

**UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI – URCA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCBS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E  
RECURSOS NATURAIS – PPGDR**

**ANA MARIA DE SOUZA ALVES**

**MORFOTIPOS FOLIARES ATRIBUÍDOS A *Podozamites lanceolatus* E *Lindleycladus*  
sp. DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE): ANÁLISE MORFOLÓGICA E  
ANATÔMICA**

**CRATO-CE**

**2021**

ANA MARIA DE SOUZA ALVES

MORFOTIPOS FOLIARES ATRIBUÍDOS A *Podozamites lanceolatus* E *Lindleycladus* sp.  
DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE): ANÁLISE MORFOLÓGICA E  
ANATÔMICA

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

**Área de concentração:** Biodiversidade

**Orientador:** Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva.

**Coorientador(a):** Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima.

CRATO-CE

2021

ANA MARIA DE SOUZA ALVES

Ficha Catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri –  
URCA Bibliotecária: Ana Paula Saraiva de Sousa CRB: 3/1000

Alves, Ana Maria de Souza.  
A474m Morfotipos foliares atribuídos a *Podozamites lanceolatus* e *Lindleycladus* sp. da formação Crato (Bacia do Araripe): análise morfológica e anatômica/ Ana Maria de Souza Alves. – Crato - CE, 2021  
88p.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri – URCA  
Orientador: Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva. Coorientadora: Prof. Dra. Flaviana Jorge de Lima. Cunha

1. Paleobotânica, 2. Morfotipos foliares, 3. Formação Crato, 4. Bacia do Araripe, 5. Gimnospermas; I. Título.

CDD: 561

ANA MARIA DE SOUZA ALVES

MORFOTIPOS FOLIARES ATRIBUÍDOS A *Podozamites lanceolatus* E *Lindleycladus* sp.  
DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE): ANÁLISE MORFOLÓGICA E  
ANATÔMICA

Avaliada em 30/07/2021

BANCA EXAMINADORA

---

Antônio Álamo Feitosa Saraiva (Orientador)  
Universidade Regional do Cariri

---

Renan Alfredo Machado Bantim (Membro Interno)  
Universidade Regional do Cariri

---

André Jasper (Membro Externo)  
Universidade do Vale do Taquari

---

Silvio Felipe Barbosa de Lima (Suplente Interno)  
Universidade Federal de Campina Grande

---

Maria Edenilce Peixoto Batista (Suplente Externo)  
Universidade Regional do Cariri

## **AGRADECIMENTOS**

A DEUS pela força que me sustenta e conforta todos os dias de minha vida.

À Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pela concessão de bolsa de mestrado durante o desenvolvimento de parte do projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais (PPGDR) da Universidade Regional do Cariri pelo apoio acadêmico, indispensável à realização desta dissertação de mestrado.

Ao meu orientador Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva e minha coorientadora Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima pelo apoio, discussões e orientações acerca do trabalho desenvolvido. Além do apoio acadêmico, agradeço por todo companheirismo e paciência desde a graduação.

Aos professores que passaram pela minha trajetória, fica a minha admiração, respeito e agradecimento pelas críticas construtivas e pela partilha de conhecimento na intenção de me fazer crescer no âmbito profissional. Fico grata pela motivação, pelas lições e pelos inúmeros ensinamentos.

Ao grupo de amigos do Laboratório de Paleontologia da URCA, que sempre estiveram presentes me ajudando: Alita Ribeiro, Artur Fernandes, Edilson Santos, Elis Santana, Flaviana Lima, Gustavo Gomes, Islândia Santos (Bia), Lucio Silva, Renan Bantim e Thatiany Alencar.

Aos doutores Renan Bantim e Márlon Vasconcelos, à doutoranda Gisele Rebelato pelos ensinamentos de algumas técnicas e métodos, por me auxiliar com bibliografias, além de inúmeras sugestões para a realização deste trabalho, e ao técnico, João Victor Barbosa, do Laboratório de Caracterização de Materiais da Universidade Federal do Cariri (UFCA) pela paciência nas análises microscópicas.

À minha família que esteve presente, me ajudando e incentivando em todos os momentos, os quais são fundamentais e essenciais na minha vida.

A todos os meus amigos, que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste estudo.

Estou entre aqueles que pensam que a ciência tem uma grande beleza.

*Marie Curie*

## RESUMO

A classificação taxonômica dos vegetais fósseis é uma atividade extremamente complexa, uma vez que as folhas são o componente mais expressivo e na maioria das vezes encontram-se desconectadas das demais estruturas vegetativas e reprodutivas. Para isso, foi designado o termo morfogênero para classificar folhas fósseis em que suas estruturas reprodutivas são desconhecidas e suas descrições são realizadas com base em uma sistemática artificial, embasada apenas na morfologia, porque a taxonomia das plantas é realizada quase que exclusivamente com base em suas estruturas reprodutivas. A dificuldade em classificar plantas na ausência de flores e frutos tem contribuído para que vários elementos sejam analisados na arquitetura foliar para auxiliar na classificação. A Bacia do Araripe é considerada a maior bacia sedimentar do interior do Nordeste brasileiro, sendo conhecida mundialmente pelo seu abundante e diversificado conteúdo fossilífero. Em suas camadas é encontrada uma diversidade de animais e vegetais fossilizados que se destacam por sua excelente preservação. Os vegetais fósseis da Formação Crato, uma das unidades mais importantes da Bacia do Araripe, são em sua maioria desarticulados, mas apresentam-se também bem preservados com órgãos em conexão orgânica e estão representados pelas pteridófitas, gimnospermas e angiospermas, sendo as gimnospermas mais diversas e dominantes na paleoflora. Devido à ausência de informações mais detalhadas a respeito da estrutura epidérmica dos morfotipos foliares atribuídos a *Podozamites* e *Lindleycladus* descritos para a Bacia do Araripe faz-se necessária a realização de análises minuciosas das suas estruturas epidérmicas, visto que visivelmente é impossível diferenciá-los, uma vez que são morfologicamente idênticos. O presente estudo descreve os caracteres macro e microscópicos dos morfotipos foliares provenientes da Formação Crato, Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior, depositados na coleção científica do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens e Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri. Realizando assim, a descrição macroscópica dos restos foliares atribuídos a *Podozamites*, além de descrever o primeiro registro de *Lindleycladus lanceolatus* para a Bacia do Araripe.

**Palavras-chave:** Paleobotânica, morfotipos foliares, Formação Crato, Bacia do Araripe, Gimnospermas.

## ABSTRACT

The taxonomic classification of fossil plants is an extremely complex activity, since leaves are the most significant component, and most often are disconnected from other vegetative and reproductive structures. For this, the morphogenus term was designated to classify fossil leaves with unknown reproductive structures, and their descriptions are based on an artificial systematic, using only morphology. The taxonomy of plants is carried out almost exclusively based on their reproductive structures. The difficulty in classifying plants in the absence of flowers and fruits has contributed to several elements to be analyzed in the leaf architecture to assist in the classification. The Araripe Basin is considered the largest sedimentary basin in the interior of Northeast Brazil and is known worldwide for its abundant and diverse fossil content. In its layers are found a diversity of fossilized animals and plants that stand out for their excellent preservation. Fossil plants of the Crato Formation, one of the most important units of the Araripe Basin, are mostly disarticulated, but they are also well preserved with organs in organic connection and are represented by ferns, gymnosperms and angiosperms, with the gymnosperms being the most diverse and dominant in the paleoflora. Due to the lack of more detailed information regarding the epidermal structure of the leaf morphotypes attributed to *Podozamites* and *Lindleycladus* described for the Araripe Basin, it is necessary to carry out detailed analysis of their epidermal structures, since it is visibly impossible to differentiate them, once they are morphologically identical. This study describes the macro and microscopic characters of leaf morphotypes from the Crato Formation, Araripe Basin, Lower Cretaceous, deposited in the scientific collection of the Museum of Paleontology Plácido Cidade Nuvens and the Laboratory of Paleontology of the Universidade Regional do Cariri. Thus, the macroscopic description of the leaf remains attributed to *Podozamites* was carried out, in addition to describing the first record of *Lindleycladus lanceolatus* for the Araripe Basin.

**Keywords:** Paleobotany, leaf morphotypes, Crato Formation, Araripe Basin, Gymnosperms.



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Mapa geológico da Bacia do Araripe. Modificado de Assine (2007) ..... 24
- Figura 2: Coluna estratigráfica da Bacia do Araripe com destaque para o Grupo Santana. Modificado de Assine (2007) ..... 25
- Figura 3: Coniferales do Grupo Santana. A) *Brachyphyllum satlarae* (Escala 1 cm) B) *Brachyphyllum obesum* (Escala 1 cm); C) *Araucaria* sp. (Escala 5 mm); D) *Araucarites vulcanoi* (Escala 1 cm); E) *Araucariostrobus* sp. (Escala 2 cm); F) *Duartenia araripensis* (Escala 7 cm); G) *Pseudofrenolopsis capillata* (Escala 1 cm); H) *Tomaxellia biforme* (Escala 1 cm); I) *Brachyphyllum castilhoi* (Escala 5 cm); J) *Pseudofrenolopsis salesii* (Escala 2 cm).  
Fonte: A: Retirado de Batista *et al.* (2020); B: C: Retirado de Kunzmann *et al.* (2004); D, E, F: Flaviana Lima, 2021; G: Retirado de Sucerquia *et al.* (2015); H: Flaviana Lima, 2021; I: Retirado de Taylor *et al.* (2009); J: Flaviana Lima, 2021 ..... 17
- Figura 4: Gnetales da Formação Crato. A) *Cariria orbiculiconiformi* (Escala 1 cm); B) *Welwitschiaprisca austroamericana* (Escala 2 cm); C) *Welwitschiaprisca austroamericana* (Escala 2 cm); D) *Welwitschiostrobus murili* (Escala 1cm); E) *Cratonia cotyledon* (Escala 2 cm); F) *Cearania heterophylla* (Escala 1 cm); G) *Ephedra paleoamericana* (Escala 5 mm); H) *Welwitschiophyllum brasiliense* (Escala 7 cm). Fonte: A, B Flaviana Lima, 2021; C: Retirado de Löwe *et al.* (2013); D, E: Retirado de Dilcher *et al.* (2005); F: Flaviana Lima, 2021; G: Retirado de Kerkhoff & Dutra (2007); H) Flaviana Lima, 2021 ..... 20
- Figura 5: Gimnospermas *incertae sedis* do Grupo Santana. A) *Lindleycladus* (Escala 2 cm); B) *Podozamites lanceolatus* (Escala 2 cm); C), D) *Novaolindia dubia* (Escala 2 cm). Fonte: A: B: C: Retirado de Kunzmann *et al.* (2007) ..... 22
- Figura 6: A) Descrição dos caracteres macroscópicos das folhas e remoção de fragmentos para análises da epiderme. B) Amostras presas em fitas de carbono pra serem metalizados e encaminhados ao MEV. C) Amostras sendo metalizadas. D) Microscópio Eletrônico de Varredura ..... 27

## Manuscrito I

- Figura 1: Desenhos interpretativos das cutículas das espécies de *Podozamites* ..... 35
- Figura 2: Distribuição do gênero *Podozamites* ao longo do tempo geológico. Modificado do Banco de Dados de Paleobiodiversidade (PBDB:paleobiodb.org) ..... 37
- Figura 3: Lectótipo de *P. distans* anteriormente designado como *P. lanceolatus* ..... 40

## Manuscrito II

- Figura 1: Gimnospermas *incertae sedis* A) *Lindleycladus*. Escala 2 cm; B) *Podozamites lanceolatus*. Escala 2 cm. Fonte: A: B: Retirado de Kunzmann *et al.* (2007) ..... 49
- Figura 2: Mapa da Bacia do Araripe. A) Localização da Bacia do Araripe na América do Sul; B) A Bacia do Araripe abrangendo os estados de Pernambuco, Ceará e Piauí, no Nordeste do Brasil; C - Esboço da Bacia do Araripe. Modificado de Sayão *et al.* (2011) ..... 51
- Figura 3: Folha de *Podozamites* (LPU 1033): A) Espécime fragmentado de *Podozamites*. Escala 1 cm. B) Região apical da folha. Escala 2 mm. C) Região média da folha mostrando as nervuras paralelas. Escala 2 mm ..... 54
- Figura 4: Folha de *Podozamites* (LPU 283): A) Folha completa mostrando uma torção durante a preservação. Escala 1 cm. B) Impressão da região apical mostrando o tipo de ápice. Escala 2 mm. C) Base da folha comprimida dentro da rocha. Escala 2 mm ..... 55
- Figura 5: Folha de *Podozamites* (LPU 1669): A) Espécime com ápice fragmentado. escala 1 cm. B) Impressão mostrando o tipo de ápice. Escala 2 mm. C) Base com nervuras se dicotomizando em direção região medial. Escala 2 mm ..... 57
- Figura 6: Folha de *Podozamites* (LPU 899): A) Impressão foliar preservada. Escala 1 cm. B) Tipo de ápice preservado. Escala 2 mm. C) Base levemente fragmentada, sem presença de um pecíolo diferenciado. Escala 2 mm ..... 58

Figura 7: Folha de *Podozamites* (LPU 1883): A) Compressão foliar preservada. Escala 1 cm.  
B) Tipo de ápice preservado. Escala 2 mm. C) Base fragmentada. Escala 2 mm ..... 60

Figura 8: Duas folhas de *Podozamites* (LPU 1736): A) Espécime incompleto, mas com detalhes foliares claramente observáveis., escala: 1 cm. B) Ápice bem preservado. Escala: 2 mm. C) Encontro da porção dos dois espécimes sobreposto um ao outro. Escala: 2 mm ..... 61

Figura 9: Folha de *Podozamites* (LPU 1857): A) Espécime completo preservado. Escala 1 cm.  
B) Tipo de ápice facilmente identificável. Escala 2 mm. C) base da folha mostrando que não há pecíolo claramente diferenciado. Escala 2 mm ..... 62

Figura 10: *Lindleycladus lanceolatus*. A) Espécime fragmentado, mas bem preservado e de fácil observação das nervuras foliares. LPU 1918, escala 1 cm. B) Porção medial do espécime, uma vez que o ápice não se encontra preservado. Escala 2 mm. C) Base preservada com nervuras emergindo em direção a porção medial. escala 2 mm. D) Arranjo dos estômatos dentro das fileiras estomáticas. E) Disposição dos estômatos e células epidérmicas retangulares separando as faixas estomáticas. F) Células epidérmicas e subsidiárias circundando o estômato. G) Células-guardas e células epidérmicas comuns. H) Abertura do estômato. Barras de escala: D, E 500 µm; F, G 200 µm; H 50 µm ..... 74

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Gimnospermas descritas para a Bacia do Araripe .....	23
--	----

### **Manuscrito 1**

Tabela 1. Caracteres morfológicos e epidérmicos básicos das folhas de <i>Podozamites</i> .....	34
--	----

## **LISTA DE SIGLAS**

LPU - Laboratório de Paleontologia da URCA

MEV - Microscópio Eletrônico de Varredura

MPPCN - Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens

MPSC - Museu de Paleontologia Santana do Cariri (acrônimo utilizado para o número de tombo dos fósseis do MPPCN)

URCA - Universidade Regional do Cariri

FUNCAP - Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico

PPGDR - Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>12</b>
<b>2 REFERENCIAL .....</b>	<b>15</b>
<b>2.1 Contexto geológico .....</b>	<b>15</b>
2.1.1 Bacia do Araripe.....	15
2.1.2 Grupo Santana .....	16
2.1.3 Formação Crato .....	12
<b>2.2 Diversidade da flora da Bacia do Araripe.....</b>	<b>13</b>
2.2.1 Gimnospermas da Bacia do Araripe.....	15
<b>2.3 Sistemática paleobotânica .....</b>	<b>23</b>
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>26</b>
<b>4 RESULTADOS .....</b>	<b>28</b>
<b>4.1 Primeiro manuscrito.....</b>	<b>29</b>
<b>4.2 Segundo manuscrito .....</b>	<b>48</b>
<b>5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>73</b>
<b>REFERENCIAS .....</b>	<b>82</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Desde a época de Linnaeus (1707-1778) a taxonomia de plantas é realizada com base, quase que exclusivamente, em critérios relacionados às suas partes reprodutivas. Este fator torna a identificação de vegetais fósseis complexa, uma vez que, nas assembleias fitofossilíferas as folhas são os órgãos mais expressivos e, de forma geral, as plantas são preservadas com suas partes desconectadas (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2009; ELLIS *et al.*, 2009; MARTINE, 2013; MARQUES DE SOUZA, 2015; BATISTA *et al.*, 2021). Durante uma tempestade, por exemplo, pode haver a desarticulação das partes da planta, na qual ramos e folhas podem ser arrancados e transportados a longas distâncias; raízes podem ser separadas dos caules tombados e sementes, pólenes e esporos podem ser naturalmente eliminados pelos vegetais (KERP, 1990; TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009).

A dificuldade em classificar plantas na ausência de flores e frutos vem contribuindo para que uma série de elementos capazes de auxiliar na identificação dos vegetais seja analisada na arquitetura foliar (DUTRA; BOARDMAN, 2004). De acordo com Dutra e Boardman (2004) é importante avaliar desde os aspectos fisionômicos (textura, presença de pelos ou glândulas), como o padrão de nervuras e as características da margem (dentes, serrilhas, lobos), além das análises da anatomia da epiderme em plantas atuais e da cutícula entre os fósseis carbonificados, também de grande relevância no processo de diagnose (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009). Assim, a combinação de caracteres macro e microscópicos torna a interpretação dos vegetais fósseis mais completa (RICARDI-BRANCO *et al.*, 2013).

A morfologia foliar é geralmente analisada por refletir estilo de vida e/ou restrições climáticas (TAIZ; ZEIGER, 2013; POLE *et al.*, 2016). Folhas fósseis podem fornecer uma grande quantidade de informações sobre a composição, diversidade e paleoecologia das floras passadas. Essa análise é essencial, pois algumas estruturas morfológicas e anatômicas específicas evidenciam mecanismos de adaptação que refletem as condições ambientais às quais estas plantas foram submetidas, tais como umidade, incidência solar, temperatura, entre outros fatores (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009; TAIZ; ZEIGER, 2013; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014). Folhas que apresentam ápice dos tipos acuminado e agudo sugerem a presença de um ambiente úmido, diferente das que apresentam ápice arredondado ou atenuado que sugerem pouca umidade no ambiente (POLE *et al.*, 2016). Outras formas adaptativas também são vistas, plantas que apresentam folhas reduzidas, crescimento caulinar retorcido, cutículas espessas, estômatos imersos na epiderme podem ser utilizadas como

evidências de adaptações a um clima semiárido a árido (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014).

Sendo essas adaptações uma consequência do ambiente e primordial para explicar a Teoria da Evolução por Seleção Natural proposta por Darwin (1859). De acordo com essa teoria, as populações de organismos mudam e se diversificam temporal e espacialmente sob a influência seletiva das variações ambientais (DARWIN, 1859). Essas alterações foram muito intensas e severas no passado geológico e atuam como força motriz no processo de mudanças florísticas globais, desde a colonização do ambiente terrestre até a configuração atual (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015).

