11) Espécime MPSC 1218, área tracejada mostra a ocorrência de interação; 12) Detalhe de MPSC 1218 onde as setas mostram o local da interação; 13) Espécime MPSC 641, setas indicam a interação; 14) Espécime MPSC 1179, área tracejada mostra a ocorrência de interação; 15) Detalhe de MPSC 1179, setas mostram a interação.

Tabela 01. Tipos de danos identificados em cada espécime de planta fóssil estudada.

SIGLA/TOMBO	IDENTIFICAÇÃO DO DANO	TIPOS DE DANOS
LPU 188	Herbivoria de ápice foliar	DT 13 (HAF)
LPU 509	Não apresenta interação	
LPU 186 A e B	Cinco oviposições na veia principal	DT 72 (OVI)
LPU 252 A e B	Não apresenta	
LPU 902	Esqueletonização	DT 23 (ESQ)
LPU 900	Galhas	DT 117 (GAL)
LPU 230	Herbivoria de margem foliar	DT 143 (HMF)
LPU 899	Não apresenta interação	
LPU 224	Herbivoria de ápice foliar	DT 12 (HAP)
LPU 1040	Não apresenta interação	
LPU 901	Herbivoria de ápice foliar Esqueletonização Herbivoria de margem foliar	DT 13 (HAF), DT 15 (HMF), DT 23 (ESQ)
LPU 213	Não apresenta interação	
LPU 0019	Não apresenta interação	
LPU 1265	Não apresenta interação	
LPU 339	Não apresenta interação	
LPU 226	Não apresenta interação	
LPU 1057	Não apresenta interação	
LPU 192	Não apresenta interação	
LPU 191	Não apresenta interação	
MPSC 1525	Não apresenta interação	
MPSC 254	Não apresenta interação	
LPU 508	Não apresenta interação	
LPU 253	Não apresenta interação	
LPU 215	Não apresenta interação	
LPU 1030	Herbivoria de margem foliar similar a oviposição	DT 12 (HMF), DT NOVO
LPU 0011	Não apresenta interação	
MPSC 1420	Não apresenta interação	
MPSC 1090	Galhas entre veias	DT116 (GAL)
MPSC 640	Mina Galha	DT90 (MIN) DT33 (GAL)
MPSC 794	Não apresenta interação	
MPSC 718	Não apresenta interação	

MPSC 1241	Não apresenta interação	
MPSC 214	Não apresenta interação	
LPU 1042	Não apresenta interação	
LPU 1007	Não apresenta interação	
LPU 215	Não apresenta interação	
LPU 225	Não apresenta interação	
LPU 243	Não apresenta interação	
LPU 2907	Não apresenta interação	
LPU 305	Não apresenta interação	
LPU 312	Não apresenta interação	
LPU 213	Não apresenta interação	
LPU 215	Não apresenta interação	
MPSC 1179	Perfurações	DT53 (PER)
MPSC 1765	Herbivoria de margem foliar	DT12 (HMF)
		DT81 (HMF)
MPSC 653	Galhas entre venação	DT122 (GAL)
	Oviposição	DT101 (OVI)
MPSC1218	Herbivoria de margem foliar	DT142 (HMF)
MPSC 2130	Herbivoria de margem foliar	DT13 (HMF)
MPSC 1265	Não apresenta interação	
MPSC 645	Herbivoria de ápice foliar	DT12 (HAF)
	Herbivoria de margem foliar	DT 81 (HMF)
MPSC 2422	Não apresenta interação	
MPSC 1486	Não apresenta interação	
MPSC 647	Não apresenta interação	
MPSC 641	Herbivoria de margem foliar	DT13 (HMF)
MPSC 2400	Galhas sobre veias secundárias	DT32 (GAL)

Embora as interações tenham ocorrido em todos os grupos analisados (pteridófitas, angiospermas e gimnospermas), algumas interações foram específicas de determinados grupos, como mostra o gráfico (Figura 11). A maior ocorrência de interação nos três grupos analisados foi a herbivoria, e depois a ocorrência de galha. Deve-se considerar que alguns espécimes apresentavam mais de um tipo de interação.

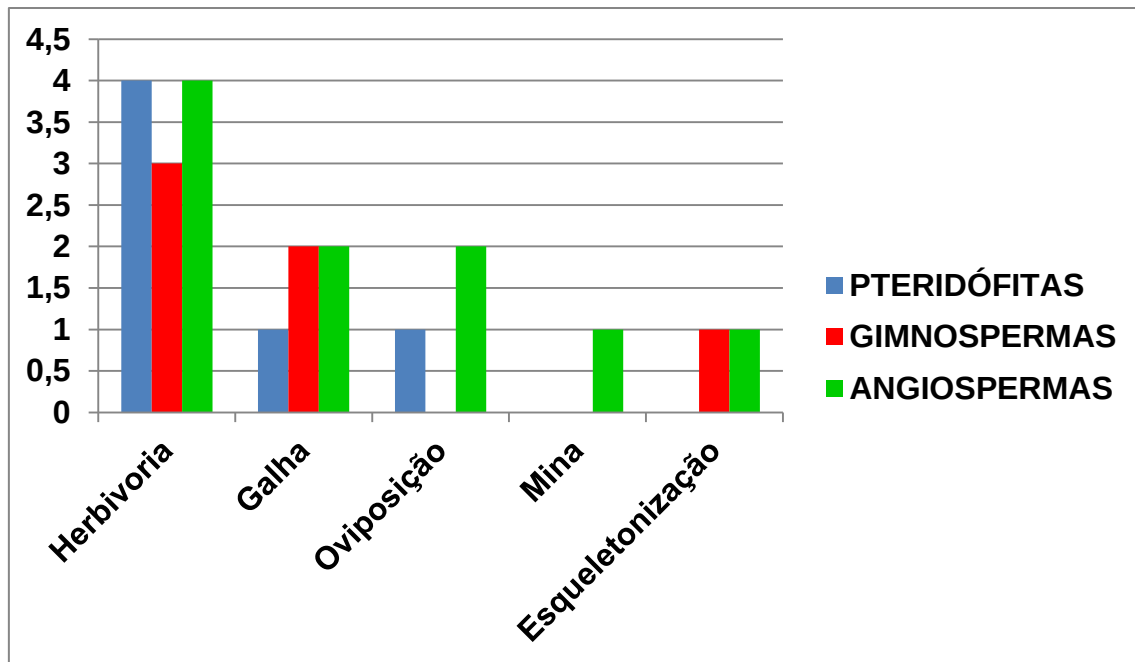


Figura 11: Tipos de danos encontrados nos diferentes grupos de plantas analisados (pteridófitas, gimnospermas e angiospermas).

7. DISCUSSÃO

A preservação de folhas fósseis da Formação Crato é excepcional, o que torna o estudo de interação inseto-plantas nesses fósseis mais necessário. A maior ocorrência de interação nos fósseis analisados neste trabalho foi a herbivoria. Pode-se considerar este índice alto, pois do pequeno número de espécimes foliares disponíveis para estudo (56 espécimes no total), foram encontradas 11 evidências de herbivoria. Galha foi o segundo tipo de dano mais encontrado nesses fósseis (5 no total). Enquanto que as minas foram encontradas apenas nas angiospermas. Este é o primeiro trabalho feito para a Bacia do Araripe que analisa a ocorrência de interação inseto-plantas em uma quantidade expressiva de fósseis e que utiliza espécimes não só de angiospermas, mas de pteridófitas e gimnospermas.

Embora seja difícil a correlação entre a folha com interação e o organismo causador do dano, contudo, é possível fazer inferências sobre essa questão, baseado em observações feitas em plantas e insetos atuais. Essa situação mostra claramente que o tipo de estrutura morfológica desses animais é adaptado para um tipo específico de interação inseto-plantas. Dessa forma, pode-se relacionar os morfotipos de DT's de alimentação de margem foliar a algumas ordens de insetos como Orthoptera, Lepidoptera, Dermaptera, Isoptera, Coleoptera e Blattodea, todos descritos para a Formação Crato (Grimaldi, 1991; Martins-Neto, 2005). Galhas e oviposições a Neuroptera, Diptera, Hymenoptera e Hemiptera (Grimaldi, 1991). As minas a Coleopteros, Dipteros e Hymenopterios (Grimaldi, 1991). Isso será detalhado adiante.

A ocorrência de vegetais fósseis da Formação Crato apresentando evidências de interação inseto-plantas já foi registrada anteriormente nos trabalhos de Braz et al. (2011) e Xavier et al. (2014), onde ambos os trabalhos utilizaram angiospermas fósseis. Braz et al. (2011) registrou a ocorrência de galhas, registro de oviposição de insetos, herbivoria foliar, esqueletonização de folhas e minas e Xavier et al. (2014) registrou ocorrência de oviposição em uma planta relacionada a Poales. Todos estes tipos de danos também foram descritos no presente trabalho.

Uma ampla variedade de padrões de interações pode ser observada com base na distribuição dos tipos de DT's na paleoflora da Formação Crato.

Avaliando as interações identificadas a nível de grupo vegetal, nota-se que as angiospermas apresentaram uma maior variedade de interações, com a maior quantidade e sendo o único grupo a apresentar tipos de DT's de todos os grupos funcionais de alimentação. Nas angiospermas foram observados, nove morfotipos de DT's. As gimnospermas, mesmo compondo o grupo dominante no Cretáceo da Bacia do Araripe, é o grupo com a maior quantidade de espécimes analisados, mas com o menor percentual de espécimes com interação inseto-planta, sendo apenas 5 morfotipos de DT's de três grupos funcionais. As pteridófitas constituíram o grupo com a menor diversidade de morfotipos DT's identificados. Esse grupo apresentou apenas 2 tipos, relacionados a herbivoria de margem foliar, porém mais de 50% de seus espécimes apresentaram danos, evidenciando uma alta taxa de herbivoria nesse grupo, principalmente em *Ruffordia goeppertii*.

De todos os tipos de interação identificados neste trabalho, o de maior frequência foi a herbivoria (consumo de folhas). Essa interação foi observada em espécimes de angiospermas, gimnospermas e com maior intensidade em pteridófitas. A herbivoria variou tanto no tipo de folha atacada quanto nas formas dos danos deixados na folha. Essa interação foi desde herbivoria de ápice foliar à herbivoria de margem foliar, com a intensidade da herbivoria variando de pequena a intensa. Este tipo de interação foi relatado para a Bacia do Araripe por Braz et al. (2011), com a identificação de sinais desse dano em angiospermas da Formação Crato. Neste trabalho, os autores observaram alguns DT's de alimentação de margem foliar também descritos no presente trabalho (DT12 e DT13), idênticos a estruturas de alimentação observados no espécime LPU 1218. Ding et al. (2015), registraram marcas de alimentação de margem foliar em *Podozamites lanceolatus* da Formação Jiulongshan, Jurássico da Mongólia. Essas marcas de herbivoria são idênticas as encontradas no espécime LPU 188, que está relacionado com as gnetales. Este tipo de interação pode estar associado a presença de insetos das ordens Orthoptera, que são bem representados na Formação Crato.