No início do Mesozoico, além dos períodos anteriores, as gimnospermas foram o componente mais dominante da flora nos sistemas globais e isto só mudou com a ascensão das angiospermas durante o Cretáceo Médio (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). Vários grupos de gimnospermas foram extintos ou foram drasticamente reduzidos no final do Cretáceo (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). Um exemplo claro dessa sucessão ecológica é preservado no registro fóssil da Bacia do Araripe. Hoje, angiospermas representam quase 90% de todas as espécies de plantas existentes e dominam a maioria dos ecossistemas terrestres da Terra, em contraste, gimnospermas representam ~1% da diversidade total das plantas e são principalmente confinadas a regiões boreais e ambientes de alta altitude (LESLIE *et al.*, 2018; CONDAMINE *et al.*, 2020).

O gênero *Podozamites* Braun, 1834 representa um tipo de conífera abundante durante todo o Mesozoico e agora encontra-se extinta (POLE *et al.*, 2016). Caracterizada como uma planta decídua que possuía folhas largas, achatadas e com várias nervuras (DUARTE, 1985). De acordo com Pole *et al.* (2016) o desaparecimento desse estilo de vida previamente bem-sucedido deve ser investigado e pode contribuir para o esclarecimento de questões mais amplas relacionadas à distribuição e evolução de coníferas e angiospermas.

Paleogeograficamente, *Podozamites* é um gênero cosmopolita registrado pela primeira vez no Brasil por Duarte (1985) para níveis da Formação Romualdo da Bacia do Araripe, e referido como pertencente à família Podozamitaceae. Segundo Kunzmann *et al.* (2004), os brotos frondosos classificados como *Podozamites lanceolatus (incertae sedis)* descritos por Duarte (1985) podem pertencer a *Lindleycladus* sp. Ambos os gêneros são semelhantes morfologicamente em suas estruturas vegetativas, apenas uma análise detalhada da cutícula, torna possível classificar corretamente esses fósseis (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004).



Dessa forma, utilizando novos espécimes provenientes da Formação Crato, neste trabalho foram realizadas análises morfológicas e anatômicas em impressões e compressões foliares com características semelhantes aos já descritos para *Podozamites* sp. e *Lindleycladus* sp. Assim, pretendeu-se esclarecer se os vegetais fósseis que apresentam características macroscópicas de ambos os gêneros, pertencem a um único gênero ou correspondem a gêneros distintos, para assim, classificá-los adequadamente.

## 2 REFERENCIAL

### 2.1 Contexto geológico

#### 2.1.1 Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe está situada no interior do Nordeste do Brasil, entre os meridianos 38° 30' e 40° 50' de longitude W de Greenwich e os paralelos 7° 05' e 7° 50' de latitude, ocupando parte do território dos estados do Ceará, Piauí e Pernambuco e com uma extensão de aproximadamente 12.000 km<sup>2</sup>, sendo a mais extensa das bacias do interior do Nordeste (Fig. 1) (ASSINE, 2007; ASSINE *et al.*, 2014; MELO *et al.*, 2020). Esta bacia é composta por unidades estratigráficas associadas à fragmentação do Gondwana e à abertura do oceano Atlântico Sul durante o Juro-Cretáceo (ASSINE *et al.*, 2014; FAMBRINI *et al.*, 2017; MELO *et al.*, 2020).

Os eventos geológicos relacionados à abertura do Oceano Atlântico Sul influenciaram profundamente o registro sedimentar da Bacia do Araripe (CUSTÓDIO *et al.*, 2017). Esta bacia apresenta uma evolução que pode ser dividida em três estágios tectônicos sucessivos: (1) o estágio Pré-Rifte, de presumível idade neojurássica, (2) o estágio Rifte (ou Sinrifte), de idade eocretácica (Andar neocomiano) e (3) o estágio Pós-Rifte, de idade mesocretácica (Andar Alagoas correspondente ao neo-aptiano/eoalbiano) (CUSTÓDIO *et al.*, 2017). De acordo com Assine (2007), a sequência Pré-Rifte é representada pelas formações Brejo Santo e Missão Velha, a sequência Rifte pela Formação Abaiara, e a Pós-Rifte está dividida em Pós-Rifte I e Pós-Rifte II. A sequência Pós-rifte I constituída pelo Grupo Santana e a sequência Pós-rifte II composta pelas Formações Araripina e Exu (Fig. 2).

O registro do Andar Alagoas (Aptiano Superior – Albiano Inferior) é a megassequência da bacia, que litoestratigraficamente corresponde ao Grupo Santana (ASSINE *et al.*, 2014). O registro do Andar Alagoas está dividido em três sequências deposicionais: a sequência inferior, pertencente à parte inferior da Formação Barbalha; a sequência intermediária pertencente à parte superior da Formação Barbalha e as Formações Crato e Ipubi; e a sequência superior, que correspondente litoestratigraficamente à Formação Romualdo (ASSINE *et al.*, 2014). Nesta concepção, o Grupo Santana é constituído, da base para o topo, pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo (ASSINE *et al.*, 2014; CUSTÓDIO *et al.*, 2017).

Os dados palinológicos analisados por Arai e Assine (2020) indicam que todo o Grupo Santana é de idade aptiana devido à presença conspícua de *Sergipea variverrucata*. *S. variverrucata* é um palinomorfo guia para determinação da parte superior do Aptiano nas bacias

brasileiras e foi encontrado em todos os estratos do Grupo Santana (ARAI; ASSINE, 2020).

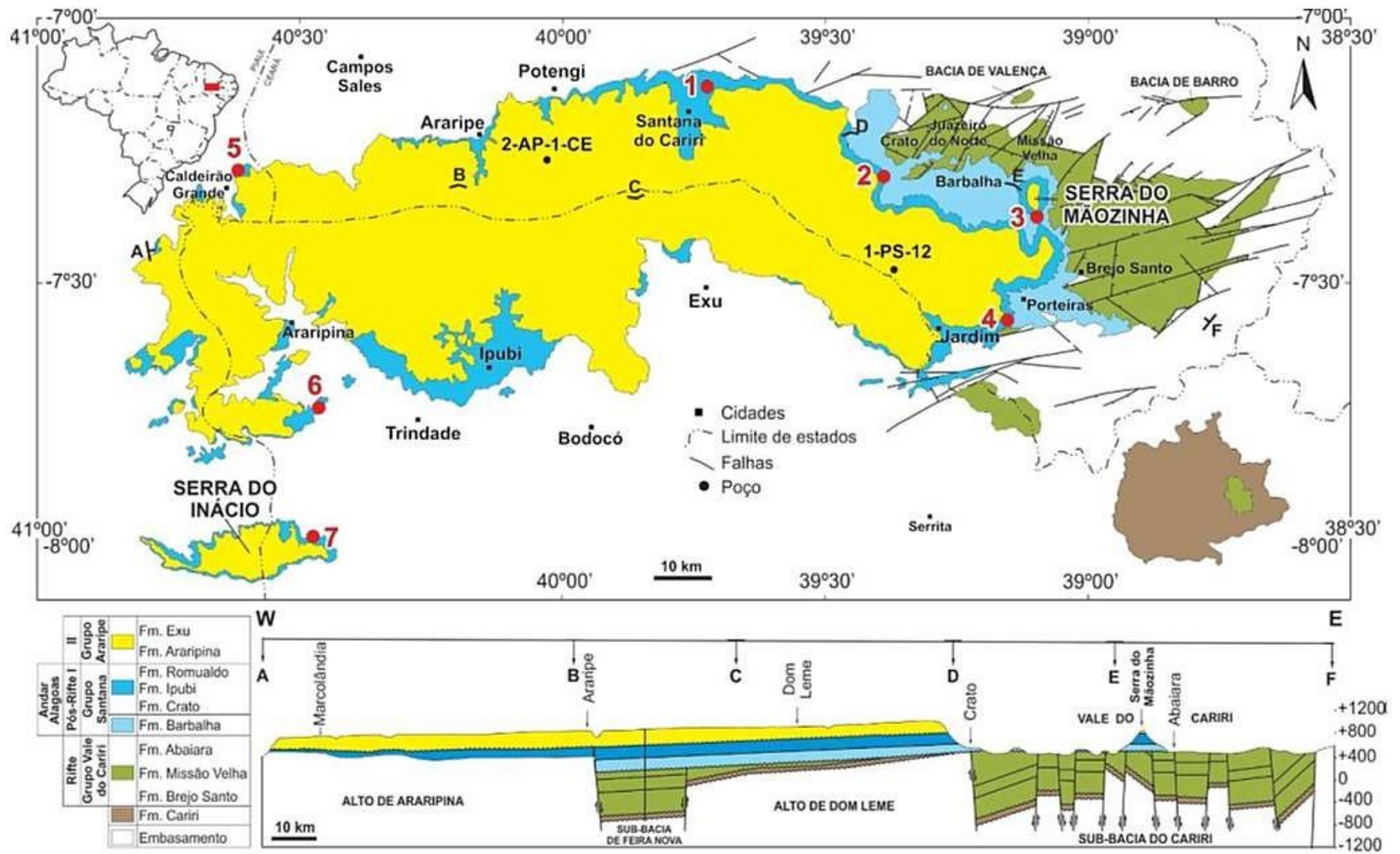


Figura 1: Mapa geológico da Bacia do Araripe. Modificado de Assine (2007).

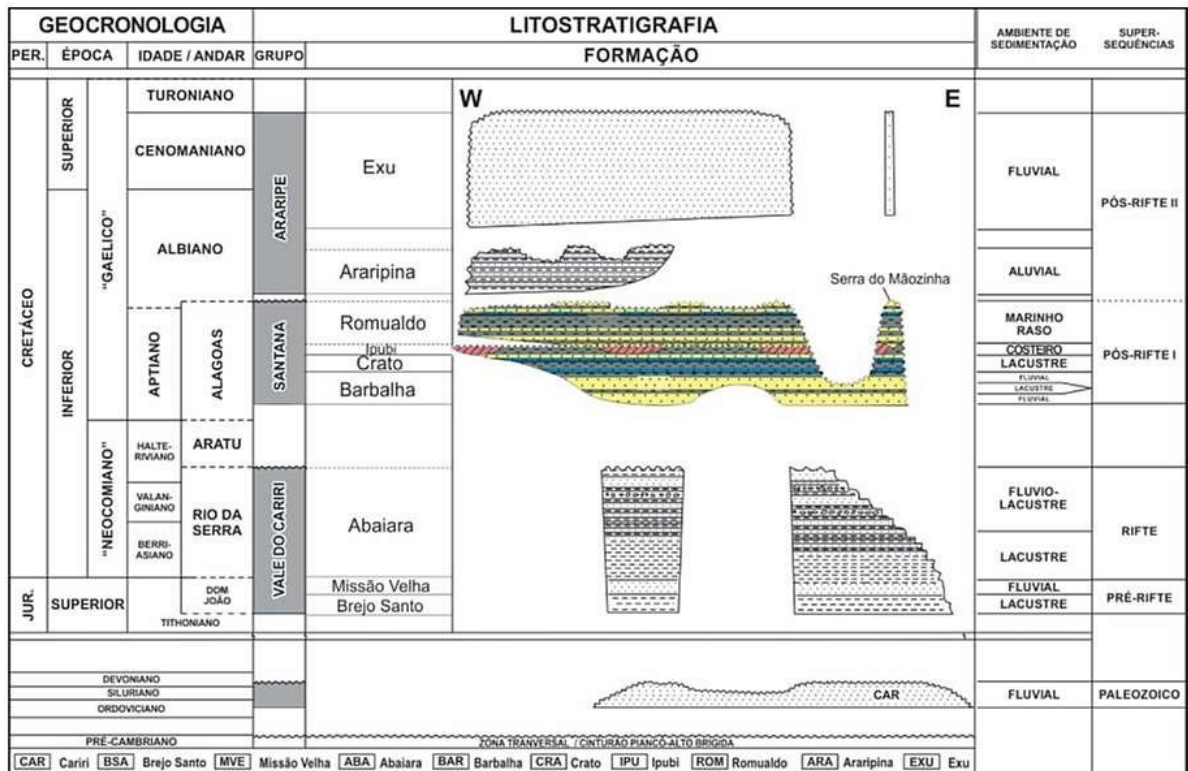


Figura 2: Coluna estratigráfica da Bacia do Araripe com destaque para o Grupo Santana. Modificado de Assine (2007).

### 2.1.2 Grupo Santana

O Grupo Santana da Bacia do Araripe é uma importante unidade paleontológica do Brasil, incorporando dois importantes *Konservat-Lagerstätten* do Cretáceo (MARTILL, 2012; ARAI; ASSINE, 2020; BATISTA *et al.*, 2020), as formações Crato e Romualdo. Ambas têm contribuído consideravelmente para o conhecimento e compreensão das paleobiotas do Cretáceo do Gondwana (MARTILL, 2007).

Inicialmente definida como Formação Santana por Beurlen (1971), o Grupo Santana foi elevado à condição de grupo por Assine *et al.* (2014) e Neumann e Assine (2015). Em ordem ascendente, ele é composto pelas formações Crato (calcários laminados, com intercalados arenitos e folhelhos), Ipubi (evaporitos) e Romualdo (folhelhos e arenitos, com entrecruzamentos de calcário fino) (BEURLLEN, 1971; ASSINE *et al.*, 2014; NEUMANN e ASSINE 2015).

### 2.1.3 Formação Crato

Esta unidade é parte integrante da Bacia do Araripe e litologicamente, compõe-se de estratos horizontalizados de calcários micríticos laminados de cores cinza e creme, com pseudomorfos de sal (halita), intercalados a folhelhos, siltitos e arenitos, depositados durante o Cretáceo Inferior - cerca de 120 milhões de anos (VIANA; NEUMANN, 2001).

A Formação Crato é uma unidade litológica datada do Aptiano Superior da Bacia do Araripe (ASSINE *et al.*, 2014; NEUMANN; ASSINE, 2015). Constitui um importante sítio geológico e paleontológico do país composta por uma área com cerca de 5.500 km<sup>2</sup> (VIANA; NEUMANN, 2002; MOHR *et al.*, 2012) e aflora principalmente nos arredores dos centros urbanos de Nova Olinda e Santana do Cariri, estado do Ceará, nas encostas da superfície tabular elevada da Chapada do Araripe (FANTON *et al.*, 2007).

Essa formação possui uma grande diversidade de fósseis, sendo encontradas plantas (pteridófitas, gimnospermas e angiospermas) (LIMA; SARAIVA, SAYÃO, 2012; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014; SARAIVA *et al.*, 2015; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; COIFFARDI *et al.*, 2019), invertebrados (insetos, aracnídeos, bivalves e conchostráceos) e vertebrados (peixes, anfíbios, quelônios, crocodilomorfos, lagartos, pterossauros e dinossauros) (VIANNA; NEUMANN, 2002; SAYÃO; KELLNER, 2006; SARAIVA *et al.*, 2015).

Esta formação é geralmente interpretada como depositada em um sistema lacustre devido à presença de fauna e flora continental (VAREJÃO *et al.*, 2019; VAREJÃO *et al.*, 2020). Inicialmente, a aparente ausência de fósseis típicos levou à interpretação de toda a unidade como um sistema lacustre misto, no entanto, o registro recente de microforaminíferos no topo da Formação de Crato (Goldberg *et al.* 2019), indica que houve intervalos pontuados de incursões marinhas curtas ocorridas durante a deposição dessa unidade (Varejão *et al.*, 2020; Ribeiro *et al.*, 2021).

A análise da estrutura da comunidade fossilífera realizada por Ribeiro *et al.* (2021) revela que o paleoambiente consistia em uma zona úmida lacustre sazonal semiárida onde fósseis autóctones e parautóctones eram predominantemente formados. A preservação excepcional é possibilitada pelo processo de sepultamento de tapete microbiano associado a flutuações de nível de base, permitindo inundações periódicas em grandes áreas rasas, ecologicamente organizadas em zonas aquáticas permanentes, ecótonos mesofíticos vizinhos, periodicamente inundados e habitats xéricos externos (Ribeiro *et al.*, 2021).

## **2.2 Diversidade paleoflorística do Grupo Santana**

Os estudos paleoflorísticos realizados na Bacia do Araripe, têm se intensificado e vêm contribuindo consideravelmente para ampliar o conhecimento sobre a paleoflora local. O registro de plantas fósseis na Bacia do Araripe vai desde o Jurássico Superior até o Cretáceo Inferior (SARAIVA *et al.*, 2010) sendo que a Formação Crato (Cretáceo Inferior) possui o maior número de descrições que as Formações Missão Velha (Jurássico) e Romualdo (Cretáceo) (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012).

A paleoflora do Grupo Santana, de maneira geral, inclui várias plantas com esporos, mas é dominada por plantas com sementes, incluindo gimnospermas e angiospermas (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; LIMA *et al.*, 2014; MOHR *et al.*, 2015; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; BATISTA *et al.*, 2018). De maneira global a vegetação durante o Cretáceo era constituída por aproximadamente 70% são gimnospermas, 35% são angiospermas e 5% são samambaias (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2003; SARAIVA *et al.*, 2015; SAYÃO *et al.*, 2015; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015).

As plantas fósseis da Formação Crato não são notáveis apenas devido à sua excelente preservação, mas são igualmente formidáveis em relação ao seu valor científico, que vem esclarecendo dúvidas sobre as interações e evolução paleoambientais e vegetais (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; MOHR *et al.*, 2015). Esta paleoflora é diversa e reflete o declínio das gimnospermas e a radiação das angiospermas (MOHR *et al.*, 2015) e essa transição parece ter se iniciado durante o Eocretáceo, em particular, na região Equatorial, situada em uma porção climática árida à semiárida e composta predominantemente por Cicadales, Bennettitales e Coniferales (Araucariaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, Taxodiaceae e Cheirolepidiaceae) (ALVIN, 1982; KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014).

Na Formação Crato muitos destes fósseis estão preservados praticamente completos, com raízes, caules, folhas, esporângios ou estruturas florais conectadas (MOHR; EKLUND, 2003; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014; MOHR *et al.*, 2015; COIFFARD *et al.*, 2019). Também há registros de folhas com indícios de interação inseto-planta (herbivoria) (SANTOS-FILHO *et al.*, 2017), além da presença de *macro-charcoal* de afinidade taxonômica com gimnospermas, evidenciando a ocorrência de paleoincêndios vegetacionais durante o Cretáceo (LIMA *et al.*, 2019).

### 2.2.1 Gimnospermas fósseis do Grupo Santana

As gimnospermas constituem o grupo de plantas dominantes na paleoflora da Bacia do Araripe (Tabela 1) (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014), representadas principalmente pelas Coniferales (Fig. 3). Duarte (1985) menciona pela primeira vez a ocorrência de *Brachyphyllum obesum* Heer e descreve *Brachyphyllum castilhoi* Duarte, 1985. *B. obesum* foi descrita pela primeira vez para o Eocretáceo de Portugal e sua ocorrência foi registrada inicialmente para a Formação Romualdo (DUARTE, 1985). Mais tarde, Kunzmann *et al.* (2004) relataram a presença desse gênero para a Formação Crato. Duarte (1985) descreveu a espécie *B. castilhoi* encontrada na Formação Romualdo e registrada posteriormente para a Formação Crato por Mohr *et al.* (2007). De acordo com a descrição, trata-se de um vegetal com ramos largos e cobertos completamente por escamas foliares, as folhas são pequenas e densamente imbricadas, seu ápice é anguloso, voltado ligeiramente para fora e recobrimdo a inserção da posterior (DUARTE, 1985).