As oviposições observadas no material estudado apresentam formato diferente das oviposições observadas por Xavier et al. (2014), porém, são maiores quando comparadas as descritas por esses autores. O registro de oviposição descrito aqui, aponta ovos de formato circular com tamanhos entre

0,78 mm a 1,50 mm, enquanto que as oviposições observadas por Xavier et al. (2014) apresentam formato alongado e em média 1 mm de comprimento. Ovos de insetos podem variar em tamanho, forma, ornamentação, estrutura da casca e sistema de aeração (Hintom, 1981). Também foi registrado outro tipo de oviposição (DT136) no espécime MPSC 640, totalizando dois tipos de oviposições registradas para a Formação. Este último também de formato circular. As oviposições presentes em LPU 186 encontram-se dispostas enfileiradas sobre a veia principal, também diferindo em tamanho. Como exemplos de registros desse tipo de interação inseto-plantas para o Mesozoico podemos citar oviposições descritas para o Cretáceo da Bacia de Rajmahal na Índia (Banerji, 2004), na Formação Molteno, Triássico da África do Sul (Scott et al., 2004) e na Formação Lunz, Triássico da Áustria. Também no Triássico, Gnaedinger et al. (2013) relataram o primeiro registro de cicatrizes de oviposição de inseto da América do Sul. No Brasil, Adami-Rodrigues et al. (2004) registraram a presença de oviposição na flora do Permiano da Bacia do Paraná. Oviposições e galhas podem ser causadas por insetos das Ordens Neuroptera, Diptera, Hymenoptera e, principalmente, Hemiptera, também encontrados abundantemente na Formação Crato (Grimaldi, 1991).

Dentre os tipos de interação inseto-plantas descritos neste trabalho, o segundo mais representativo é a presença de galhas de insetos. Essas estruturas usadas para obter recursos como proteção e alimento, são induzidas em qualquer parte da planta (Hori, 1992). O registro desse tipo de interação é documentado a partir do Paleozoico, como citam Labandeira e Philips (1996), que identificaram a presença de galhas de inseto em samambaias da Formação Mattoon, Bacia de Illinois (Carbonífero). As formas de galhas aqui descritas são de formato circular, assim como na maioria dos tipos definidos por Labandeira et al (2007). Para a Bacia do Araripe, Braz et al. (2011) citam pela primeira vez o registro de galhas de insetos em folhas de angiospermas na Formação Crato. Estas galhas estão dispostas na superfície foliar e apresentam em média 0,5 mm, semelhantes as aqui descritas (espécimes MPSC 2400 e LPU 900), que variam de 0,30 mm a 0,70 mm. A ocorrência de galhas em fósseis de vegetais do Cretáceo é comum (Banerji, 2004, Krassilov 2007) e a ocorrência de galhas em vários tipos de fósseis da Formação Crato corrobora com esta ideia. Segundo Banerji (2004), as galhas são geralmente

induzidas por Diptera (Cecidomyiidae) e Hymenoptera (Pteromalidae) em plantas atuais. Estes insetos formavam a paleoentomofauna da Formação Crato e são os prováveis causadores das formas de galhas aqui descritas.

Segundo Herrera e Pellmyr (2002), minas são pequenos túneis escavados por larvas, deixando a trilha impressa na superfície foliar. A presença dessas estruturas também é relatada neste trabalho. Braz et al. (2011) citam a presença de minas (DT41) em folhas Ninfaleanas da Formação Crato. A mina descrita por estes autores mede 145 mm e apresenta trajetória retilínea ou serpentiforme e conectando-se em alguns pontos. O espécime LPU 1236 apresenta um tipo de mina similar a descrita por Braz et al. (2011). São identificadas pelo menos seis estruturas retilíneas, e as vezes curvas, dispostas aleatoriamente na superfície foliar, medindo entre 4,9 mm e 9,2 mm. Os insetos minadores pertencem a quatro ordens (Coleoptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera) que são encontradas na Formação Crato (Grimaldi, 1991, Martins-Neto, 2005), e que se alimentam do tecido interno da folha (Gillot, 2005). Na maioria das vezes há uma relação específica entre planta e inseto (Herrera e Pellmyr, 2002). Minas de insetos no Cretáceo também são relatadas em angiospermas da flora fóssil de Israel por Krassilov (2007), que observou minas circulares e serpentiformes. O registro de minas fósseis e galhas são potencialmente significativos para uma melhor compreensão da coevolução entre plantas e insetos (Krassilov, 2007). As minas ainda podem apresentar formas variadas induzidas por um mesmo organismo, dependendo da planta hospedeira (McLoughlin, 2011). Minas e galhas podem ser associadas principalmente a insetos representantes das ordens Diptera e Lepidoptera (Krassilov, 2007).

O tipo de interação menos frequente nos fósseis da Formação Crato foi a esqueletonização. Este tipo de interação foi relatado por Braz et al. (2009) em folhas de angiospermas da Formação Crato e identificadas como DT16. O tipo aqui identificado apresenta múltiplos traços paralelos e retilíneos, próximo ao ápice foliar de uma folha isolada de angiosperma, identificado como esqueletonização do tipo DT23. A pouca ocorrência desse tipo de dano, pode ser justificado pela difícil visualização dessa interação que pode ser confundida com o desgaste do fóssil que ocorre durante a coleta, preparação ou diagênese sofrida pela rocha.

Uma análise dos tipos de interação observados indica um predomínio da alimentação de margem foliar. Este está presente nos três grupos de plantas analisados, com destaque para os DT's 12 e 13 que aparecem com maior frequência, principalmente, em pteridófitas e gimnospermas. Isso pode ter ocorrido devido ao número maior de ordens de insetos presentes na Formação Crato que apresentavam este tipo de alimentação específico, como por exemplo, os Ortópteros, que são os mais abundantes nesta paleoentomofauna (Menon e Martill, 2007). Outro tipo de grupo funcional que mostrou grande frequência entre os grupos vegetais analisados foram as galhas de insetos. Este fato também pode ser atribuída a grande quantidade de insetos galhadores presentes na Formação Crato, com destaque para insetos Hemipteros, que representam uma das ordens com maior ocorrência na Formação Crato (Mennon e Martill, 2007), podendo também ser associadas a insetos das ordens Neuroptera, Diptera, Hymenoptera (Grimaldi, 1991).