Duarte (1993) relatou a ocorrência de um estróbilo de gimnosperma e o identificou como *Brachyphyllum insigne* Heer, 1881 até então conhecido apenas para o Jurássico Inferior da Sibéria (DUARTE, 1993; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Recentemente uma nova espécie de *Brachyphyllum* foi descrita para a Formação Crato. Trata-se da espécie *Brachyphyllum sattlerae* Batista; Kunzmann; Sá; Saraiva; Loiola, 2020, que apresenta ramo principal com ramos laterais anexados de forma oposta, as superfícies abaxiais das folhas rugosas, os estômatos distribuídos em fileiras longitudinais exceto próximo às margens da folha e escassos na base da folha e a aberturas estomáticas orientadas obliquamente (BATISTA *et al.*, 2020).

Em estudos realizados por Duarte (1993) também foram registradas escamas isoladas de cones de *Araucarites vulcanoi* Duarte e novos registros de coníferas de folhas de *Araucaria cartellei* Duarte. Kunzmann *et al.* (2004) descreveram fragmentos fósseis provenientes da Formação Crato, designados como *Araucariostrobus* Krasser, 1921 com base em um cone elíptico, indicando tratar-se de um espécime feminino e juvenil, além de registros de cones femininos de *Araucaria* sp., e ramos de folhas estéreis de *B. obesum* representando a família Araucariaceae.

A espécie *Tomaxellia biforme* Archangelsky aparece preservada na Formação Crato na forma de pequenos ramos heterófilos, de folhas decorrentes (com o limbo unido ao longo do ramo) parcialmente decorrentes, carnosas e arrançadas espiraladamente (KUNZMANN *et al.*,



2006). De acordo com Kunzmann *et al.* (2006), o gênero *Frenelopsis* sp. também compõe o registro de conífera da Formação Crato. Esta planta ocorre na forma de galhos caducos de ramificação esparsa, com pequenos ramos emergindo de forma dicotômica e alinhados num mesmo plano (KUNZMANN *et al.*, 2006).

Ainda da família Cheirolepidiaceae há a ocorrência da espécie *Pseudofrenelopsis capillata* Sucerquia; Bernardes-de-Oliveira; Mohr., 2015 caracterizada por apresentar ramos ramificados articulados com entrenós curtos e longos ocorrendo no mesmo ramo, entrenós curtos em posição basal do ramo, uma folha por nó, o arranjo de folhas em galhos apresenta-se em uma filotaxia espiral (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). Batista *et al.*, (2018) descreveram a espécie *Pseudofrenelopsis salesii* Batista; Kunzmann; Bezerra; Andrade; Sá; Loiola, 2018 da família Cheirolepidiaceae, proveniente da Formação Romualdo. A espécie foi designada com base em fragmentos que possuem entrenós com tamanho uniforme da base ao topo de cada ramo; uma folha por nó circundando completamente o caule (tipo 'fechado'), folhas consecutivas de um ramo formam uma hélice simples (BATISTA *et al.*, 2018). Embora *P. salesii* seja claramente distinto, ele compartilha uma série de características com outras espécies congêneras, *P. capillata* da Formação Crato é a mais semelhante (BATISTA *et al.*, 2018). No entanto, algumas características das espécies da Formação Romualdo, como entrenós de tamanhos uniformes, células subsidiárias não papiladas, estômatos espalhados por toda a folha e a presença de uma hipoderme a diferem de *P. capillata* (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015).

*Duartenia araripensis* Mohr; Schultka; Süß; Bernardes-de-Oliveira, 2012 é uma espécie endêmica da Formação Crato e possivelmente pertencente à Cheirolepidiaceae com ramos anexados lateralmente e um padrão de crescimento dicotômico. Sua madeira é densa e as folhas são espessas e semelhantes a escamas, com tricomas que podem estar relacionados com condições que refletem um clima sazonalmente seco (MOHR *et al.*, 2012).

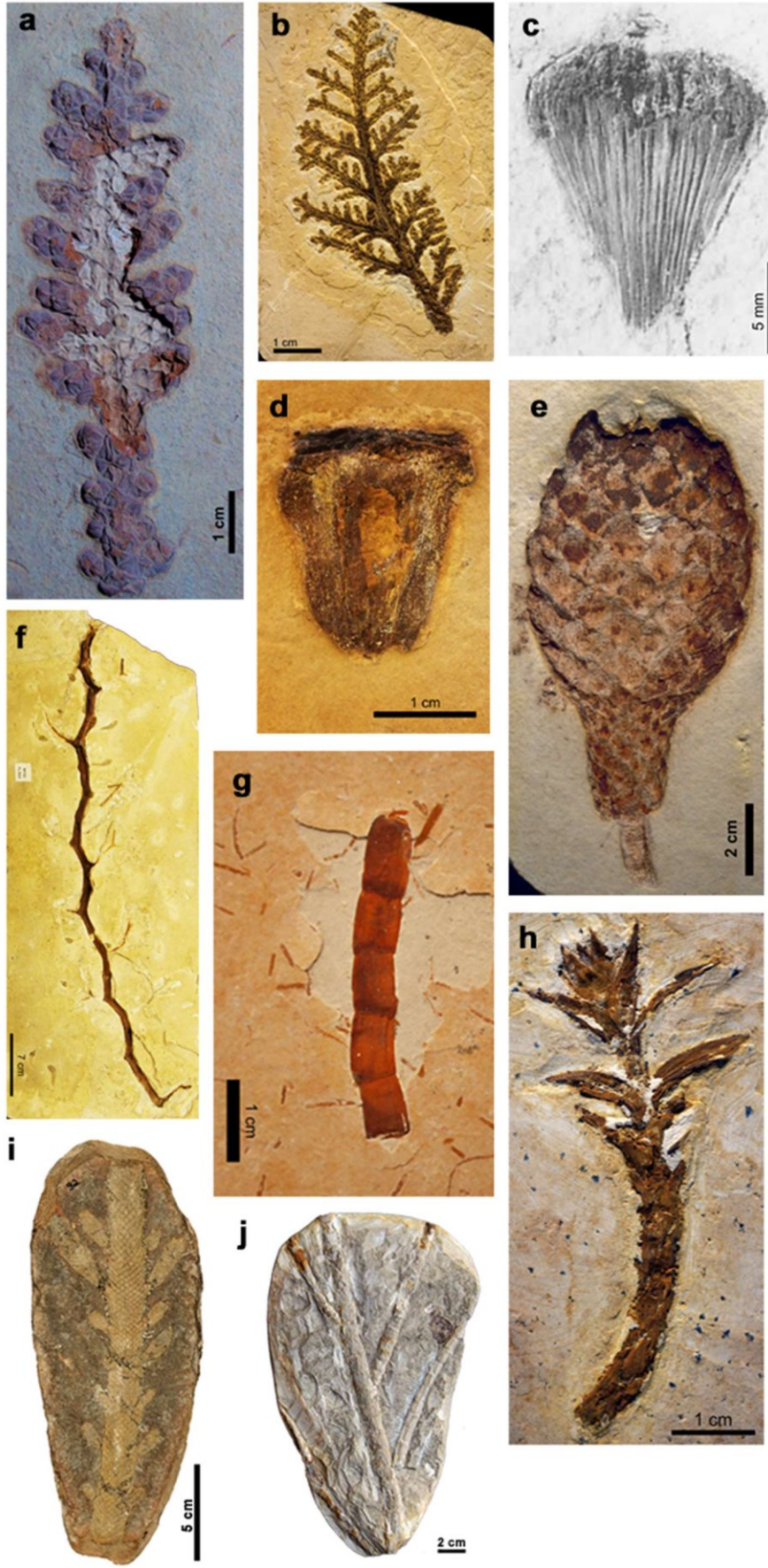


Figura 3: Coniferales do Grupo Santana. A) *Brachyphyllum satlarae* (Escala 1 cm) B) *Brachyphyllum obesum* (Escala 1 cm); C) *Araucaria* sp. (Escala 5 mm); D) *Araucarites vulcanoi* (Escala 1 cm); E) *Araucariostrobus* sp. (Escala 2 cm); F) *Duartenia araripensis* (Escala 7 cm); G) *Pseudofrenolopsis capillata* (Escala 1 cm); H) *Tomaxellia biforme* (Escala 1 cm); I) *Brachyphyllum castilhoi* (Escala 5 cm); J) *Pseudofrenolopsis salesii* (Escala 2 cm). Fonte: A: Retirado de Batista *et al.* (2020); B: C: Retirado de Kunzmann *et al.* (2004); D, E, F: Flaviana Lima, 2021; G: Retirado de Sucerquia *et al.* (2015); H: Flaviana Lima, 2021; I: Retirado de Taylor *et al.* (2009); J: Flaviana Lima, 2021.

As Gnetales representam, juntamente com Cheirolepidiaceae, um dos componentes mais típicos e representativos da palinoflora da Formação Crato, com alta diversidade e frequência de espécies (Fig. 4) (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014). A Ordem Gnetales é representada na Formação Crato, sobretudo, pela família Ephedraceae (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Kerkhoff e Dutra (2007) identificaram uma forma efedróide que designaram como *Ephedra paleoamericana* Kerkhoff; Dutra, 2007. Trata-se de um ramo articulado fértil, com ramificação dicasial, áfilo, com estriações longitudinais, cuja estrutura reprodutiva dotada de oito a dez brácteas lenhosas, de disposição verticilada e não conata seria sugestiva de estróbilo (KERKHOFF; DUTRA 2007).

Brotos vegetativos e férteis de uma planta com semente semelhante a um arbusto foram descritos como *Cearania heterophylla* Kunzmann; Mohr; Bernardes-de-Oliveira, 2009 para a Formação Crato. É uma possível gimnosperma com afinidades gnetaleanas, com folhas coriáceas, lanceoladas, de forma ovalar a cuneiforme ou quase circular, com margem inteira variando em tamanho, nervuras paralelas ou ligeiramente convergentes no ápice e o estróbilo terminal cercado por numerosas brácteas (KUNZMANN *et al.*, 2009).

Outra gnetaleana descrita com base em microfósseis da Formação Crato é a *Cariria orbiculiconiformi* Kunzmann; Mohr; Wilde; Bernardes-de-Oliveira, 2006 uma planta herbácea ou arbustiva, contendo ramos múltiplos e ramificados. Os ramos apresentam superfície estriada e nós proeminentes; folhas megáfilas ligadas a esses nós, estão dispostas pareadas sendo opostas intercruzadas, e os órgãos reprodutivos consistem em uma estrutura tripla em vários ramos axilares curtos (KUNZMANN *et al.*, 2011). Outro fóssil de Gnetales, *Friedsellowia gracilifolia* Löwe; Mohr; Coiffard; Bernardes-de-Oliveira, 2013 foi descrita para a Formação Crato, a partir de vários espécimes quase completos, incluindo plantas jovens e adultas. Os espécimes encontram-se bem preservados com raízes, ramos, folhas e órgãos reprodutivos. Uma planta totalmente crescida provavelmente alcançou mais de um metro de altura, exibindo um hábito gnetaleano articulado com caules longos e finos e folhas geralmente presas em espiral de quatro nos ramos laterais inferiores, além disso, os órgãos reprodutivos terminais consistem em cones (LÖWE *et al.*, 2013).

A família Welwitschiaceae está representada por quatro espécies na Formação Crato. Rydin *et al.*, (2003) designaram dois cotilédones como *Cratonia cotyledon* Rydin; Mohr; Friis. Dilcher *et al.* (2005) descreveram estruturas welwitschióides vegetativas e reprodutivas as quais denominaram: uma plântula, em estágio mais avançado do que a anterior, de *Welwitschiaprisca austroamericana* Dilcher; Bernardes- de- Oliveira; Pons; Lott, 2005 folhas isoladas de *Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher; Bernardes- de- Oliveira; Pons; Lott, 2005 e estróbilos masculinos de *Welwitschiostrobos murili* Dilcher; Bernardes- de- Oliveira; Pons; Lott. 2005. *C. cotyledon* consiste em dois cotilédones ovalados e grandes, arredondados na base e convexos no ápice, parcialmente sobrepostos e apresenta uma raiz e um canal lateral que serve para absorção de nutrientes (RYDIN; MOHR; FRIIS, 2003). A espécie *W. austroamericana* consiste em um eixo principal (redondo a ovoide) de onde partem dois cotilédones laterais. *W. brasiliense* que está representada por folhas alongadas de formato triangular, espessas e de textura coriácea; o ápice é agudo ou pode apresentar-se desgastado; sua largura máxima é na base, a qual pode ser semicircular ou curva; as nervuras são formadas por feixes vasculares subparalelos, convergentes, próximo ao ápice ou desaparecendo na margem (DILCHER *et al.*, 2005). *W. murili* consiste em cones reprodutivos terminais ou axilares, com um padrão de escamas pareadas e cruzadas, todas com vértice agudo, terminando em um cone central e dois ramos opostos e as escamas do cone são estriadas (DILCHER *et al.*, 2005).

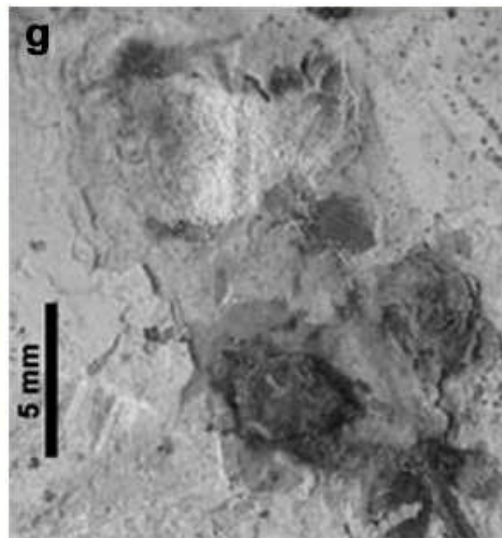
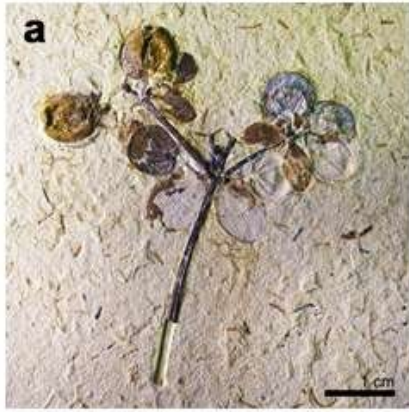


Figura 4: Gnetales da Formação Crato. A) *Cariria orbiculiconiformi* (Escala 1 cm); B) *Welwitschiaprisca austroamericana* (Escala 2 cm); C) *Welwitschiaprisca austroamericana* (Escala 2 cm); D) *Welwitschiostrobus murili* (Escala 1cm); E) *Cratonia cotyledon* (Escala 2 cm); F) *Cearania heterophylla* (Escala 1 cm); G) *Ephedra paleoamericana* (Escala 5 mm); H) *Welwitschiophyllum brasiliense* (Escala 7 cm). Fonte: A, B Flaviana Lima, 2021; C: Retirado de Löwe *et al.* (2013); D, E: Retirado de Dilcher *et al.* (2005); F: Flaviana Lima, 2021; G: Retirado de Kerkhoff & Dutra (2007); H) Flaviana Lima, 2021.

Gimnospermas de afinidade incerta compõem o registro florístico do Grupo Santana (Fig. 5). Duarte (1985) menciona a espécie *Podozamites lanceolatus* (Lindley & Hutton) Schimper, 1885 descrevendo-a apenas com base nos caracteres macroscópicos das folhas. O material consistia apenas em folhas destacadas referidas como pertencentes à família Podozamitaceae. Além disso, caracterizou-a como uma folha oblonga linear, de base constricta, de onde partem as nervuras tornando-se paralelas na região mediana e convergindo no ápice agudo (DUARTE, 1985). Kunzmann *et al.* (2004) também descreveram o primeiro registro no Hemisfério Sul do morfogênero extinto *Lindleycladus* Harris, 1979. Esse morfotipo apresenta características semelhantes a *Podozamites*, com folhas dispostas em hélice simples, densamente dispostas na parte apical, são dorsoventralmente achatadas e lanceoladas (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004).

Os ramos estéreis e férteis de um vegetal com sementes da Formação Crato foram descritos como *Novaolindia dubia* Kunzmann; Mohr; Bernardes-de-Oliveira, 2007. Esses ramos são delgados com folhas dimórficas e pequena estrutura fértil terminal composta por vários órgãos semelhantes a cápsulas, as folhas possuem forma trilobada, fixadas em pares opostos em arranjo decussado ou simples, lanceoladas a oblanceoladas ou obovadas, em disposição helicoidal (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2007). A combinação incomum de caracteres é discutida e pode indicar que os fósseis pertencem a um grupo de plantas com sementes gimnospérmicas até então desconhecidas (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2007).

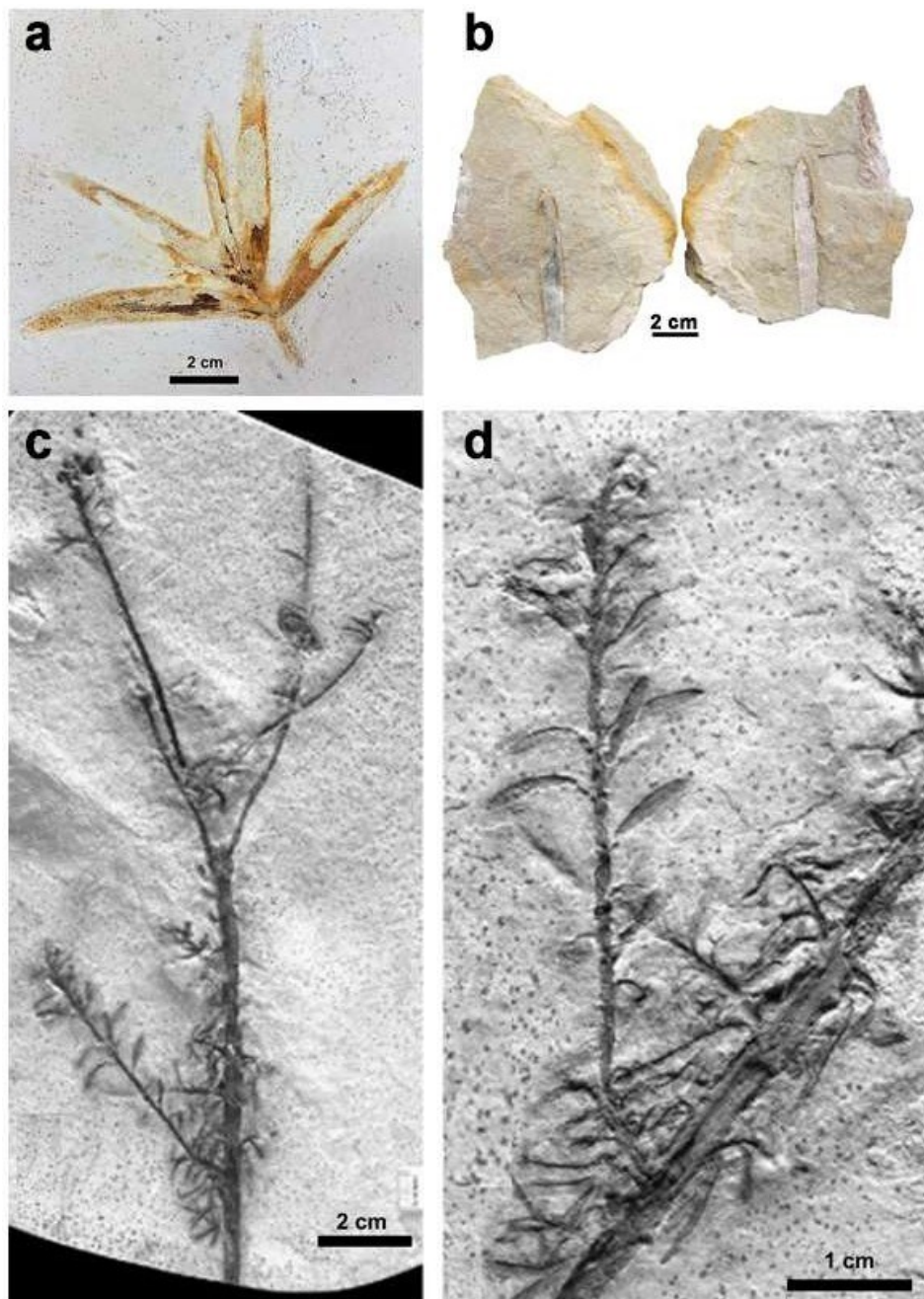


Figura 5: Gimnospermas *incertae sedis* do Grupo Santana. A) *Lindleycladus* (Escala 2 cm); B) *Podozamites lanceolatus* (Escala 2 cm); C), D) *Novaolindia dubia* (Escala 2 cm). Fonte: A: B: C: Retirado de Kunzmann *et al.* (2007).

Tabela 1. Gimnospermas descritas para o Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Ordem	Espécie	Referência
Coniferales	Estróbilo de <i>Brachyphyllum insigne</i>	Duarte, 1993
	<i>Araucarites vulcanoi</i>	Duarte, 1993
	<i>Brachyphyllum castilhoi</i>	Duarte, 1985; Mohr <i>et al.</i> , 2007

	<i>Brachyphyllum obesum</i>	Duarte, 1985; Kunzmann <i>et al.</i> , 2004; Batista <i>et al</i> 2017
	<i>Araucariostrobus</i> sp.	Kunzmann <i>et al.</i> , 2004
	<i>Araucaria</i> sp.	Kunzmann <i>et al.</i> , 2004
	<i>Tomaxellia biforme</i>	Kunzmann <i>et al.</i> , 2006
	<i>Frenelopsis</i> sp.	Kunzmann <i>et al.</i> , 2006
	<i>Duartenia araripensis</i>	Mohr <i>et al.</i> , 2012
	<i>Pseudofrenolopsis capillata</i>	Sucerquia <i>et al.</i> , 2015
	<i>Pseudofrenelopsis salesiis</i>	Batista <i>et al.</i> , 2018
	<i>Brachyphyllum sattlerae</i>	Batista <i>et al.</i> , 2020
Gnetales	<i>Cratonia cotyledon</i>	Rydin <i>et al.</i> , 2003
	<i>Welwitschiaprisca austroamericana</i>	Dilcher <i>et al.</i> , 2005
	<i>Welwitschiophyllum brasiliense</i>	Dilcher <i>et al.</i> , 2005
	<i>Welwitschiostrobus murili</i>	Dilcher <i>et al.</i> , 2005
	<i>Ephedra paleoamericana</i>	Kerkhoff; Dutra 2007
	<i>Cearania heterophylla</i>	Kunzmann <i>et al.</i> , 2009
	<i>Cariria orbiculiconiformis</i>	Kunzmann <i>et al.</i> , 2011
	<i>Friedsellowia gracilifolia</i>	Lowe <i>et al.</i> , 2013
Gimnospermas <i>incertae sedis</i>	<i>Podozamites lanceolatus</i>	Duarte, 1985
	<i>Lindleycladus</i> sp.	Kunzmann <i>et al.</i> , 2004
	<i>Novaolinda dubia</i>	Kunzmann <i>et al.</i> 2007

Fonte: Elaborado pelo autor.

### 2.3 Sistemática paleobotânica

O enquadramento taxonômico das floras passadas pode ocorrer por meio de morfotipos e estes pertencem a uma categoria taxonômica informal e independente do sistema Nomenclatural proposto por Linnaeus (LAWG, 1999). A sistemática paleobotânica segue um sistema de classificação informal, mas ainda assim, tenta ajustar-se ao sistema de classificação dos vegetais da sistemática botânica atual, denominado *Angiosperm Phylogeny Group IV*, no qual a organização natural dos vegetais é baseada nas relações evolutivas válidas, identificando linhagens de organismos ou clados que atingiram alguma vantagem evolutiva (APG IV).

Folhas preservadas em assembleias mais jovens que o Eoceno, podem ser analisadas com a mesma metodologia classificatória utilizada para os táxons modernos. Já para formas anteriores ao Terciário Médio, cujas afinidades não são evidentes, aconselha-se o uso do termo morfôgênero, uma sistemática artificial e embasada apenas na morfologia (DUTRA; BOARDMAN, 2004). De acordo com Lawg (1999) no caso de vegetais fósseis, algumas plantas dependendo do estágio de vida podem produzir diferentes tipos de folhas e se essas



forem encontradas isoladas dos ramos, como é frequentemente observado, podem ser classificadas como diferentes morfoespécies ou morfotipos.

Uma solução proposta por Ellis *et al.* (2009) com duas abordagens diferentes foi desenvolvida para resolver alguns dos problemas relacionado a classificação de folhas fósseis. A primeira solução resulta em um método que é o estudo de múltiplos órgãos, isto é, folhas que em uma assembleia fossilífera são atribuídas a uma determinada espécie de planta porque se encontra preservada em conjunto ou porque elas coocorrem em muitas outras assembleias fossilíferas. No entanto, este método não se mostra eficaz uma vez que a maioria das folhas fósseis não são encontradas associadas a outros órgãos. A segunda solução proposta resulta na identificação sistemática com base nas folhas fósseis isoladas, que com base em caracteres informativos da arquitetura foliar, permitem estabelecer afinidades taxonômicas (LAWG, 1999; DUTRA; BOARDMAN, 2004; ELLIS *et al.*, 2009).

O morfogênero extinto *Podozamites* é característico do Mesozoico (DUARTE, 1985; SHI *et al.*, 2018) e esteve presente em todos os continentes (DOLUNDENKO, 1967). Até então os seus restos foliares não haviam sido citados para o continente Antártico, no entanto, Cantrill e Falcon-Lang (2001) citaram a presença desse gênero para os estratos da Ilha de Alexander. Em seguida, Kvacsek e Sakala (2012) trazem novas evidências da presença de *Podozamites* vel *Lindleycladus* sp., proveniente da Antártica.

*Podozamites* é um morfogênero descrito por Braun (1843) com folhas pinadas, folíolos arranjados alternadamente com uma base atenuada, nervuras que surgem da base e correm paralelas no limbo até o ápice. Inicialmente, Braun (1843) incluía duas espécies nesse gênero: *Podozamites distans* (Presl) Braun, 1843 e *Podozamites lanceolatus* (Lindley e Hutton) Braun, 1843 do Jurássico Médio de Yorkshire, Reino Unido. Uma nova caracterização foi dada por Schimper (1870) como um gênero de folhas médias, raque tênue, folíolos distanciados, oblongo, oval e oblongo linear, ápice obtuso, acuminado ou arredondado, base sulcada gradualmente, estreita, subpedicelada, decídua, nervuras na base dicotômica, em seguida ereta, paralelas, convergindo no ápice.

A posição sistemática do gênero *Podozamites* até agora permanece obscura (DOLUNDENKO, 1967; POLE *et al.*, 2016). Nathorst (1911) foi o primeiro a demonstrar que as folhas de *Podozamites* sp. não são pinadas e que se arranjam helicoidalmente. Florin (1953) discutiu a mudança de opinião de Nathorst (1911) que atribui *Podozamites* sp., uma folha cicadófito pinada à ideia de que seria um broto de coníferas carregando folhas simples e dispostas helicoidalmente em ramos caducos.

Harris (1935) alertou contra a classificação de folhas fósseis isoladas dentro de *Podozamites* sp. na ausência de detalhes sobre a cutícula ou se os espécimes são apenas de folhas soltas, sem conexão orgânica com o ramo. No Triássico Superior e Jurássico Superior do Hemisfério Norte, as folhas de *Podozamites* sp. são frequentemente associadas às estruturas reprodutivas de *Cycadocarpidium* e *Swedenborgia* por serem encontrados provenientes dos mesmos estratos (HARRIS, 1937). Assumindo que estavam conectados, nesse sentido, *Podozamites* pode ser visto como um gênero da família Podozamiaceae ou mais recentemente, da Voltziaceae ou Podocarpaceae, mas a taxonomia permanece indefinida (ESCAPA *et al.*, 2010; POLE *et al.*, 2016).

De acordo com Shi *et al.* (2018), o gênero *Podozamites* corresponde a folhas de uma conífera Voltzialesana, mas suas características epidérmicas são pouco compreendidas porque sua cutícula é extremamente delicada (HARRIS, 1935; FLORIN, 1953; DOLUNDENKO, 1967; POLE *et al.*, 2016; SHI *et al.*, 2018). A pouca atenção dada à epiderme foliar das espécies de *Podozamites* pode ser explicada pelo fato de a cutícula nessas folhas ser muito fina, extremamente rara quando fossilizada e, se preservada em uma impressão, facilmente destruída (DOLUNDENKO, 1967). Portanto, cada nova descoberta de folhas de *Podozamites* sp. com a cutícula preservada é de grande valor (DOLUNDENKO, 1967; SHI *et al.*, 2018). As diferenças na estrutura estomática das espécies de *Podozamites* e demais gêneros morfológicamente semelhantes podem fornecer os meios mais inequívocos de distinguir este gênero e sugerir relações com diferentes grupos de plantas mesozoicas, além de contribuir para a compreensão do que ocasionou sua extinção e surgimento de novos grupos.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

O material analisado consiste em fragmentos de folhas fósseis proveniente Bacia do Araripe. Os espécimes aqui utilizados encontram-se depositados nas coleções do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (LPU), localizado no Município de Crato – Ceará, e do Museu de Paleontologia Plácido Cidades Nuvens (MPPCN), localizado no Município de Santana do Cariri – Ceará. Os fragmentos foliares encontram-se preservados nas camadas de calcário laminado da Formação Crato, nos quais alguns exemplares apresentam coloração cinza e outros uma tonalidade amarronada. O processo de fossilização se deu em forma de compressão foliar e, em alguns casos, apenas a impressão da folha pode ser observada.

A presença dos fragmentos vegetais foi bastante expressiva. No total foram analisados 57 espécimes preservados nos calcários laminados da Formação Crato. Destes, 27 espécimes estão depositados na coleção do LPU, e 30 no acervo do MPPCN. Apenas 9 espécimes apresentaram estruturas preservadas além de uma leve impressão de folha parcialmente preservada, com detalhes apenas do comprimento, largura e, em alguns casos, disposição das nervuras na superfície foliar. Para descrição dos caracteres macroscópicos as folhas fósseis foram inicialmente fotografadas com Máquina fotográfica Cannon EOS 60D, em seguida todo o material foi preparado mecanicamente de acordo com as necessidades e quantidade de sedimento depositado sobre os espécimes. Para isso, foram utilizados materiais como caneta pneumática, agulhas finas e ponteiras. Depois de finalizada a preparação de todos os espécimes, estes foram novamente fotografados para então serem realizadas as medições. Análises complementares foram realizadas por meio de observação com auxílio de um estereomicroscópio Leica série E, para descrição das feições morfológicas da arquitetura foliar (Fig. 3A).

Os espécimes foram avaliados quanto à:

- a) Sua organização foliar;
- b) Forma laminar;
- c) Forma do ápice;
- d) Forma da base;
- e) Número de nervuras.

Foram removidos pequenos fragmentos de 9 espécimes para serem examinados em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) no Laboratório de Caracterização de Materiais da Universidade Federal do Cariri (UFCA). Para os estudos microscópicos da epiderme foliar foi utilizada a metodologia de Kerp (1990). Nessa metodologia as cutículas foram limpas até se

tornarem livres de partículas de sedimentos aderentes, mais ou menos translúcidas e livres de material vegetal (KERP, 1990). Para isso, foi realizado o tratamento com ácido clorídrico (HCl) a 5%. Após o tratamento com ácido, as cutículas foram lavadas com água e após secagem, foram encaminhadas para o procedimento de clareamento com hipoclorito de sódio a 5% (NaHClO<sub>2</sub>). Para análise epidérmica das cutículas as amostras foram montadas em *stubs* com fita de carbono (Fig. 3B) e metalizadas para então serem analisadas no Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), marca Tescan, modelo VEGA3 (Fig. 3C, D).

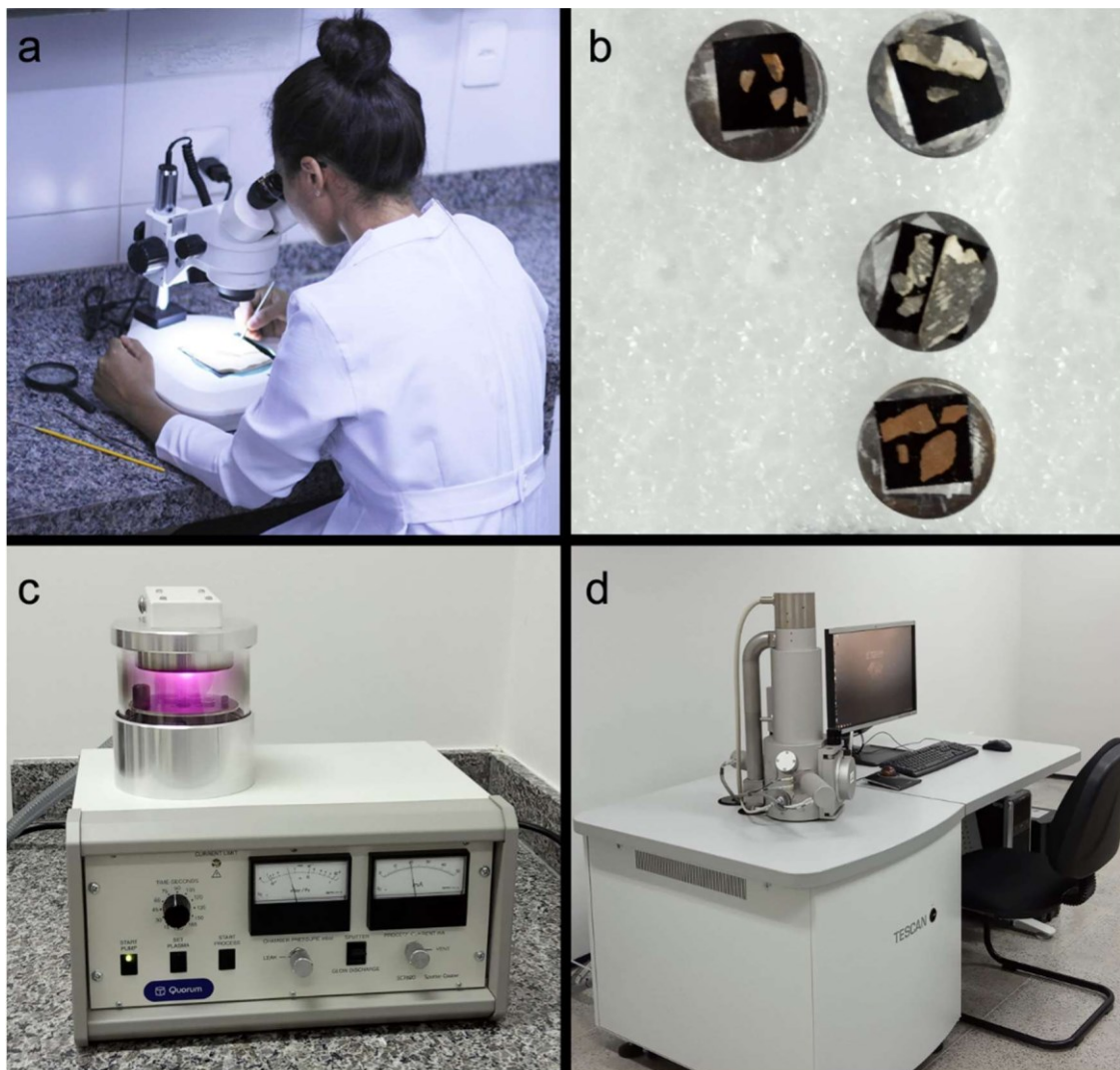


Figura 6: A) Descrição dos caracteres macroscópicos das folhas e remoção de fragmentos para análises da epiderme. B) Amostras presas em fitas de carbono pra serem metalizadas e encaminhados ao MEV. C) Amostras sendo metalizadas. D) Microscópio Eletrônico de Varredura.

## 4 RESULTADOS

Os resultados encontram-se em dois manuscritos, os quais serão submetidos às revistas com Qualis B1, de acordo com o regimento do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

O primeiro manuscrito intitulado “***Podozamites*, um morfogênero extinto do Mesozoico**” foi elaborado com os dados obtidos a partir do levantamento bibliográfico de todas as espécies de *Podozamites* com estruturas morfológicas e epidérmicas descritas. Será submetido à revista Journal of South America Earth Science (ISSN: 0895-9811), Qualis B1 em Biodiversidade.

O segundo manuscrito intitulado “**Novos dados sobre a diversidade dos morfotipos foliares provenientes da Formação Crato, Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior**” foi elaborado a partir de descrições macro e microscópicas dos restos foliares da coleção do Laboratório de Paleontologia da URCA e Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens atribuídos à *Podozamites lanceolatus* e *Lindleycladus* sp. provenientes da Formação Crato, Bacia do Araripe. O manuscrito será submetido à revista Review of Palaeobotany and Palynology (ISSN: 0034-6667), Qualis A2 em Biodiversidade.

## 4.1 Primeiro manuscrito

### *Podozamites*, um morfogênero extinto do Mesozoico

Ana Maria de Souza Alves\*, Flaviana Jorge de Lima, Antônio Álamo Feitosa Saraiva

Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Laboratório de Paleontologia, Universidade Regional do Cariri, Rua Cel. Antônio Luís, 1161, Pimenta, Crato, Ceará, Brasil, 63105-000; anamariadesouza50@gmail.com; flaviana.jorge@ufpe.br; alamocariri@yahoo.com.br.

\*Autor correspondente: anamariadesouza50@gmail.com

### **Resumo**

O gênero *Podozamites* foi amplamente diversificado durante o Mesozoico. Era uma planta dominante em muitas áreas de planícies, existindo poucas assembleias fossilíferas de plantas dessa época que não incluam registros de *Podozamites*. A fragilidade da cutícula tem contribuído para que as descrições das espécies desse gênero sejam incompletas, contando apenas com dados dos caracteres de morfologia foliar. Embora os fragmentos de *Podozamites* tenham atingido uma amplitude estratigráfica e geográfica considerável, trabalhos com descrições fidedignas de folhas de *Podozamites* são escassas. Este trabalho tem como objetivo fazer um levantamento dos morfotipos foliares atribuídos ao gênero *Podozamites* conhecidas com base em seus caracteres macro e microscópico, analisando distribuição estratigráfica e geográfica do gênero.