No geral, percebe-se uma grande disponibilidade de recursos alimentares para insetos herbívoros e uma possível vulnerabilidade de algumas plantas atacadas por insetos, principalmente angiospermas, que apresentam a maior diversidade de morfotipos de DT's. Este fato pode representar um maior nível de especificidade de alguns grupos de insetos com esse grupo de plantas. Essa diversidade de interações encontrada pode estar relacionada ao fato da diversificação deste grupo ter ocorrido durante o Cretáceo (Mohr e Friis, 2000). Pode ser esse o passo importante na coevolução desses organismos que passaram a ser mais abundantes e diversificados (Labandeira, 1994). Essa condição pode ser a responsável pelo aumento dos tipos de danos causados as plantas, provocando, assim, mudanças ecológicas no ambiente (Dimichele, 1992).

As gimnospermas analisadas por Ding et al. 2015 aparentemente não apresentavam defesas químicas como as documentadas para as folhagens modernas, diferente do que ocorre na Formação Crato em que este grupo apresentou uma baixa taxa de interações. Essa situação levanta a possibilidade de que os espécimes representantes das Gimnospermas tinham mecanismos de defesa eficazes contra insetos herbívoros. Com base na intensidade e nos morfotipos de DT's, as pteridófitas foram preferencialmente consumidas por herbívoros, principalmente a espécie *Ruffordia goepertii*. Esses

tipos de danos causados por insetos herbívoros, tanto nas pteridófitas quanto em espécimes de outros grupos vegetais podem ser associados a insetos que apresentam aparelho bucal mastigador, como Orthoptera, Lepidoptera, Dermaptera, Isoptera, Coleoptera e Blattodea, todos descritos na Formação Crato (Grimaldi, 1991; Martins-Neto, 2005). Atualmente grande maioria das pteridófitas possuem defesas químicas contra o ataque de insetos forrageadores (Coutinho et al., 2013). Provavelmente essas defesas ainda não se encontravam nesse grupo de plantas que se estabeleceram no Cretáceo e chegaram até o Holoceno (Schneider et al., 2004).

8. CONCLUSÃO

A excepcional qualidade de preservação de plantas com caules articulados a ramo foliares, detalhes morfológicos de artrópodes completos, bem como traços de atividade alimentar, indicam que os espécimes observados não foram transportados por grandes distâncias da área de seu habitat até a área de deposição. A preservação de detalhes das folhas e das interações indicam também uma deposição rápida. A grande abundância de espécimes e espécies de plantas e insetos apontam para a existência de um ecossistema rico e de composição variada durante o Cretáceo Inferior que deixou restos preservados nos calcários laminados da Formação Crato.

Aqui, são registradas novas interações inseto-planta para a Formação Crato, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, contribuindo com o aprofundamento do conhecimento de dados já existentes, e acrescentando registros inéditos para esta bacia. Foi registrada uma variedade de tipos de danos (DT), que ocorreram em todos os grupos vegetais analisados, com maior representatividade em angiospermas.

Ficou evidente a relação existente entre insetos herbívoros e DT's de alimentação de margem foliar, pelo fato de abundância nos dois casos. Dos danos observados, herbivoria e galhas mostraram a maior ocorrência, indicando um grande número de herbívoros generalistas (para herbivoria) e especialistas (para as galhas). A alta taxa de herbivoria em pteridófitas, principalmente em *Ruffordia goeppertii*, pode ser associada a insetos hymenopteros da Formação Crato, marcando a influência da assembleia de plantas sobre a herbivoria.

Essa análise em busca de evidências de interação inseto-planta contribui com novos padrões de interação para a Formação Crato. Apesar da baixa amostragem, os novos registros de associação inseto-planta da Formação Crato, foram comparados com registros de outras bacias cretáceas, o que aponta para novas possibilidades no estudo das relações ecológicas e coevolutivas de insetos e plantas durante o Cretáceo.

A importância do ambiente deposicional no estudo das interações inseto-planta na Formação Crato, Bacia do Araripe, um *fóssilagerstätten*, reúne uma complexa diversidade de insetos e plantas, onde praticamente são anulados

possíveis efeitos de processos tafonômicos e ou bioestratinômicos nas análises de morfotipos DTs pela excelente preservação da paleoflora e paleoentomofauna.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adami-rodrigues, K.; Souza, P. A.; Ianuzzi, R.; Pinto, I. D. Herbivoria em floras Gonduânicas do Neopaleozóico do Rio Grande do Sul: análise quantitativa. *Revista Brasileira de Paleontologia*, n.7, p.93-102, abr. 2004.

Assine, M.L. 1990. Sedimentação e tectônica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Dissertação de Mestrado – Instituto de Geociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 124p.

Assine, M.L. 1994. Paleocorrentes e paleogeografia na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, **24**(4): 223–232.

Assine, M.L. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **15**: 371–389.

Banerji, J. 2004. Evidence of insect-plant interactions from the Upper Gondwana Sequence (Lower Cretaceous) in the Rajmahal Basin, India. *Gondwana Research* 7 (1): 205-210.

Barth, F. G. (1985). *Insects and flowers. The biology of a partnership*. George Allen & Unwin.1985.

Beck, A. L., & Labandeira, C. C. (1998). Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **142**(3), 139-173.

Bechly, Gunter. "THE CRATO FOSSIL BEDS OF BRAZIL." (2007).

Beerbower, R. in *Geological Factors and the Evolution of Plants* (ed. Tiffney, B. H.) 47–92 (Yale Univ. Press, New Haven, CT, 1985).

Berenbaum, M. R. 1983. Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. *Evolution*, **37**: 163-179.

Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D., Barreto, A.M.F., Branco, F.R., Mohr, B. e Fernandes, M.C.C. 2003. *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.

Berthou, P.Y. 1990. *Le bassin d'Araripe et le petits bassins intracontinentaux voisins (NE du Bra'sil): formation et e'volution dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique Equatorial. Comparaison avec les bassins ouestafricains dans le me'me contexte*. Atas I Simp. Bacia Araripe e Bacias Inter. Nord., Crato (CE). Departamento Nacional de Produção Mineral, Crato, Brazil, pp. 113–134.