**Palavras-chave:** Morfotipos foliares, Bacia do Araripe, Coníferas, Hemisfério Sul, Cretáceo.

## Introdução

Estudos anteriores sobre coníferas mesozoicas concentraram-se principalmente no Hemisfério Norte, no entanto, durante as últimas décadas, as coníferas do Hemisfério Sul estão sendo intensamente estudadas (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004; MOHR *et al.*, 2012; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; BATISTA *et al.*, 2017; BATISTA *et al.*, 2018). Durante o início do Cretáceo, muitas famílias de coníferas, como Araucariaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae (incluindo Taxodiaceae) e Cheirolepidiaceae estavam presentes em todo o mundo (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004). Atualmente, quatro famílias de coníferas crescem no Hemisfério Sul, sendo três delas na América do Sul: Araucariaceae, Cupressaceae e Podocarpaceae (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004).

A família Podocarpaceae era relativamente diversa no Mesozoico do Hemisfério Sul, compreendendo vários táxons extintos e viventes, dentre eles os gêneros *Retrophyllum* e *Nageia* (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004). As espécies estão distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais de ambos os hemisférios, embora atinjam seu maior desenvolvimento no Hemisfério Sul, estendendo-se ao Norte até a China, Japão, México, América Central e Caribe (PAGE, 1990; ZAMUDIO, 2002). A família Araucariaceae atualmente é exclusiva do Hemisfério Sul, com três gêneros, *Araucaria*, *Agathis* e *Wollemia*, e os registros fósseis de *Agathis* e *Wollemia* parecem estar restritos à Austrália e Nova Zelândia (FARJON, 1998, KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004). Devido à sua distribuição atual, a família Araucariaceae é considerada pertencente ao Hemisfério Sul com uma área de relíquia típica do Gondwana (PAGE, 1990; KUNZMANN, 2007). Cupressaceae ocorre em todos os continentes, exceto na Antártica, e compreende 162 espécies em 32 gêneros. A família tem um registro fóssil bem estudado que remonta para o Jurássico (MAO *et al.*, 2012).

Apesar de extinto, um grupo bem-sucedido de conífera do Mesozoico é *Podozamites* (POLE *et al.*, 2016). O registro de *Podozamites* sp. vai desde o Permiano até o Cretáceo (ANDERSON; ANDERSON, 1985; DIMICHELE *et al.*, 2001), sendo este morfotipo um dos mais comuns do Mesozoico, estendendo-se pelo Triássico Superior ao Cretáceo Inferior em floras da Laurásia (BELL, 1956; DOLUNDENKO, 1967; DOBRUSKINA, 1982; MACLEOD; HILLS, 1990; CORNET; OLSEN, 1990; POLE *et al.*, 2016; SHI *et al.*, 2018). Os exemplares de *Podozamites* com folhas articuladas no caule são raros, sendo mais comum a ocorrência de folhas isoladas (DUARTE, 1985; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Embora seus restos

foliares tenham sido encontrados em todos os continentes (DOLUNDENKO, 1967; VAN WAVEREN *et al.*, 2002; KVACEK; SAKALA, 2012; POLE *et al.*, 2016; SHI *et al.*, 2018), no Gondwana esse registro é aparentemente reduzido (WIELAND, 1925; ANDERSON; ANDERSON, 1985; BALDONI, 1981; DUARTE, 1985; DUTRA; BATTEN, 2000). Na América do Sul, os seus restos são citados para a Formação Romualdo, Bacia do Araripe e os fragmentos de *Podozamites* referidos como pertencentes à família Podozamitaceae (DUARTE, 1985). Os espécimes citados são designados como *Podozamites lanceolatus*, no entanto, somente as características cuticulares permitem distingui-lo de *Lindleycladus*, gênero morfológicamente idêntico (HARRIS, 1979), que posteriormente foi descrito para a Formação Crato, da Bacia do Araripe (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004).

O presente trabalho teve por objetivo realizar o levantamento da ocorrência do gênero *Podozamites* para melhor compreender a distribuição geográfica e estratigráfica das espécies que compõe este gênero e entender quais os caracteres anatômicos e morfológicos permitem classificá-las corretamente, além de entender quais fatores estiveram relacionados à sua diversificação, por meio de uma revisão sistemática da literatura especializada.

### **A problemática do gênero *Podozamites***

O morfogênero *Podozamites* pode estar contido na família Podozamitaceae, contudo, mais recentemente, foi sugerido pertencer às famílias Voltziaceae ou Podocarpaceae (POLE *et al.*, 2016). Para Shi *et al.* (2018) *Podozamites* é considerado um tipo de folha de uma conífera voltzialesana, mas suas características epidérmicas que podem classificá-los adequadamente são pouco conhecidas. De acordo com Harris (1979), os gêneros *Podozamites*, *Lindleycladus* e *Angariella* pertencem à Podozamitaceae, família que consistia em vários morfogêneros férteis e vegetativos, como *Swedenborgia* e *Cycadocarpidium*. Atualmente *Swedenborgia* e *Cycadocarpidium* são referidos ao clado Voltziaceae-Taxodiaceae (GRAUVOGEL-STAMM, 1978), no entanto, os morfogêneros vegetativos *Podozamites* e *Lindleycladus*, são na verdade coníferas de afinidade desconhecida (*Incertae sedis*) (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004).

A classificação de morfogênero deve ser atribuída apenas para aqueles ramos estéreis para os quais as afinidades são desconhecidas e substituir os ramos estéreis em novos morfogêneros, uma vez conhecidas as estruturas reprodutivas (HARRIS, 1979). Do Triássico ao Jurássico do Hemisfério Norte, *Podozamites* sp. é regularmente associado às estruturas reprodutivas de *Cycadocarpidium* e *Swedenborgia* (HARRIS, 1935; KON'NO, 1961;



ANDERSON, 1978). No Hemisfério Sul (Gondwana) foram encontradas ocorrências triássicas da morfologia de *Podozamites* associadas a estruturas reprodutivas relacionadas à *Cycadocarpidium* e *Swedenborgia* (ANDERSON, 1978; ESCAPA *et al.*, 2010). Neste sentido, *Podozamites* pode ser visto como um gênero da família Podozamitaceae, ou mais recentemente Voltziaceae ou Podocarpaceae (ESCAPA *et al.*, 2010). As estruturas reprodutivas que estavam associadas à *Podozamites* no início do Cretáceo até então eram desconhecidas, pois tanto *Cycadocarpidium* quanto *Swedenborgia* estavam extintos ou altamente restritos nesse período, no entanto *Podozamites* ainda se encontrava amplamente diversificado (DUARTE, 1985; KNOBLOCH; KVAEK, 1997; ESCAPA *et al.*, 2010; KVACEK; SAKALA, 2011; POLE *et al.*, 2016; SHI *et al.*, 2018). De acordo com Herrera *et al.* (2020) nos estratos do Cretáceo Inferior da Mongólia há evidência que sugerem que as plantas que produziram os cones de *Krassilovia mongolica* apresentavam folhas alongadas de *Podozamites*. Estômatos idênticos são presentes em folhas largas, lineares e paralelinérveas atribuídas a *Podozamites harrisii*, fornecendo evidências de que *K. mongolica* e *P. harrisii* são os cones de sementes e folhas da mesma planta extinta. No Hemisfério Norte *Podozamites* também é frequentemente encontrado em estratos do Triássico Superior e do Jurássico Inferior em associação com certos gêneros de cones, nesse sentido este gênero poderia estar contido dentro das Araucariaceae (ANDERSON, 1978).

Vale ressaltar que folhas de *Podozamites* são relatadas para várias regiões durante o Cretáceo. Na Colômbia, por exemplo, há registro deste morfogênero embora sem análise da epiderme (VAN WAVEREN *et al.*, 2002). A flora do sul da Tunísia da mesma idade da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior (Aptiano Superior-Albiano Inferior) compartilha vários táxons com a flora da Formação Crato, entre eles *Podozamites* e várias angiospermas (BARALE; OUAJA, 2001). No final do Albiano, da Ilha de Alexander na Antártida várias espécies de Araucariaceae, Podocarpaceae e Cupressaceae, e os morfogêneros *Podozamites*, *Elatocladus*, *Brachyphyllum* também foram identificados e compõem 15% da diversidade de espécies deste local (CANTRILL; FALCON-LANG, 2001). No início do Cretáceo, vários fragmentos de *Podozamites* também foram descritos, dentre eles as folhas dos estratos australianos (CANTRILL, 1991) e do Extremo Oriente Russo (POLE *et al.*, 2016).

Como enfatizado por Dolundenko (1967) o estudo da estrutura da epiderme foliar de *Podozamites* é importante em dois aspectos: primeiro porque certas espécies de *Podozamites* são morfologicamente semelhantes entre si e cada uma delas geralmente tem uma faixa estratigráfica muito ampla. O estudo da epiderme, portanto, permite definir as espécies existentes com mais clareza e a distinguir espécies que tiveram um alcance estratigráfico mais

estreito; segundo, esses estudos irão contribuir para classificação a posição sistemática do grupo *Podozamites*.

A maioria das coníferas existentes possui uma folhagem relativamente pequena e com uma única nervura (POLE *et al.*, 2016). A morfologia das folhas de *Podozamites* quanto à forma e o número de nervuras são classificadas como lanceoladas e paralelinérveas, semelhante aos gêneros extintos *Agathis* (Araucariaceae) e *Nageia* (Podocarpaceae), embora o grau de constrição da base foliar seja mais variável em *Podozamites* (CANTRILL, 1991; POLE *et al.*, 2016).

## **Metodologia**

O método de elaboração do estudo consistiu na análise de dados coletados de duas fontes diferentes: a primeira foi pesquisa bibliográfica em literaturas paleobotânicas especializadas (artigos, livros); e a segunda foram feitas análises de dados eletrônicos com informações relacionadas ao registro do gênero *Podozamites* (e gêneros semelhantes) durante o Mesozoico no Hemisfério Sul no Banco de Dados PaleoBiodiversidade (PBDB; paleobiodb.org).

O levantamento bibliográfico resultou na listagem de 43 estudos publicados nas plataformas Google Acadêmico, Scielo e Periódicos (Portal da CAPES). Estes trabalhos abordam a diversidade do gênero *Podozamites*, bem como os principais caracteres diagnósticos das espécies pertencentes a este gênero, além de analisar as variações geográficas e estratigráficas. Para isso uma tabela foi compilada para apresentação das informações referentes aos caracteres morfológicos, anatômicos, estratigráficos e geográficos das espécies com descrições completas, que apresentam estudos epidérmicos com análises minuciosas que possibilitam analisar a estrutura estomática das folhas, por ser a orientação dessa estrutura a principal característica que distingue o gênero *Podozamites* de outros gêneros morfológicamente semelhantes.

Foi elaborado um mapa de distribuição do gênero *Podozamites* para melhor compreender seu surgimento, distribuição e extinção ao longo do tempo geológico, demonstrando sua diversificação em cada período com bases nos registros da literatura e do Banco de Dados de PaleoBiodiversidade.

## **Resultados e discussão**

Com base no levantamento foi possível encontrar apenas 5 espécies de *Podozamites* até o momento descritas com análises morfológicas e epidérmicas dos restos foliares, de um total de 64 espécies, o que de certa forma é um número relativamente pequeno tendo em vista amplitude geográfica e estratigráfica deste gênero (Tabela 1).

Muitas morfoespécies de *Podozamites* foram descritas e posteriormente foi constatado tratar-se de uma mesma espécie, como exemplo temos as espécies de *P. ex gr. lanceolatus* (KRASSILOV, 1967) semelhante às folhas de *P. doludenkoa* em suas características morfológicas e epidérmicas. Doludenko (1967) também descreveu folhas de *Podozamites* da Bacia Bureya, do Extremo Oriente Russo. Ele descreveu como *P. aff. eichwaldii* o material que anteriormente havia sido descrito como *P. lanceolatus* (EICHWALD, 1865). Acredita-se que as folhas encontradas na Bacia de Bureya com estrutura epidérmica estudada não devam ser descritas como *P. aff. Eichwaldii*. Morfologicamente e em características epidérmicas, as folhas da Bacia Bureya são idênticas às folhas de *P. doludenkoa* (NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017). A estrutura epidérmica das folhas-tipo de *P. eichwaldii* e *P. lanceolatus* permanece desconhecida. A orientação dos estômatos de *P. agardhianus* e *P. schenkii* também são desconhecidas, pois os estômatos apresentam-se mal preservados e suas estruturas são duvidosas.

Tabela 1. Caracteres morfológicos e epidérmicos básicos de folhas de *Podozamites* do Mesozoico

Espécie	Tamanho da folha (mm)	Número de nervuras (mm)	Ápice	Orientação dos estômatos	Localização	Idade/Período
<i>P. distans</i> (Presl) Braun	60-100 x 5.6-12	2-3	Agudo	Transversal, raramente oblíquo a Longitudinal	Groenlândia	Triássico Superior
<i>P. punctatus</i> Harris	50-100 x 4-12	1-2	Agudo para obtuso	Transversal	Groenlândia	Jurássico Inferior
<i>P. doludenkoa</i> e Nosova et al.,	50-65 x 10-23	1-2	Agudo para obtuso	Transversal, raramente Oblíquo	Cazaquistão	Jurássico Médio-Jurássico Inferior
<i>P. irkutensis</i> Nosova et al.,	40-60 x 5-7.6	2	Agudo para obtuso	Transversal, Oblíquo	Sibéria Oriental, Rússia	Jurássico Médio
<i>P. harrisii</i> Shi et al.,	16-43 x 4-6	1-2	Agudo para obtuso	Transversal, às vezes levemente oblíquos	Mongólia	Cretáceo Inferior

Fonte: Retirado de Harris (1926); Harris (1935); Krassilov (1967); Doludenko (1967); Anderson (1978) Bugdaeva (1995); Nosova et al. 2017; SHI et al. (2018).

As espécies de *Podozamites* distinguem-se das espécies dos outros gêneros com morfologia semelhante pela sua estrutura epidérmica, com uma cutícula extremamente delicada e a orientação transversal dos estômatos. No entanto, foi possível perceber com base nas descrições que os estômatos das espécies de *Podozamites* não se apresentam predominantemente arranjados de forma transversal. Nas folhas da espécie-tipo *P. distans* os estômatos são orientados transversalmente, obliquamente ou longitudinalmente; em *P. doludenkoae* os estômatos são transversalmente e longitudinalmente arranjados, e em *P. irkutensis* os estômatos são orientados obliquamente (Figura 1). Além dessas pequenas diferenças nas estruturas epidérmicas, no arranjo dos estômatos, diferem também por sua morfologia. As diferenças são observadas tanto no tamanho da folha como no tipo de ápice.

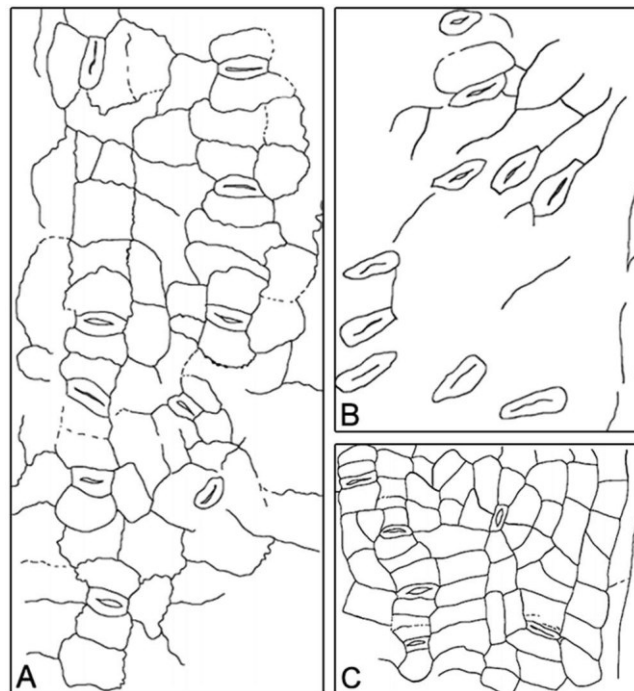


FIGURA 1: Desenhos interpretativos das cutículas das espécies de *Podozamites*. A) estômatos de *P. distans* orientados transversalmente, obliquamente ou longitudinalmente. B) estômatos de *P. irkutensis* são orientados obliquamente. C) estômatos de *P. doludenkoae* transversalmente e longitudinalmente arranjados. Modificado de NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017.

O gênero *Podozamites* é predominantemente caracterizado como um morfotipo característico do Mesozoico, no entanto, a ocorrência global mais antiga de *Podozamites* no banco de dados PBDB e na literatura são referentes ao Permiano (ANDERSON; ANDERSON, 1985; DIMICHELE *et al.*, 2001) (Figura 2), momento em que o gênero começou a se

diversificar. De acordo com Dimichele *et al.* (2001) os fragmentos de *Podozamites* eram comuns em floras permianas do Texas.

*Podozamites* se espalharam rapidamente no Triássico (o Banco de Dados PaleoBiodiversidade PBDB tem mais de 70 registros), com concentração no sul da China, mas estendendo-se ao norte, até a Sibéria. Nessa época, *Podozamites* se tornaram uma planta dominante em muitas áreas de planícies, existindo atualmente poucas assembleias de fósseis de plantas dessa época que não incluam registros de *Podozamites* (POLE *et al.*, 2016).

Globalmente, houve uma importante renovação da vegetação em resposta ao evento da fronteira Triássico-Jurássico. No leste da Ásia, vários gêneros desapareceram e alguns novos apareceram (POLE *et al.*, 2016). No entanto, nas áreas onde *Podozamites* predominou no final do Triássico, parecem ter permanecido intocados e como uma maior diversidade principalmente no Hemisfério Norte. Sua amplitude latitudinal foi de pelo menos 30°–70° (POLE *et al.*, 2016). Os registros de *Podozamites* do PBDB corroboram com a literatura, sendo o Jurássico o período de maior diversificação do gênero, visto que é de onde provém o maior número de descrições completas das folhas atribuídas à *Podozamites*. No final do Cretáceo Deve-se ter em mente que algumas outras coníferas paralelinérveas persistiram, mas *Podozamites* eram muito restritas no Cretáceo, e provavelmente foram extintos no final desse período (POLE *et al.*, 2016).

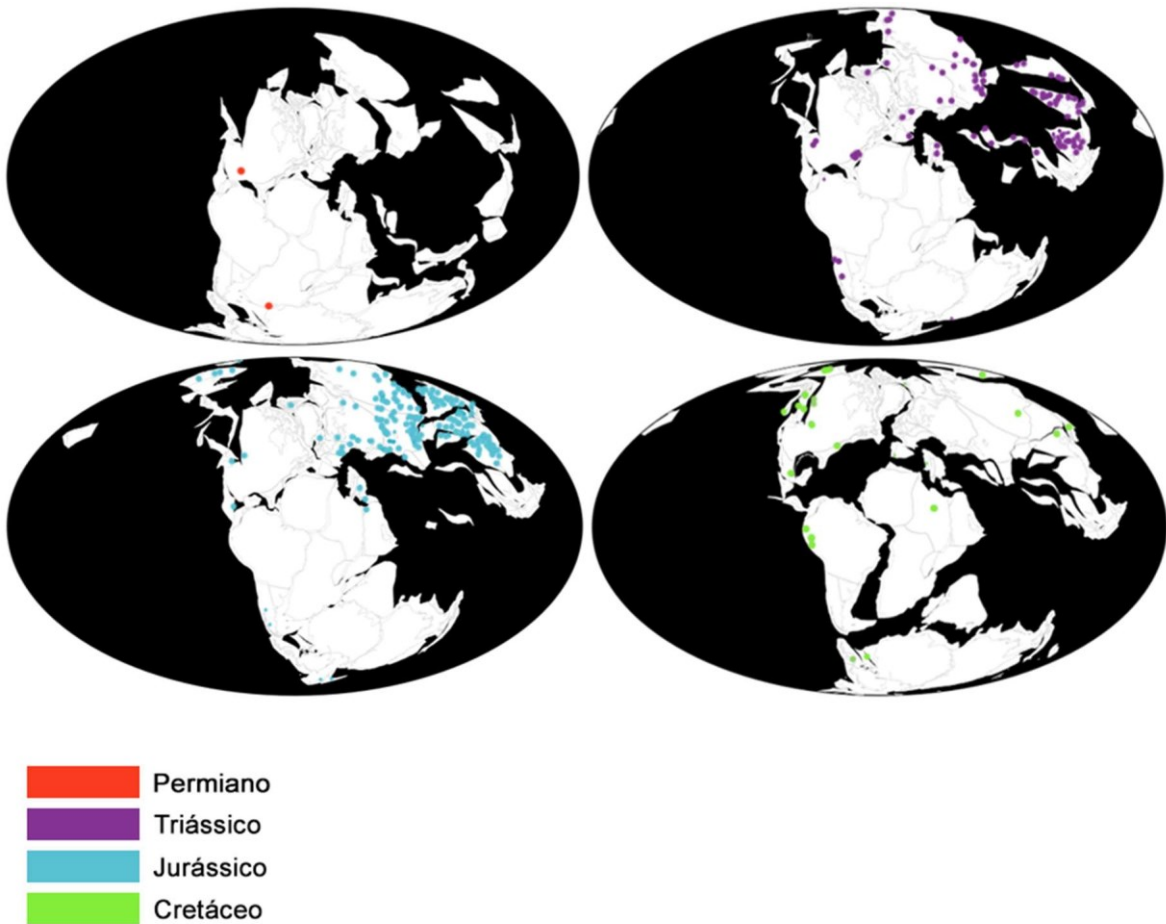


FIGURA 2: Distribuição do gênero *Podozamites* ao longo do tempo geológico. Modificado do Banco de Dados PaleoBiodiversidade (PBDB; paleobiodb.org).

As folhas de *Podozamites* tiveram suas estruturas epidérmicas primeiramente estudadas com mais detalhes por Harris (1926, 1935) com base em material abundante do final do Triássico e do início Jurássico da Groenlândia. Ele descreveu as características epidérmicas para seis espécies: *P. distans* (Presl) Braun (HARRIS, 1926), *P. schenki – agardhianus* grupo Tipo 2 Harris (HARRIS, 1935), *P. stewartensis* Harris (HARRIS, 1926, 1935), *P. cf. distans*, *P. punctatus* Harris (HARRIS, 1935) e uma espécie do Jurássico Médio de Yorkshire: *P. lanceolatus* (Lindley et Hutton) Braun (HARRIS, 1926). *P. lanceolatus* foi posteriormente transferida para *Lindleycladus lanceolatus* (Lindley et Hutton) Harris (HARRIS, 1979) por diferenças na sua estrutura estomática.

Braun (1843) não designou uma espécie-tipo para *Podozamites* quando instituiu o gênero. Originalmente, Braun incluía duas espécies neste gênero: *P. distans* da Alemanha e *P. lanceolatus* do Jurássico Médio de Yorkshire, Reino Unido (BRAUN, 1843). Harris (1979), portanto, propôs a primeira espécie listada por Braun (1843), *P. distans*, que tem estômatos transversais (com base em outro material atribuído à espécie por Harris, 1935; Florin, 1953),

como espécie-tipo do gênero. Florin (1953) foi quem primeiro estudou a estrutura epidérmica de *P. distans*, e constatou que os estômatos se arranjam transversalmente.

Nosova *et al.*, (2017) também realizou a investigação das características epidérmicas das folhas de *Podozamites* para estudar a organização dos estômatos, bem como sua disposição, resultando na descrição de duas novas espécies: *P. doludenkoae* Nosova, Cittert, Kiritchkova, e *P. irkutensis* Nosova; Cittert; Kiritchkova, além de realizar um redescricao de *P. distans*, e designar um lectótipo. Estudos posteriores realizados por Shi *et al.*, (2018) trazem detalhes cuticulares de mais uma espécie: *P. harrisii* Shi; Herrera; Herendeen; Leslie; Ichinnorov; Takahashi e Crane, proveniente do Cretáceo Inferior da Mongólia.

A abundância de registros do morfogênero *Podozamites* no PBDB para o Hemisfério Norte corrobora com os dados da literatura. Até o momento não há descrições completas de folhas de *Podozamites* provenientes do Hemisfério Sul, apenas descrições com base na morfologia das folhas, designando-as como folhas de *Podozamites* ou *Linleycladus*, gênero morfologicamente idêntico (DUARTE, 1985; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004; KVACEK; SAKALA, 2012).

Muitas espécies de *Podozamites* foram erroneamente descritas e posteriormente comprovados não se tratar de espécies de *Podozamites*. Anderson (1978) descreveu as características epidérmicas de *P. elongatus* (Morris) Feistmantel, que de acordo com Nosova *et al.*, (2017) difere consideravelmente em suas características cuticulares das folhas de *Podozamites* e sua morfologia e características epidérmicas, podem ser descritos como *Pseudotorellia* sp. Diferente das folhas de *Podozamites*, as células guarda dos estômatos de *Podozamites baissicus* Bugdaeva são fortemente cutinizadas com espessamentos polares, e o lado adaxial possui papilas e tricomas, (NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017), estruturas até então desconhecidas para as folhas de *Podozamites*.

Apesar de amplamente distribuído e ter-se na literatura muitos trabalhos citando a ocorrência do gênero *Podozamites* (DUARTE, 1985; VAN WAVEREN *et al.*, 2002; KVACEK; SAKALA, 2012; POLE *et al.*, 2016), as descrições incluindo detalhes das estruturas epidérmicas e descrições atribuindo-as à espécie são muito escassas. Até o momento, poucas espécies têm sido analisadas com detalhes da cutícula em decorrência da sua fragilidade, como relatado em alguns trabalhos (HARRIS, 1935; DOLUNDENKO, 1967; NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017; SHI *et al.*, 2018), fator que tem contribuído para classificações equivocadas e incompletas, baseadas apenas em caracteres macroscópicos da folha.

Os estudos da estrutura epidérmica das espécies de *Podozamites* revelam as seguintes características: a cutícula é muito fina, as folhas são hipoestomáticas e o arranjo estrutural dos

estômatos transversal é uma característica diagnóstica de *Podozamites* (HARRIS, 1926; 1935; DOLUNDENKO, 1967; NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017; SHI *et al.*, 2018). Embora morfologicamente idênticas, as espécies de *Podozamites* apresentam características epidérmicas diferentes, o que torna possível distinguir as folhas deste gênero e de outros que apresentam as mesmas características morfológicas, como o caso do morfogênero *Lindleycladus* (HARRIS, 1979).

Harris (1935) reconheceu várias espécies, e além de notar suas cutículas finas e delicadas, ele notou uma variação na estrutura estomática. Harris (1979) foi o primeiro a propor que os estômatos arranjados transversalmente são uma característica diagnóstica de *Podozamites*. No entanto, como observado, em decorrência de variação na estrutura epidérmica deste gênero, outras características devem ser analisadas de forma conjunta, tais como número de nervuras, comprimento e largura das folhas e distribuição geográfica e estratigráfica, para então classificar corretamente as espécies deste gênero.

De acordo com Nosova *et al.*, (2017) o lectótipo da espécie-tipo do gênero *Podozamites*, é mantida no Museu Paleontológico de Munique, Alemanha. Dois espécimes, parte e contraparte (AS VII 396a e AS VII 396b) têm o rótulo antigo "*Zamites distans*" e um rótulo mais recente "*P. lanceolatus*" (JUNG; KNOBLOCH, 1972). Braun (1843) atribuiu uma parte do gênero *Zamites* para *Podozamites*. De acordo com Nosova *et al.* (2017) as espécies *Podozamites distans* e *Podozamites lanceolatus* já haviam sido atribuídas aos gêneros *Zamites* (*Zamites distans* Presl B.) e *Zamia* (*Zamia lanceolata* Lindley e Hutton, 1836). Inicialmente, as folhas e ramos pertencentes à *Podozamites* eram considerados pertencentes às cicadófitas, daí sua atribuição equivocada destas espécies a estes gêneros.

Ambos os espécimes não são idênticos ao protótipo dos desenhos de *Zamites distans* (posteriormente classificada como *P. distans*) (JUNG; KNOBLOCH, 1972). Embora seja possível que o espécime-tipo de *P. distans* tenha sido perdido, é provável que os desenhos do espécime-tipo fossem compostos de combinações da parte e da contraparte de *P. lanceolatus*. (JUNG; KNOBLOCH, 1972; NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017). Florin (1953) também estudou a estrutura epidérmica de *P. distans*, mas não forneceu o número do espécime e imagem dos restos, apenas sua descrição e desenhos da epiderme, impossibilitando comparações entre os espécimes descritos por Florin (1953) com os espécimes provenientes das duas localidades próximas a do espécime designado por Nosova *et al.* (2017) como lectótipo de *P. distans*, até então designado como *P. lanceolatus*.



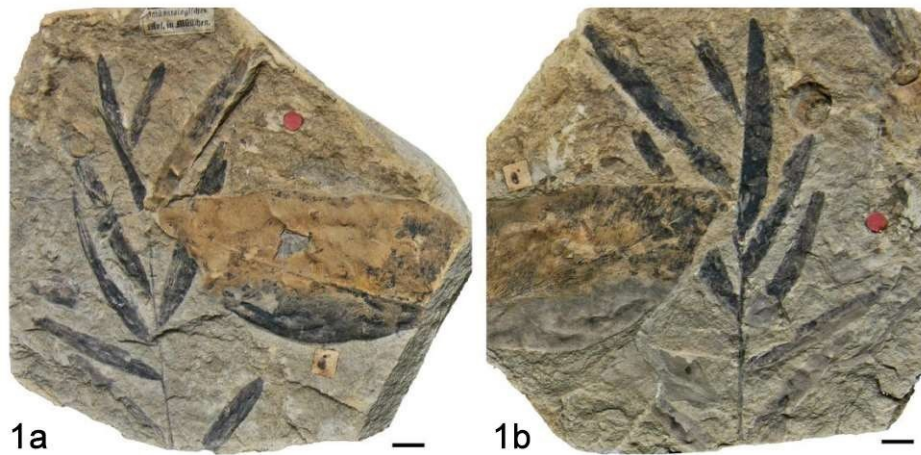


FIGURA 3: Lectótipo de *P. distans* anteriormente designado como *P. lanceolatus*. Modificado de NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, (2017).

Como a estrutura estomática de *P. distans* apresenta-se de forma transversal, oblíquo para longitudinal (NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017) e o holótipo possivelmente tenha sido perdido, levando em consideração que o espécime designado como lectótipo de *P. distans* encontrava-se catalogado como *P. lanceolatus*, é possível que este material verdadeiramente esteja relacionado com *P. lanceolatus*.

Com base nesses dados reiteramos a necessidade de análises minuciosas dos espécimes provenientes da Bacia do Araripe atribuídos a *P. lanceolatus* provenientes da Formação Romualdo (DUARTE, 1985) e *Lindleycladus* proveniente dos calcários laminados da Formação Crato (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVERA, 2004). De acordo com Harris (1979), *Lindleycladus* apresenta estômatos longitudinais e estômatos transversais é uma característica diagnóstica de *Podozamites*. No entanto, essas estruturas necessitam de análises detalhadas uma vez que os estômatos do espécime anteriormente designado como *P. lanceolatus* (BRAUN, 1843) e posteriormente classificado como lectótipo de *P. distans* apresentam estômatos transversais, oblíquos e longitudinais (NOSOVA; CITTERT; KIRITCHKOVA, 2017) e podem pertencer a *P. lanceolatus*, evidenciando mais uma característica que torna difícil distinguir *P. lanceolatus* de *Lindleycladus*, ambos citados para a Bacia do Araripe. De acordo com Kunzmann *et al.*, (2004) as folhas provenientes da Formação Crato assemelham-se a *Lindleycladus lanceolatus* (Lindley & Hutton,) Harris, 1979 na morfologia bruta, bem como na disposição e orientação dos estômatos.

Os espécimes provenientes da Bacia do Araripe necessitam de estudos mais aprofundados uma vez que o material abundante do Jurássico de Yorkshire designado como *P. lanceolatus* por Braun (1843) foi posteriormente classificada como *Lindleycladus lanceolatus* Harris (1979) devido à organização longitudinal dos estômatos. Nesse sentido, as análises

devem ser realizadas considerando de forma conjunta o máximo de informações possíveis, tais como faixa estratigráfica em que cada uma ocorreu, caracteres morfológicos e detalhes da cutícula para distinguir essas duas espécies e esclarecer quais desses morfogêneros estiveram presentes na Bacia do Araripe.

O arranjo estrutural, como já foi visto, não é um caractere que deve ser analisado de forma isolada para evitar descrições errôneas, uma vez que os estômatos de *Podozamites* não se apresentam predominantemente dispostos transversalmente. Em *P. stewartensis* Harris, os estômatos são longitudinalmente ou às vezes orientado transversalmente com cinco células subsidiárias, cada uma tendo uma papila proximal conspícua. No entanto, em *P. cf. distans* (Presl) Braun, *P. punctatus* Harris e *P. schenki – agardhianus*, os estômatos são transversalmente orientados com duas células subsidiárias laterais (HARRIS, 1935). Outra característica das espécies de *Podozamites* do Triássico Superior ao Jurássico Inferior que difere de *P. harrisii* do Cretáceo Inferior é o tamanho da folha e número de nervuras. As demais espécies têm 15–28 nervuras paralelas, como *P. harrisii*, mas suas folhas são maiores e a densidade das nervuras é menor (SHI *et al.*, 2018).

A variação na morfologia de *Podozamites*, variando entre folhas longas e estreitas do Triássico ao Jurássico e se apresentando como folhas mais arredondadas como observado em *P. harrisii*, pode ser interpretado como uma adaptação às condições ambientais. Essa característica pode ser interpretada como uma possível adaptação aos elevados níveis de temperatura global durante o Cretáceo (CODAMINE *et al.*, 2020). Sugerindo que a fisionomia do gênero pode ter potencial para interpretar o paleoclima (POLE *et al.*, 2016).

O desaparecimento desse estilo de vida previamente bem-sucedido é um fenômeno que pode contribuir para compreender questões mais amplas relacionadas à distribuição de coníferas e diversificação das angiospermas (POLE *et al.*, 2016). O Cretáceo estava em um estado de “efeito estufa” durante praticamente toda a sua duração (HAY, 2008). Porém, há evidências de que houve intervalos episódicos mais frios e que a existência de gelo polar teria ocorrido apenas em curtos intervalos de tempo neste período (HAY, 2008). Apesar das estimativas de temperatura se apresentarem elevadas durante o Cretáceo, os dados dendrológicos indicam que o clima foi caracterizado pela alternância cíclica de períodos secos e chuvosos, influenciados por precipitações periódicas, típico das condições atuais de clima tropical úmido e seco ou savana (PIRES; GUERRA-SOMMER, 2011; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015).

Especificamente, os conjuntos de dados fósseis e filogenéticos indicam que os períodos climáticos quentes reduziram as taxas de extinção de coníferas, enquanto os períodos climáticos

frios promoveram a extinção (CONDAMINE *et al.*, 2020). A diversificação das angiospermas e as mudanças climáticas ocorridas durante o Cretáceo podem ter contribuído para a extinção desse grupo, que possivelmente, foram substituídos por formas vegetais mais adaptáveis as constantes mudanças ambientais.

Visto que um evento de extinção em massa não pode explicar o declínio evolutivo das coníferas, mudanças ambientais graduais ou competição com outros clados podem ser responsáveis por a extinção de *Podozamites* (CONDAMINE *et al.*, 2020). A extinção de coníferas está significativamente e positivamente ligada ao aumento da dominância de angiospermas, indicando que as taxas de extinção de coníferas aumentaram quando a diversidade de angiospermas aumentou (COIFFARD; DAVIERO-GOMEZ; DILCHER, 2012; CONDAMINE *et al.*, 2020).

## **Conclusão**

*Podozamites* esteve amplamente diversificado durante o Mesozoico, se mostrou dominante nas floras mesozoicas e sua diversidade pode ter sido afetada pela variação de temperatura juntamente com a competição das angiospermas ocasionando a extinção do gênero. A variação morfológica desse morfogênero variando entre folhas longas e estreitas do Triássico ao Jurássico e se apresentando como folhas mais arredondadas no Cretáceo pode ser interpretada como adaptações dos vegetais as mudanças ambientais em decorrência da amplitude temporal desse morfogênero.

Embora as espécies de *Podozamites* apresentem caracteres morfológicos semelhantes, apenas os detalhes no arranjo estomático de suas cutículas são capazes de diferenciá-las. No entanto, é de grande importância a análises de vários caracteres analisados de forma conjunta, para então atribuir folhas fósseis isoladas ao morfogênero *Podozamites*. Além da análise dos caracteres macroscópicos e microscópicos das folhas, distribuições geográficas e estratigráficas também devem ser interpretadas.

## **Agradecimentos**

Gostaríamos de agradecer à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico – FUNCAP pela bolsa de mestrado.

## **Referências**

ANDERSON, J. M.; ANDERSON, H. M. **Palaeoflora of Southern Africa. Prodrum of South African Megafloras Devonian to Lower Cretaceous**. Rotterdam: A.A. Balkema, 1985.

ANDERSON, H. M. ***Podozamites* and associated cones and scales from the Upper Triassic Molteno Formation, Karoo Basin, South Africa**. 1978.

BALDONI, A. M. **Taofloras jurasicas y eocretacicas de America del Sur**. In W. Volkheimer, E.A. Musaccio (eds.), *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de America del Sur*, v. 2, p. 359-391, 1981.

BARALE, G.; OUAJA, M. Découverte de nouvelles flores avec des restes à affinités angiospermiennes dans le Crétacé inférieur du Sud Tunisien. **Cretaceous Research**, v. 22, n. 2, p. 131-143, 2001.

BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. D. C.; SALES, M. A.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PloS one**, v. 12, n. 3, p. e0173090, 2017.

BATISTA, M. E. P.; KUNZMANN, L.; BEZERRA, F. I.; ANDRADE, J. A. F.; SÁ, A. A.; LOIOLA, M. I. B. A new cheirolepidiaceous conifer *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. from the Early Cretaceous of Brazil (Romualdo Formation, Araripe Basin): Paleoecological and taphonomic significance. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 258, p. 154-162, 2018.

BELL, W. A. **Lower Cretaceous floras of western Canada**. E. Cloutier, Queen's printer, 1956.

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

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. **As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial**. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN, J. R., O. (Eds). *Paleontologia: Cenários da Vida-Paleoclimas*. Rio de Janeiro: Interciência, p. 101-119. 2015.

BRAUN, C.F. W. **Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen**. gedruckt bei FC Birner, 1843.

BUGDAEVA, E.V. *Podozamites* and *Swedenborgia* from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. **Paleontological J.**, v. 29, p. 105–109, 1995.

CANTRILL, D. J.; Falcon–Lang, H. J. Cretaceous (late Albian) coniferales of Alexander Island, Antarctica. 2. Leaves, reproductive structures and roots. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 115, p. 119–145, 2001.