Beurlen, K. 1971. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **43**: 411–418.

Beurlen, K., 1962. A geologia da Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **34** (3): 365-370.

Braz, F. F.; Utida, G.; Bernardes-de-Oliveira, M. E. C.; Mohr, B. A. R.; Wappler, T. 2011. Marcas de atividade de insetos em folhas ninfealeanas eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Brasil. In: *Paleontologia: Cenários de vida*, Rio de Janeiro, Editora Interciências, 4: 57-67p.

Braz, F.F.; Bernardes-De-Oliveira, M.E.C. & Utida, G. 2009. Observações preliminares sobre marcas de atividades de insetos em folhas de angiospermas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Brasil. In: *PALEO SP 2009, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia (Núcleo São Paulo). Boletim de Resumos*, Guarulhos, UNG, p. 46.

Brito Neves, B.B.A. 1990. 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.

Carvalho, M.S.S. e Santos, M.E.C.M. 2005. Histórico das pesquisas paleontológicas na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, **28**: 15–35.

Childers, C. C. e Achor, D. S. 1991. Feeding and oviposition injury to flowers and developing floral buds of “navel” orange by *Frankliniella bispinosa* (Thysanoptera: Thripidae) in Florida. *Annals of the Entomological Society of America*, **84**: 272-282.

Connor, Edward F.; Taverner, Melissa P. The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos*, p. 6-25, 1997.

Cordani, U.G., Brito-Neves, B.B., Fuck, R.A., Porto, R., Thomaz Filho, A. e Cunha, F.M.B. 1984. Estudo preliminar da integração do pré-Cambriano com os eventos tectônicos das bacias sedimentares brasileiras. *Serie Ciência – Técnica - Petróleo*, **15** (3): 1–70. *de Trabalhos Paleontológicos*. DNPM, Série Geologia, n. 27, Brasília, p.585 617.

Coulson, R.N. e Witter, J. A., 1984. *Forest Entomology, Ecology and Management*. New York: Wiley Interscience.

Coutinho, H. D. M. ; Braga, Maria F. B. M. ; Souza, Teógenes M. ; Santos, Karla K. A. ; Guedes, G. M. M. ; Andrade, Jacqueline C. ; Vega, Celeste ; Rolón, Miriam ; Costa, José G. M. ; Saraiva, A. A. F. ; Phenol composition, cytotoxic and anti-kinetoplastid activities of *Lygodium venustum* SW. (Lygodiaceae). *Experimental Parasitology JCR*, p. 178-182, 2013.

Crepet, W. L. 1972. Investigations of North American cycadeoids: pollination mechanisms in Cycadeoidea. *American Journal of Botany*, 59: 1048-1056.

Crepet, W. L., and E. M. Friis. "The evolution of insect pollination in angiosperms." *Friis, E, M., Chaloner, W, G., Crane, P, R ed (s). The origins of angiosperms and their biological consequences. Cambridge Univ. Press: Cambridge, etc* (1987): 181-201.

Crowson, R. A. 1981. *The Biology of the Coleoptera*. London: Academic Press, 802p.

Cummins, K. W. e Klug, M. J., 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annu. Ver. Ecol. Syst.*, 10: 147-172.

Cummins, K. W. e Merritt, R. W., 1984. Ecology and distribution of aquatic insects. In: Merritt, R. W., Cummins, K. W. (ed.). *Na Introduction to the Aquatic insects. 2. Ed., Dubuque: Kendall-Hunt*, p. 59-65.

Cummins, K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18: 183-206.

Currano, Ellen D., et al. "Inferring ecological disturbance in the fossil record: a case study from the late Oligocene of Ethiopia." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 309.3 (2011): 242-252.

Darling, D. Christopher, and John H. Werren. "Biosystematics of Nasonia (Hymenoptera: Pteromalidae): two new species reared from birds' nests in North America." *Ann. Entomol. Soc. Am* 83.3 (1990): 352-370.

Dilcher, D, L. 1979. Early angiosperm reproduction: an introductory report. *Review of Paleobotany and Palynology*, 27: 291-328.

Dilcher, D., Mandarim Lacerda, A. F., Barreto, A. M. F., Bernardes de Oliveira, M. E. C. 2000. Selected fossils from the Santana Formation, Chapada do Araripe, Brazil. In: *X Reunião de Paleobotânicos e Palinólogos, Guarulhos. Revista Universidade Guarulhos - Geociências V*, 249-249.

Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Pons D. e Lott T.A. 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. *American Journal of Botany*, 92: 1294– 1310.

DiMichele, W. A. et al. in *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleoeecology of Terrestrial Plants and Animals* (ed. Behrensmeyer, A. K.) 205–325 (Univ. Chicago Press, 1992).

Ding, Qiaoling, Labandeira, Conrad C., Meng, Qingmin and Ren, Dong. 2015. Insect herbivory, plant-host specialization and tissue partitioning on mid-Mesozoic broadleaved conifers of Northeastern China, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440:259-273

Dorf, E., 1969. Paleobotanical evidence of Mesozoic and Cenozoic climatic changes. *Proceedings of the First North American Paleontological Convention*, D, p. 323-346, 1969.

Dreger-Jauffret, F.; Shorthouse, J. D. Diversity of gall-inducing insects and their galls. **Biology of insect-induced galls**, p. 8-33, 1992.

Duarte, L. 1985. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, DNPM, Brasília, **27**: 585–617.

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

Edwards, Peter J., and S. D. Wratten. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. Vol. 27. EPU/Editora da Universidade de São Paulo, 1981.