CANTRILL, D.J. Broad leafed coniferous foliage from the Lower Cretaceous Otway Group, southeastern Australia. **Alcheringa**, v. 15, p. 177–190, 1991.

COIFFARD, C.; GOMEZ, B.; DAVIERO-GOMEZ, V.; DILCHER, D. L. Rise to dominance of angiosperm pioneers in European Cretaceous environments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 51, p. 20955-20959, 2012.

CONDAMINE, F. L.; SILVESTRO, D.; KOPPELHUS, E. B.; ANTONELLI, A. The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 117, n. 46, p. 28867-28875, 2020.

CORNET, B.; OLSEN, P. E. **Early to Middle Carnian (Triassic) flora and fauna of the Richmond and Taylorsville basins, Virginia and Maryland, USA**. Virginia Museum of Natural History, 1990.

DENG, S. H. **Early Cretaceous Flora of Huolinhe Basin, Inner Mongolia, Northeast China**. Beijing: Geological Publishing House, 1995.

DILCHER, D. L.; BERNARDES- DE- OLIVEIRA, M. E.; PONS, D.; LOTT, T. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 8, p. 1294-1310, 2005.

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

DOBRUSKINA, I. A. Triassic floras of Eurasia. **Hayka**, v. 365, p. 1-196, 1982.

DOLUDENKO, M. P. Epidermal structure of Podozamites leaves. **International Geology Review**, v. 9, n. 2, p. 214-217, 1967.

DUARTE, L. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**, n. 27, p. 585-617, 1985.

DUTRA, T. L.; BATTEN, D. J. Upper Cretaceous floras of King George Island, West Antarctica, and their palaeoenvironmental and phytogeographic implications. **Cretaceous Research**, v. 21, p. 181-209, 2000.

DUTRA, T. L.; BOARDMAN, D. R. Folhas das Angiospermas: Taxonomia, preservação e sua aplicação na reconstituição das floras e dos climas do passado. **Caderno La Salle XI**, v. 2, p. 109-120, 2004.

ESCAPA, I.H.; DECOMBEIX, A.L.; TAYLOR, E.L.; TAYLOR, T.N. Evolution and Relationships of the Conifer Seed Cone *Telemachus*: Evidence from the Triassic of Antarctica. **International Journal of Plant Sciences**, v. 171, n. 5, p. 560-573. 2010.

EICHWALD, E.I. **Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie**. Stuttgart: Librairie et imprimerie de E.Schweizerbart. 1865.

FARJON, A. **World checklist and bibliography of conifers**. Royal Botanic Gardens, 2001.

FLORIN, R. On the morphology and taxonomic position of the genus *Cycadocarpidium* Nathorst (Coniferae). **Acta Horti Bergiani**, v. 16, p. 257–275, 1953.

GRAUVOGEL-STAMM, L. **La flore du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France): morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique**. Alexander Doweld, 1978.

HARRIS, T. M. **The Rhaetic flora of Scoresby Sound, East Greenland**. Medd. Gronland, Kjobenhavn, v. 68, p. 45-148, 1926.

HARRIS, T. M. **The Fossil Flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 5**. Alexander Doweld, 1935.

HARRIS, T. M. **The Yorkshire Jurassic flora. Volume V. Coniferales**. London: British Museum (Natural History), 1979.

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

HERRERA, F.; SHI, G.; MAYS, C.; ICHINNOROV, N.; TAKAHASHI, M.; BEVITT, J. J.; ... CRANE, P. R. Reconstructing *Krassilovia mongolica* supports recognition of a new and unusual group of Mesozoic conifers. **Plos one**, v. 15 n.1, p. e0226779, 2020.

JUNG, W.; KNOBLOCH, D. "Sternberg-Originale" der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie zu München. **Mitteilungen der Bayrischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie**, v. 12, p.105–142, 1972.

KRASSILOV, V. A. **Early Cretaceous flora of Southern Primorye and its significance for stratigraphy**. Sib. Branch, Far East Geol. Inst., Acad. Sci. USSR, 1967.

KNOBLOCH, E.; KVAEK, J. Bennettitalean and coniferalean (?) leaves from the Cretaceous (Cenomanian) of the Bohemian Massif, Central Europe. **Cretaceous Research**, v. 18, p. 567-586, 1997.

KUNZMANN, L.; MOHR, B.A.R.; BERNARDES-DE OLIVEIRA, M.E.C. Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato Formation (Brazil). I. Araucariaceae and *Lindleycladus* (incertae sedis). **Fossil Record**, v. 7, p. 155-174, 2004.

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

KVAČEK, J.; SAKALA, J. Late cretaceous flora of James Ross island (antarctica)– preliminary report. **Czech Polar Reports**, v. 1, n. 2, p. 96-103, 2012.

KON'NO, E. Some *Cycadocarpidium* and *Podozamites* from the Upper Triassic formations in Yamaguchi Prefecture, Japan. The science reports of the Tohoku University. **Second series, Geology**, v. 32, n. 2, 195-A26, 1961.

MACLEOD, S. E.; HILLS, L. V. Conformable Late Jurassic (Oxfordian) to Early Cretaceous strata, northern Bowser Basin, British Columbia: a sedimentological and paleontological model. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 27, n. 7, p. 988-998, 1990.

MOHR, B. A.; SCHULTKA, S.; SÜSS, H.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. A new drought resistant gymnosperm taxon *Duartenia araripensis* gen. nov. et sp. nov. (Cheirolepidiaceae?) from the Early Cretaceous of Northern Gondwana. **Palaeontographica Abteilung B**, p. 1-25, 2012.

VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. **The Yorkshire Jurassic flora, V.** Coniferales TM Harris. British Museum (Natural History), London, 1979 (book review). 1980.

NOSOVA, N.; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A.; KIRITCHKOVA, A. New data on the epidermal structure of the leaves of Podozamites Braun. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 238, p. 88-104, 2017.

PAGE, C. N. New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae. **Notes of the Royal Botanic Garden Edinburgh**, v. 45, n. 2, p. 377-395, 1989.

PAGE, C. N. **Podocarpaceae**. In: Pteridophytes and Gymnosperms. Berlin: Heidelberg, p. 332-346, 1990.

PIRES, E. F.; GUERRA-SOMMER, M. Growth ring analysis of fossil coniferous woods from early cretaceous of Araripe Basin (Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 2, p. 409-423, 2011.

POLE, M.; WANG, Y.; BUGDAEVA, E. V.; DONG, C.; TIAN, N.; LI, L.; ZHOU, N. The rise and demise of Podozamites in east Asia—An extinct conifer life style. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 464, p. 97-109, 2016.

RIDLEY, M. **Evolução**. Porto Alegre: Artmed, 2006.

SHI, G.; HERRERA, F.; HERENDEEN, P. S.; LESLIE, A. B.; ICHINNOROV, N.; TAKAHASHI, M.; CRANE, P. R. Leaves of Podozamites and Pseudotorellia from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 16, n. 2, p. 111-137, 2018.

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

VAN WAVEREN, I. M.; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A.; VAN B. J.; DILCHER, D. L. Macrofloral remains from the Lower Cretaceous of the Leiva region (Colombia). **Scripta Geologica**, v.123, p. 1-39, 2002.

WIELAND, G. R. Rhaetic crane flies from South America. **American Journal of Science**, n. 49, p. 21-28, 1925.

ZAMUDIO, S. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Podocarpaceae Instituto de Ecología, AC Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán. **Fascículo** 105: 1-2. 2002.

ZHOU, Z. Early Liassic plants from Southwest Hunan, China. **Palaeontologia Sinica**, v. 165, n. 7, p. 1-85, 1983.



## 4.2 Segundo manuscrito

### **Análise de novos morfotipos foliares de gimnospermas da Formação Crato, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe**

Ana Maria de Souza Alves<sup>1\*</sup>, Flaviana Jorge de Lima<sup>2</sup>, Antônio Álamo Feitosa Saraiva<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Laboratório de Paleontologia, Universidade Regional do Cariri, Rua Cel. Antônio Luís, 1161, Pimenta, Crato, Ceará, Brasil, 63105-000;

<sup>2</sup>Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas, Rua do Alto Reservatório s/n - Bela Vista, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brasil, 55608-680; anamariadesouza50@gmail.com; flaviana.jorge@ufpe.br; alamocariri@yahoo.com.br.

\*Autor correspondente: anamariadesouza50@gmail.com

#### **Resumo**

Restos foliares atribuídos a *Podozamites* ou *Lindleycladus* são comuns na Bacia do Araripe. As folhas são lanceoladas com nervuras paralelas densamente distribuídas em toda superfície foliar. Morfologicamente essas coníferas folhas apresetam caracteres semelhantes. Embora a ocorrência do gênero *Podozamites* seja registrada para todo o Mesozoico, as descrições de cutículas são escassas, pois são extremamente finas, muitas vezes não sendo preservadas. Este trabalho traz a descrição macroscópica de folhas de *Podozamites* e detalhes da cutícula de *Lindleycladus lanceolatus*, descrita com base na disposição longitudinal dos estômatos e nos caracteres macroscópicos da folha. Confirmando assim, a presença de *Lindleycladus lanceolatus* na Bacia do Araripe.

**Palavras-chave:** Coníferas, Morfogêneros, *Lindleycladus*, *Podozamites*. Epiderme foliar.

## Introdução

Durante o Mesozoico as gimnospermas foram o componente mais abundante da vegetação (Bernardes-De-Oliveira *et al.*, 2014). Apenas durante o Cretáceo há um marcante declínio das gimnospermas e uma rápida diversificação e domínio ecológico das angiospermas (Codamine *et al.*, 2020). Dois tipos de coníferas com caracteres foliares morfológicamente semelhantes são citados para a Bacia do Araripe: *Podozamites* Braun e *Lindleycladus* Harris (Fig.1)(Duarte, 1985; Kunzmann *et al.* 2004).

*Podozamites* teve uma ampla distribuição durante todo o Mesozoico, (Duarte, 1985; Nosova *et al.*, 2017; Shi *et al.*, 2018). As suas folhas são registradas desde o Permiano ao Cretáceo Inferior em todo o mundo (DiMichele *et al.*, 2001; Shi *et al.*, 2018). Na Bacia do Araripe, *Podozamites* foi citado com base na morfologia de folhas isoladas e atribuídas à espécie de *Podozamites lanceolatus* (Fig. 2B) (Lindley & Hutton) Schimper, 1885 mas que podem ser restos foliares de *Lindleycladus*, uma conífera de afinidade desconhecida, também mencionada por Kunzmann *et al.* (2004) para a Bacia do Araripe, proveniente da Formação Crato (Fig. 1A). O gênero monotípico *Lindleycladus* é conhecido no Hemisfério Norte, mais precisamente na localidade do Jurassic Yorkshire (Harris 1979) e no Cenomaniano da Europa Central (Knobloch; KvaEek 1997).

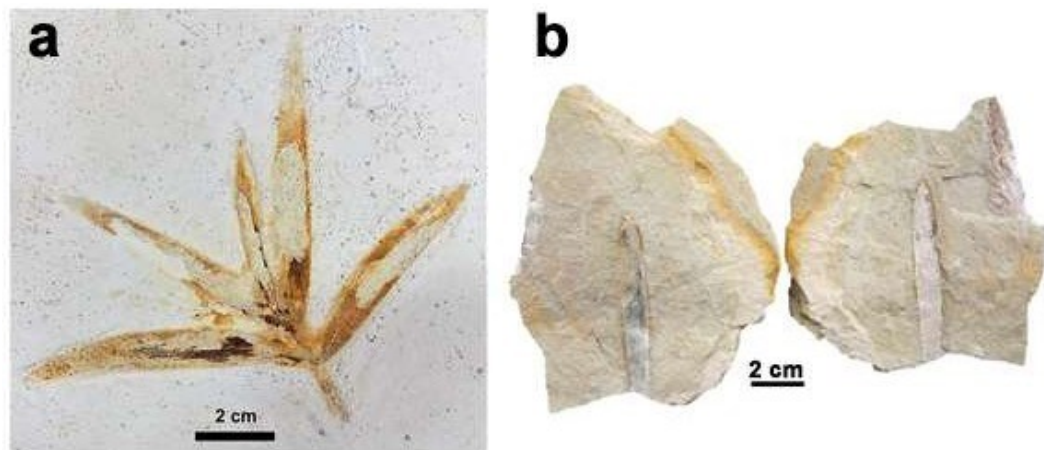


Figura 1: Gimnospermas *incertae sedis* A) *Lindleycladus* (Escala 2 cm); B) *Podozamites lanceolatus* (Escala 2 cm); C), D) *Novaolindia dubia* (Escala 2 cm). Fonte: A: B: Retirado de Kunzmann *et al.* (2007).

Diferentes grupos de plantas com folhas lanceoladas e nervuras paralelas viveram durante o Mesozoico. *Pseudotorellia* Florin, *Podozamites* Braun, e *Lindleycladus* Harris, são gêneros que apresentam caracteres morfológico semelhantes e podem ser diferenciados pelos arranjos dos estômatos, quando as cutículas se encontram preservadas. Embora as folhas de *Podozamites* sejam citadas em muitas assembleias fossilíferas, suas estruturas epidérmicas são

pouco conhecidas, pois suas cutículas são extremamente frágeis, motivo que tem contribuído para muitas descrições equivocadas (Dolundenko, 1967; Pole *et al.*, 2016). Harris (1926, 1935) foi o primeiro a estudar a estrutura dos complexos estomáticos e sua disposição para as folhas de *Podozamites*, descrevendo a cutícula a partir de fósseis do Jurássico Médio de Yorkshire.

Considerando a ausência de dados da epiderme de *Podozamites* e *Lindleycladus* provenientes da Bacia do Araripe, este estudo apresenta um panorama atualizado da variabilidade morfológica dos restos foliares com novas descrições morfoanatômicas dos espécimes, que irão contribuir para distinguir as cutículas desses morfotipos proveniente da Formação Crato, Bacia do Araripe e classificá-los adequadamente.

## **Material e métodos**

### *Contexto geológico*

A Bacia do Araripe é composta por unidades estratigráficas associadas à fragmentação de Gondwana e abertura do Atlântico Sul (Fig.2A) (Ponte e Ponte Filho, 1996; Assine, 2007; Assine *et al.*, 2014). Esta bacia é a mais extensa das bacias interiores do Nordeste Brasileiro, abrangendo o sul do estado do Ceará, noroeste de Pernambuco e leste do Piauí, possuindo cerca de 12.000 km<sup>2</sup> (Fig. 2B) (Assine, 2007). O material estudado é proveniente da Formação Crato, Bacia do Araripe, e foi coletado nas minas de exploração de calcário laminado, localizadas nos municípios de Nova Olinda e Santana do Cariri, estado do Ceará, Brasil (Fig. 2C).

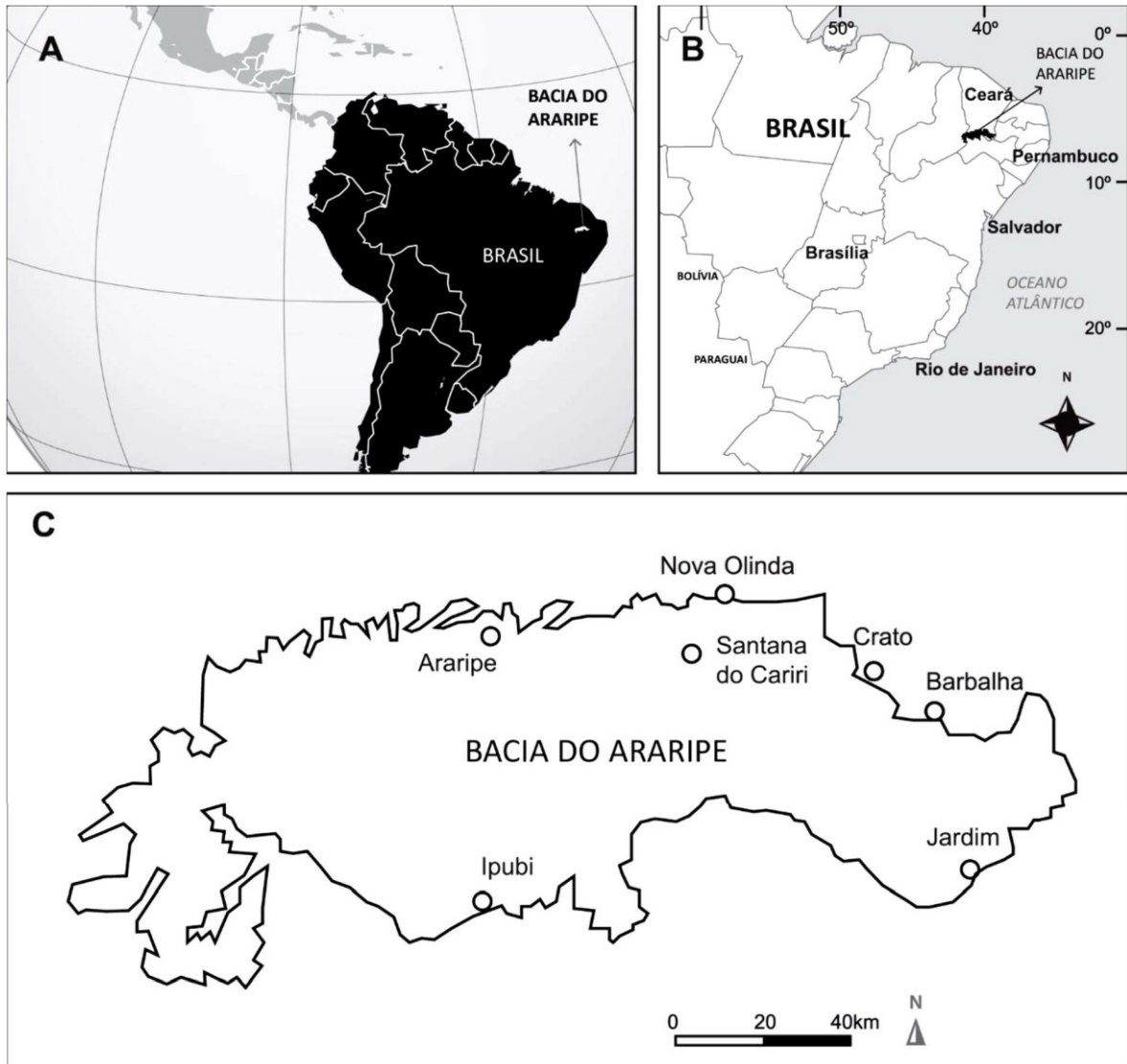


Figura 2: Mapa da Bacia do Araripe. A) Localização da Bacia do Araripe na América do Sul; B) A Bacia do Araripe abrangendo os estados de Pernambuco, Ceará e Piauí, no Nordeste do Brasil; C) Esboço da Bacia do Araripe. Modificado de Sayão et al. (2011).

A Bacia do Araripe é mundialmente conhecida por seus fósseis e duas de suas unidades litoestratigráficas, as formações Crato e Romualdo, são consideradas depósitos *fossil-lagerstätten* e podem ser consideradas entre os dez principais sítios fósseis do mundo (Martill, 1990; Varejão *et al.*, 2019; Melo *et al.*, 2020; Batista *et al.*, 2021). A Formação Crato compreende uma sucessão carbonatossiliciclástica mista de 90 m de espessura, mais bem exposta na parte oriental da Bacia do Araripe (Assine *et al.*, 2014).