Fanton, J. C. M., Branco, F. R., Dilcher, D., Bernardes de Oliveira, M. E. C. 2006b. Iara, A New Genus of Aquatic Angiosperm from the Crato Paleoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). In: *7 Simpósio do Cretáceo do Brasil / 1 Simpósio do Terciário do Brasil, 2006, Serra Negra. Boletim... Rio Claro: UNESP, 2006. p. 50.*

Fanton, J. C. M., Ricardi Branco, F. S., Dilcher, D. L., Campos, A. C. A., Tavares, S. A. S. 2007. Macrofossil inédito de Caytoniales na Formação Crato, Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, NE, Brasil: estudo preliminar. *Paleontologia: Cenários de Vida*. Editora Interciência 2007, vol. 1, p.177-188.

Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem*, 10: 1-40.

Fernandez, N. A.; Athias-Binche, F. Analyse démographique d'une population d'Hydrozetes lemnae Coggi, Acarien Oribate inféodé à la lentille d'eau Lemna gibba L. en Argentine. I. **Méthodes et techniques, démographie d'H. lemnae et comparaisons avec d'autre Oribates.** *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik*, v. 113, p. 213-228, 1986.

Friis, E., Crane, P.R. e Pedersen, K .R. 2011. *Early flowers and Angiosperm evolution*. Cambridge University Press, 585 p. 11. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906p.

Gillot, C. 2005. *Entomology*. 3rd. Ed. Springer, Canadá. 831 p.

Glasspool, Ian, et al. "Foliar herbivory in late Palaeozoic Cathaysian gigantopterids." *Review of Palaeobotany and Palynology* 127.1 (2003): 125-132.

Gnaedinger, S., & Herbst, R. (2013). Pteridophylla del Triásico del Norte Chico de Chile. I. El género Taeniopteris Brongniart. *Ameghiniana*, **41**(1), 91-110.

Grimaldi, D. A. "The Santana formation insects." *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. (Ed. JG Maisey). Neptune City: TFH Publications (1991): 397-405.

Grimaldi, David A., Michael S. Engel, and Kumar Krishna. "The species of Isoptera (Insecta) from the Early Cretaceous Crato formation: a revision." *American Museum Novitates* (2008): 1-30.

Gullan, P. J., & Cranston, P. S. (2009). *The insects: an outline of entomology*. John Wiley & Sons.

Haack, R. A. e Alansky Jr, F. 1987. Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera, and Hymenoptera. In: Slansky Jr, F., Rodrigues, J. G. (Eds). *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*. New York: Wiley Interscience, p. 449-486.

Haas, F. (2007). Dermaptera: Earwigs. *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, Cambridge, 222-234.

Herrera, M.C. & Pellmyr, O. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford, 313 p.

Hering, E. M. 1951. *Biology of Leaf Miners*. Gravenhage, Netherland: Junks.

Hespenheide, Henry A. Bionomics of leaf-mining insects. **Annual review of entomology**, v. 36, n. 1, p. 535-560, 1991.

Hinton, H. E. (1981). *Biology of insect eggs. Volume*. Pergammon Press.

Hori, K. Insect secretions and their effect on plant growth, with special reference to hemipterans. **Biology of insect-induced plant galls**. Oxford University Press, New York, p. 157-170, 1992.

Horn, Maricel Yanina, Karen Adami Rodrigues, e Luisa Matilde Anzótegui. "Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el Neógeno del Noroeste de la Argentina." *Revista Brasileira de Paleontologia* 14.1 (2011): 87-92.

Jarzewowski, E.A. 2001. The Phanerozoic record of insects. *Acta Geológica Leopoldensia* 24(52/53): 73-79.

Jervis, M., & Vilhelmsen, L. (2000). Mouthpart evolution in adults of the basal 'symphytan', hymenopteran lineages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(1), 121-146.

Johnson, W. T. e Lyon, H. H. 1991. *Insects that Feed on Trees and Shurbs*. 2. Ed. Ithaca, NJ: Cornell University Press.

Keilbach, R., 1982. Bibliographie und Liste der Arten tierischer Einschlüsse in fossilen harzen sowie ihrer Aufbewahrungsorte. *Deutscher Entomologische Zeitschrift*, 29 (1/5): 129-491.

Kellner, A.W.A., 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, **49**: 1-8.

Kenrick, Paul, and Paul Davis. *Fossil plants*. Natural History Museum, 2004.

Kenrick, Paul. e Crane, R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, Vol. 389: 33-39.

Koslov, M. V. 1989. New Upper Jurassic and Lower Cretaceous Lepidoptera (papilionida). *Paleontol. J.* 23: 24-39.

Kozlov, M. V., 1988. Paleontology of lepidopterans and problems of the phylogeny of the Order Palilionida. In: Ponomarenko, A. G. (ed). *The Mesozoic Biocoenotic Crisis in the Evolution of insects*. Moscow: Academy of Sciences, p. 16-69.

Krassilov, V. A. 2007. Mines and galls on fossil leaves from the Late Cretaceous of southern Negev, Israel. *African Invertebrates* 48 (1): 13-22.

Krzeminski, W. (1992). Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera evolution. *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft*, 65, 39-59.

Kunzmann, L., Mohr, B. e Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2004. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). I. Araucariaceae and Lindleycladus (incertae sedis). *Mitteilung aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, **7**: 155–174.

Kunzmann, L., Mohr, B., Bernardes de Oliveira, M. E. C. 2007. *Novaolindia dubia* gen. et sp. nov., an enigmatic seed plant from the Early Cretaceous of northern Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology* 147 (2007) 94–105.

Kunzmann, L., Mohr, B., Bernardes de Oliveira, M. E. C. 2009. *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* 158 (2009) 193–212.

Kunzmann, L., Mohr, B., Bernardes de Oliveira, M. E. C., Wilde, V. 2006. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. *Fossil Record* 9(2) (2006), 213–225.

Kunzmann, L., Mohr, B., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. e Wilde, V. 2006. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. *Fossil Record*, **9**(2): 213–225.

Kunzmann, L., Mohr, B., Wilde, V., Bernardes de Oliveira, M. E. C. 2011. A putative gnetalean gymnosperm *Cariria orbiculiconiformis* gen. nov. et spec.

nov. from the Early Cretaceous of northern Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology* 165 (2011) 75–95.

Labandeira, C. C., & Phillips, T. L. (1996). Insect fluid-feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional feeding group. *Annals of the Entomological Society of America*, 89(2), 157-183.

Labandeira, C. C., 1989. Use of fossil insects in paleoclimatologic reconstruction. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 21, p. A340, 1989.

Labandeira, C. C., 1998. Insect diversity in deep time: implications for the Modern Era. In: Steiner, W. W. (ed.). *The role of insect diversity in agriculture: ecological, evolutionary and practical considerations*. Washington: Biol. Resourc. Div.

Labandeira, C. C., Dilcher, D. L., Davis, D. R. e Wagner, D. L., 1994. Ninetyseven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution. USA, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **91**: 12278-12282.

Labandeira, C.C.; Wilf, P.; Johnson, K.R. & Marsh, F. 2007. *Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossil*. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 25p.

Labandeira, Conrad C. "Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91.25 (1994): 12278-12282.

Larew, H. G. 1992. Fossil galls. In: Shorthouse, J. D., Rohfritsch, O. (Ed). *Biology of Insect-Induced Galls*. New York: Oxford University Press, p. 50-59.
Larsson, H. G., 1978. Baltic amber – a palaeobiological study. *Entomonograph*, 1: 571- 192.

Lawton, J. H., Lewinsohn, T. M. e Compton, S. G., 1993. Patterns of diversity for the insect herbivores on bracken. In: Rickfels, R. E. Schluter, D. (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago: University of Chicago Press, p. 178-184.

Leme, E. M. C., Brown, G. K., Dilcher, D., Bernardes de Oliveira, M. E. C., Siqueira, J.A., Sales, A.M.F. (2005). Protananaceae, a new fossil monocot family from the Lower Cretaceous, Santana Formation, northeastern Brazil. In: *Botany Conference of Austin, Texas, 13–17/08/ 2005 – CD-ROM*.

Lima, F.J., Saraiva, A.A.F. e Sayão, J.M. (2012). Revisão da paleoflora das formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil *Estudos Geológicos*, 22 (1): 99–115.

Lima, F. J., Saraiva, A. A., Silva, M. A. D., Bantim, R. A., & Sayao, J. M. (2014). 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.

Mabesoone, J.M. (1996). *Petrografia de alguns sedimentos calcários e microclásticos do Grupo Araripe (Nordeste do Brasil)*. *Anais XXXIV Congresso Brasileiro de Geologia*. 1: 262–270.

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

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

Martill, D.M., Bechly, G. e Loveridge, R.F. 2007. *The Crato Fossil Beds of Brazil – Window into an Ancient World*. Cambridge University Press. 625p.

Martin, Michael M. *Invertebrate-microbial interactions. Ingested fungal enzymes in arthropod biology*. Cornell University Press, 1987.

Martinat, P. J., P. Barbosa, and J. C. Schultz. "The role of climatic variation and weather in forest insect outbreaks." *Insect outbreaks*. (1987): 241-268.

Martins-Neto, R. G. "Estágio atual da paleoartropodologia Brasileira: hexápodes, miriápodes, crustáceos (Isopoda, Decapoda, Eucrustacea e Copepoda) e quelicerados." *Arquivos do Museu Nacional* 63.3 (2005): 471-494.

Martins-neto, R. G. 2006. Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil). *Revista Brasileira de zoociências*, 8(2): 155-183 dezembro 2006.

Menon, F., e Martill. D. "Taphonomy and preservation of Crato Formation arthropods." (2007): 79-96.

Metcalf, R. L. e Metcalf, R. A., 1993. *Destructive and Useful Insects: Their Habits and Control*. 5. ed. New York: McGraw-Hill.

Mohr, B., Bernardes O.M.E.C. (2004). *Endressinia brasiliiana*, a Magnoliacean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *International Journal of Plant Sciences* 165, 1121–1133.

Mohr, B., Bernardes O.M.E.C. e Taylor, D. W. (2008) *Pluricarpellatia*, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). *Taxon* 57, 1147–1158.

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

Mohr, B., Rydin, C. (2002). *Trifurcatia flabellata* n. gen. n. sp., a putative monocotyledon angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Mitteilung aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* 5, 335-344.

Mohr, B.A.R. e Friis, E.M. (2000). Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. *Int. J. Plant Sci.*, 161(6): 155–167.

Mohr, Barbara AR, Bernardes-de-Oliveira, Loveridge, R., Sucerquia, P.A., Castro-Fernandes, M. C. et al. "Ruffordia goeppertii (Schizaeales, Anemiaceae)—A common fern from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeast Brazil." *Cretaceous Research* 54 (2015): 17-26.

Nalepa, Christine A. Nourishment. the origin of termite eusociality. *Nourishment and evolution in insect societies*, p. 57-104, 1994.

Nel, A., Prokop, J., Grandcolas, P., Garrouste, R., Lapeyrie, J., Legendre, F., & Kirejtshuk, A. G. (2014). The beetle-like Palaeozoic and Mesozoic roachoids of the so-called "umenocoleoid" lineage (Dictyoptera: Ponopterixidae fam. nov.). *Comptes Rendus Palevol*, 13(7), 545-554.

Neumann, V.H.M.L. e Cabrera, L. (1999). Una nueva propuesta estratigrafica 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.

Niklas, K. J., Tiffney, B. H. e Knoll, A. (1985). H. Patterns in vascular land plant diversification: an analysis at the species level. In: Valentine, J. W. (ed). *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution*. Princeton: Princeton University Press, p. 97-128.

Opler, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. In: Bentley, B., Elias, T. (Ed). *The Biology of Nectaries*. New York: Columbia University Press, p. 30-79.

Pinheiro, E. R. S., Tybusch, G. P., & Iannuzzi, R. (2012). New evidence of plant–insect interactions in the Lower Permian from Western Gondwana. *The Palaeobotanist*, 61(1), 67-74.

Pinheiro, E. R., Gallego, J., Iannuzzi, R., & Cúneo, R. (2015). First report of feeding traces in permian botrychiopsis leaves from western gondwana. *Palaos*, 30(8), 613-619.

Pinto, I. D. e Puper, I. (1986). A new blattoid from the Cretaceous of Brazil. *Pesquisas*, Porto Alegre, 18: 31-38.

Pizzamiglio, M. A., A. R. Panizzi, and J. R. P. Parra. "Ecologia das interações inseto/planta." *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. São Paulo, Manole (1991): 101-129.

Ponte, F.C. e Appi, C.J. (1990). *Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe*. Congresso Brasileiro de Geologia, 36, Natal, Anais, SBG: 211–226.

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

Raven, P.H., Evert, R.F. e Eichhorn, S.E. 2007. *Biologia vegetal*. 7th ed. Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906p.

Ross A.J.; Jarzembowski, E.A. & Brooks, S.J. (2000). The Cretaceous and Cenozoic record of insects (Hexapoda) with regard to global change. *In*: CULVER, S.J. & RAWSON, P.F. (eds.). Biotic response to global change: the last 145 million years. Natural History Museum & Cambridge

Rydin, C., Mohr, B., Friis, E. M., 2003. *Cratonia cotyledon* gen. et sp. nov. : a unique Cretaceous seedling related to *Welwitschia*. *Proceedings of the Royal Society Biology Letters* (Supplement) 270, S29-S32.

Santos, M. F. D. A., Mermudes, J. R. M., Fonseca, V., & DA, M. M. (2011). A specimen of Curculioninae (Curculionidae, Coleoptera) from the Lower Cretaceous, Araripe Basin, north-eastern Brazil. *Palaeontology*, 54(4), 807-814.

Saraiva, A.A.F.; Barros, O.A.; Bantim, R.A.M e LIMA, F.J. 2015. Guia para trabalhos de campo em paleontologia na bacia do Araripe. 2 edição revisada. CratoExpressão gráfica editora, 2015. 139p.;II.

Sayão, J.M., Saraiva, A. A. F. e Uejima, A.M.K. 2011. 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.

Scott, A. C., Anderson, J. M. y Anderson, H. M. 2004. Evidence of plant-insect interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa. *Journal of the Geological Society* 161 (3): 401-410.

Scott, Andrew C., and Thomas N. Taylor. "Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous." *The Botanical Review* 49.3 (1983): 259-307.

Setsuda, K. (1995). Ecological study of beetles inhabiting *Cryptoporus volvatus* (PECK) SHEAR (II): Relationship between development of the basidiocarps and life cycles of five major species of beetle inhabiting the fungus, with discussion of the spore dispersal. 63(3), 609-620.

Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K. M., Cranfill, R., Magallón, S., & Lupia, R. (2004). Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*, 428(6982), 553-557.

Sharov, A. G. "Morphological features and way of life of Palaeodictyoptera." *Problems of Insect Paleontology—Lectures on the 24th Annual Readings in Memory of NA Kholodkovsky, Leningrad, Nauka* (1973): 49-63.

Slansky Jr, F., and Juan Guadalupe Rodriguez. *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. John Wiley, 1987.

Small, H.L., 1913. *Geologia e Suprimento d'água subterrânea no Ceará e parte do Piauí*. Rio de Janeiro, Inpet. Fed. de Obras contra as secas. Série 7D. Publicação nº 25: 80p.

Smart, J. e Hugues, N. F. 1973. The insect and the plant: progressive paleological integration. In: Van Emden, H. F. (ed). *Insect/plant Relationships*. New York: John Wiley and Sons, p. 143-155.

Stephenson , J. e Scott, A. C., 1992. The geological history of insect-related plant damage. *Terra Nova*, 4: 542-552.

Tahvanainen, J. e Niemala, P. 1987. Biogeographical and evolutionary aspects of insect herbivory. *Annales Zoologica Fennici*, 24: 239-247.

Taylor, T. N., & Scott, A. C. (1983). Interactions of plants and animals during the Carboniferous. *Bioscience*, 33(8), 488-493.

Taylor, T.N. e Taylor, E.L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 544 p.

Terra, W. R.; Ferreira, C.; Baker, J. E. Compartmentalization of digestion. In: **Biology of the insect midgut**. Springer Netherlands, 1996. p. 206-235.

Tryon, R.M. e Tryon, A.F. 1982. The biogeography of species, with special reference to ferns. *The Botanical Review*, **52** (2): 117–156. University Press, pp.288-302.

Valença, L.M.M., Neumann, V.H. e Mabesoone, J.M. 2003. An overview on Calloviane Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geological Acta*, 1: 261–275.

Viana, M.S.S. e Neumann, V.H.L. 2002. *Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE, riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo*. In: Schobbenhaus, C.; Campos, D. A.; Queiroz, E. T.; Winge, M.; Berbert- Born, M. L. C. (Edit.) 2002. *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP) - Brasília 2002; 554pp.

Wappler, Torsten. "Insect herbivory close to the Oligocene–Miocene transition—a quantitative analysis." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292.3 (2010): 540-550.

Wilf, Peter, and Conrad C. Labandeira. "Response of plant-insect associations to Paleocene-Eocene warming." *Science* 284.5423 (1999): 2153-2156.

Xavier, S. A. S., Viana, M. S. S., De Souza, E. B., & Sousa, M. D. J. G. (2014). Registro de oviposição em inflorescência da Formação Crato (Aptiano), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista de Geologia*, 27(1).

Zinkler, D.; Götze, M.; Fabian, Klaus. Cellulose digestion in "primitive insects"(Apterygota) and oribatid mites. *Zool. Beitr. NF*, v. 30, p. 17-28, 1986.