A litologia desta formação e a ausência de verdadeiros fósseis marinhos é indicativa de um ambiente deposicional lacustre sujeito a baixo influxo terrígeno e sob um clima sazonal caracterizado por altas temperaturas e longas estações secas e breves chuvas (Assine, 2007;

Martill *et al.*, 2007). No entanto, a presença de possíveis microforaminíferos na Formação Crato sugere deposição em ambientes de transição (Goldberg *et al.*, 2019).

A Formação Crato está posicionada na parte inferior do Grupo Santana, sendo composta por uma área com cerca de 5.500 km<sup>2</sup> (Viana e Neumann, 2002; Mohr *et al.*, 2012; Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2014). É uma das unidades aptianas mais estudadas da Bacia do Araripe devido ao seu conteúdo fóssil (Varejão *et al.*, 2020). Com base no rico registro paleobotânico e palinológico, infere-se que havia uma vasta e diversa flora naquela região durante o final do Aptiano, que consistia principalmente de árvores, arbustos, semi-arbustos e espécies de macrófitas (Lima *et al.*, 2012; Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2014; Batista *et al.*, 2021).

### *Material fóssil*

Os restos foliares são preservados principalmente na forma de compressões. Foram descritos 9 espécimes que apresentavam os caracteres macro e microscópicos das folhas. Restos foliares com cutícula preservada são extremamente raros, apenas em 1 espécime a cutícula se encontra preservada, contribuindo assim, para o conhecimento dos caracteres epidérmicos. Para realização do estudo foram analisados espécimes das coleções do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, Crato-Ceará e do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens, localizado em Santana do Cariri-Ceará.

### *Métodos*

As análises de morfologia foliar foram realizadas por meio de observação em estereomicroscópio modelo TIM-30 (OPTON – aumentos 10X-80X), além de lupa NI-150 High Intensity Illuminator (Nikon Instruments Inc), e para as fotografias foi utilizado uma câmera digital (Canon EOS 60d), para descrição das feições morfológicas da arquitetura foliar.

As cutículas foram preparadas seguindo algumas adaptações dos procedimentos padrão descritos por Kerp (1990). Para estudo das cutículas foram removidas partículas de sedimentos aderentes, para facilitar a visualização das estruturas preservadas. Para limpeza, foi realizado o tratamento com ácido clorídrico (HCl) a 5%. Após o tratamento com ácido, as cutículas foram lavadas com água.

Para descrição dos caracteres microscópicos pequenas amostras foram removidas e montadas em *stubs* com fita de carbono para então serem analisados no Microscópio Eletrônico

de Varredura, marca TESCAN, modelo VEGA3 do Laboratório de Caracterização de Materiais da Universidade Federal do Cariri.

## **Resultados**

### **Sistemática paleobotânica**

**Ordem** Coniferales Gorozhankin, 1904

**Gênero** *Podozamites* Braun, 1843

*Podozamites* sp.

**Material:** LPU 1033 (Formação Crato)

**Descrição:** Compressão foliar parcialmente preservada. A base encontra-se ausente, o ápice é agudo e a margem é inteira. A folha tem 31.9 mm de comprimento, a largura varia entre 6.2 mm na porção medial da folha que vai contraindo até o ápice, onde apresenta 2.6 mm de largura. As nervuras são bem marcadas e correm paralelas e uniformemente distribuídas convergindo próximo ao ápice com densidade de aproximadamente 4 nervuras por mm, todas apresentando a mesma espessura (Fig. 3).

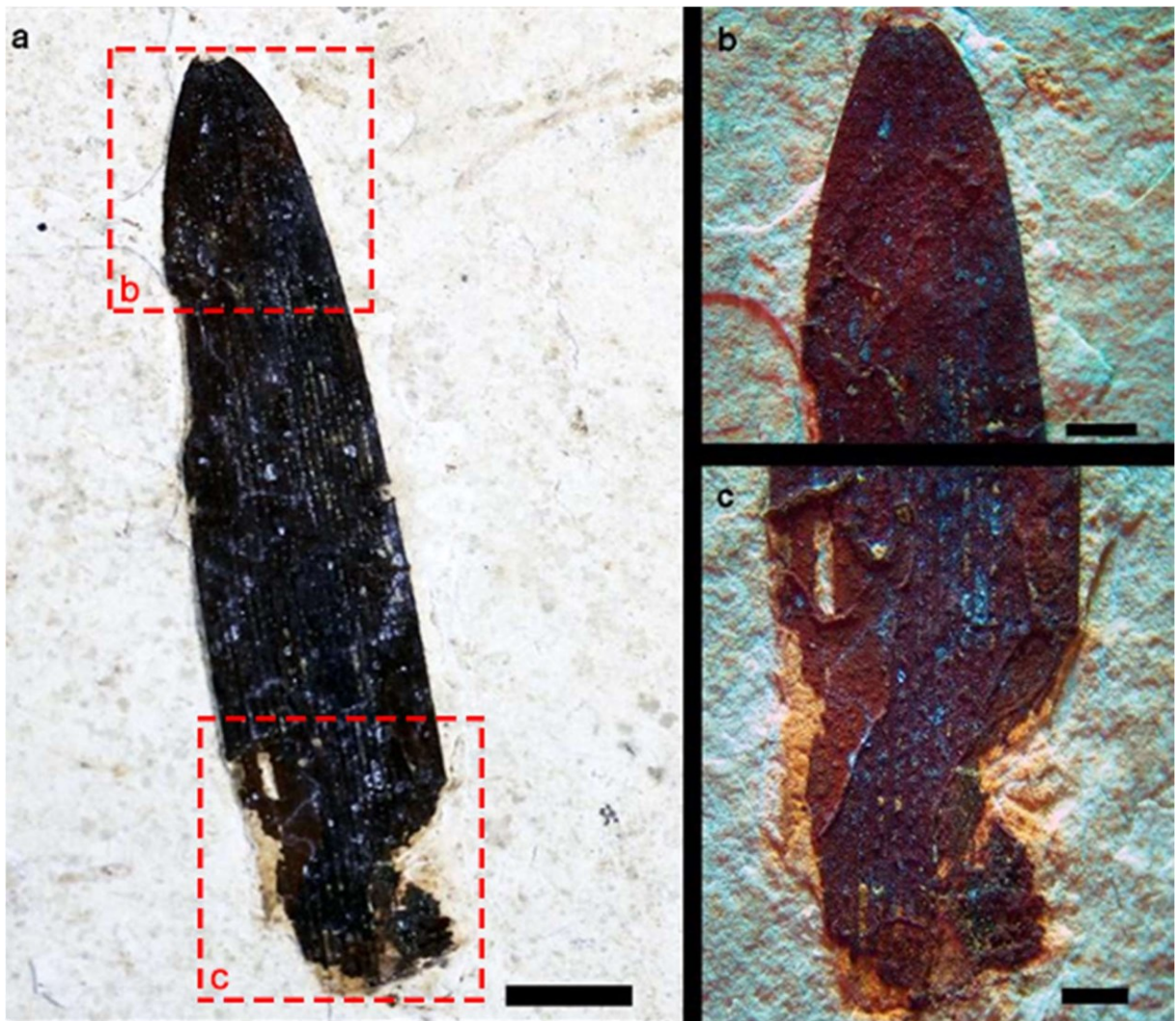


Figura 3: Folha de *Podozamites* (LPU 1033): A) Espécime fragmentado de *Podozamites*. Escala 1 cm. B) Região apical da folha. Escala 2 mm. C) Região média da folha mostrando as nervuras paralelas. Escala 2 mm.

**Observações e comparações:** Analisando os caracteres macroscópicos como formato da folha, tipo de ápice, a disposição das nervuras, pode-se atribuir o espécime tanto ao gênero *Lindleycladus* como *Podozamites*. O espécime LPU 1033 se assemelha aos restos foliares designado como lectótipo de *P. distans* Braun por Nosova et al., (2017) e também apresenta semelhança com *Lindleycladus* sp. proveniente da Bacia do Araripe descrita por Kunzmann et al., (2004). No entanto, apenas com os caracteres macroscópicos torna impossível a atribuição do espécime a esses gêneros, pois os detalhes cuticulares que são capazes de distingui-los não se encontram preservados.

***Podozamites* sp.**

**Material:** LPU 283 (Formação Crato)

**Descrição:** Compressão foliar parcialmente preservada. No ápice é possível identificar apenas impressão e a base apresenta uma leve torção não sendo possível identificar a largura específica. A folha apresenta 123 mm de comprimento, 3.5 mm de largura na base e 6 mm de largura no ápice. A maior largura observada foi de 10 mm, ainda próximo da base, que se encontra preservada disposta sobre o calcário. O ponto mais largo da folha geralmente fica próximo ao meio, porém no espécime, a região central da folha não se encontra completamente preservada sendo possível identificar aproximadamente 6-7 nervuras por mm. O limbo é relativamente espesso com 1 mm de espessura, base do tipo atenuada, o ápice é arredondado e aparentemente simétrico, e a margem é inteira (Fig. 4).

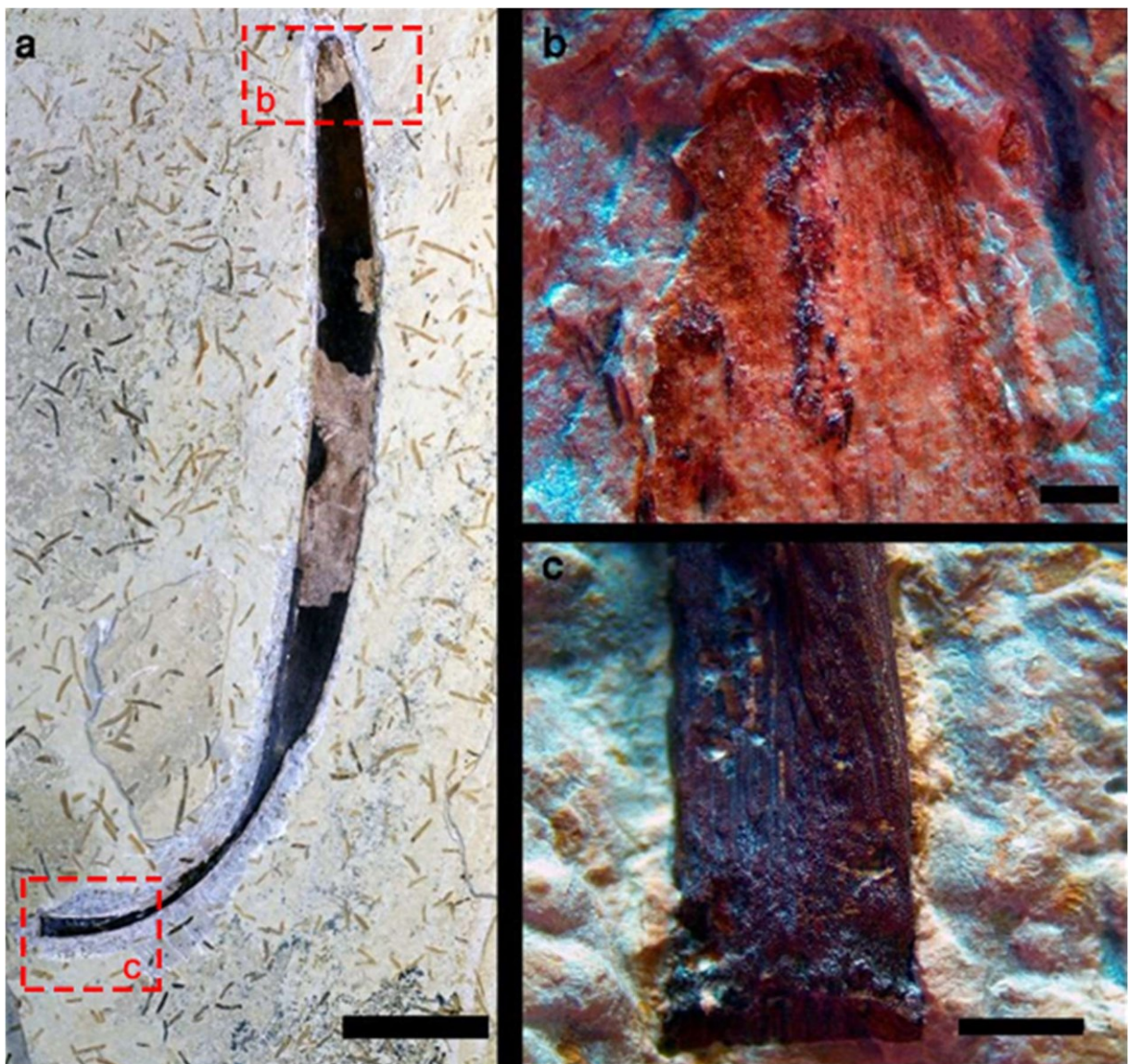


Figura 4: Folha de *Podozamites* (LPU 283): A) Folha completa mostrando uma torção durante a preservação, escala: 1 cm. B) Impressão da região apical mostrando o tipo de ápice, escala 2 mm. C) Base da folha comprimida dentro da rocha. Escala 2 mm.



**Observações e comparações:** O espécime se assemelha às folhas de *Lindleycladus* pela presença de vários caracteres tais como tamanho da folha, formato do ápice e disposição das nervuras. Assim como relatado por Kunzmann et al., (2004), as folhas são aparentemente espessas, no entanto detalhes da cutícula não se encontram preservados. O espécime se assemelha a espécies de *Podozamites harrisii* Shi; Herrera; Herendeen; Leslie; Ichinnorov; Takahashi e Crane, pela presença de um ápice obtuso, no entanto em *P. harrisii* o ápice é abruptamente mais arredondado e as nervuras são menos densas e mais espessas e as folhas são geralmente menores, apresentando 16-43 mm de comprimento (normalmente 25-38 mm) (Nosova; Cittert; Kiritchkova, 2017). Duarte (1985) cita a ocorrência de *Podozamites lanceolatus* na Bacia do Araripe, no entanto o espécime não apresenta semelhança no tipo de ápice com o espécime catalogado como *Podozamites lanceolatus* e atualmente designado como lectótipo de *Podozamites distans* por Nosova et al., (2017). As folhas atribuídas à *Podozamites lanceolatus* apresentam ápice agudo e são relativamente menores apresentando no máximo 100 mm de comprimento (Duarte, 1985).

***Podozamites* sp.**

**Material:** LPU 1669 (Formação Crato)

**Descrição:** Compressão foliar parcialmente preservada. A porção basal da folha não está completamente preservada. A folha apresenta textura fina com 54.6 mm de comprimento, 2.4 mm de largura da base, tornando-se mais larga na região central da folha, onde apresenta 8.2 mm de largura, essa medida vai sendo reduzida gradativamente até apresentar 2.0 mm de largura no ápice. A base é do tipo atenuada, o ápice é arredondado e a margem é inteira. As nervuras são densamente distribuídas paralelamente na porção medial da folha, apresentando aproximadamente 3-4 nervuras por mm. Estas se ramificam próximo da base e convergem no ápice (Fig. 5).

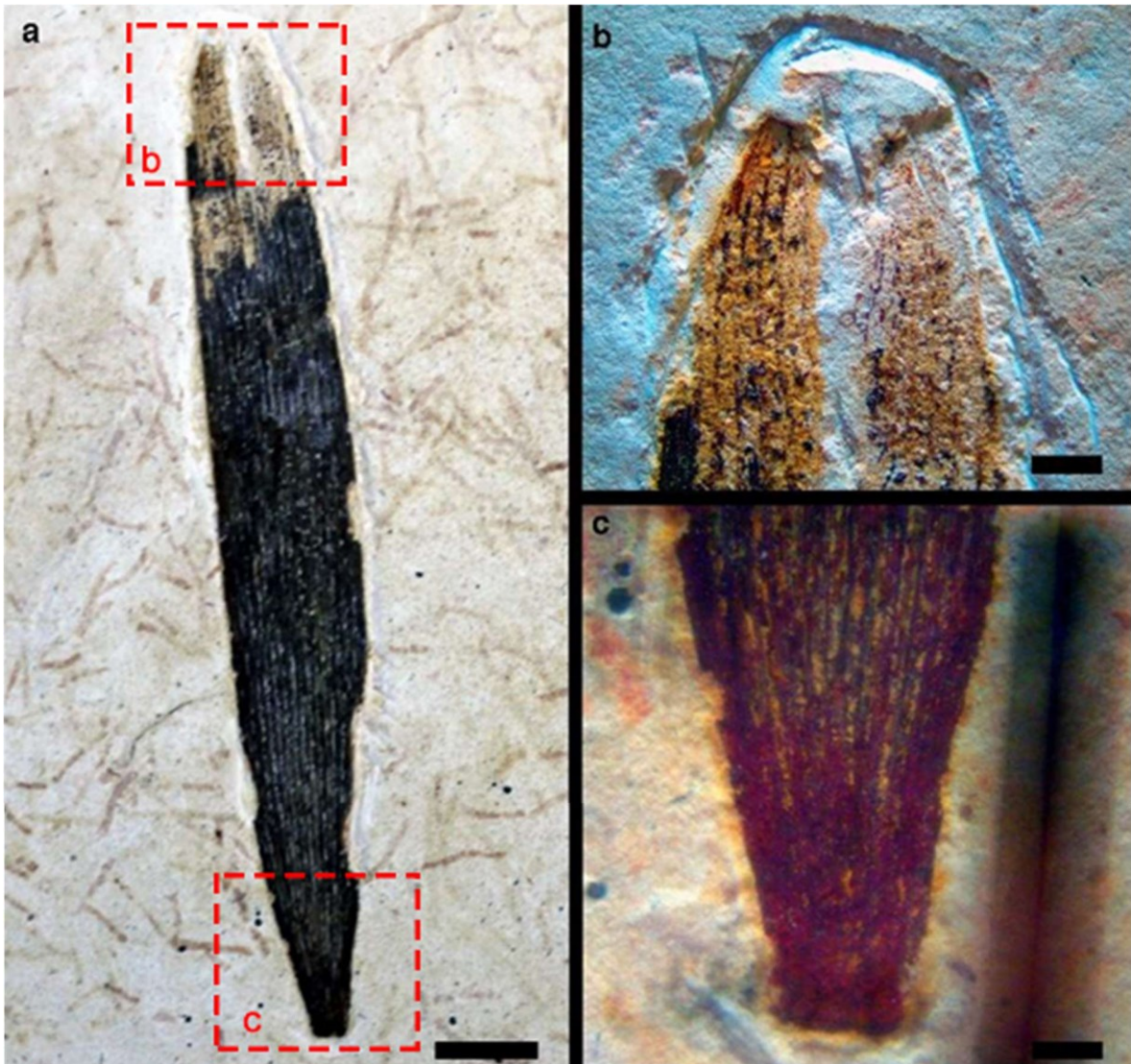


Figura 5: Folha de *Podozamites* (LPU 1669): A) Espécime com ápice fragmentado, escala: 1 cm. B) Impressão mostrando o tipo de ápice. Escala 2 mm. C) Base com nervuras se dicotomizando em direção à região medial. Escala 2 mm.

**Observações e comparações:** O espécime apresenta caracteres que podem ser atribuídos a *Podozamites lanceolatus* por ser uma folha fina, pequena e com várias nervuras, características morfológicas também descritas por Duarte (1985) para restos foliares também atribuídos a *Podozamites lanceolatus*, com base nos caracteres macroscópicos. O formato da folha também apresenta semelhança com os espécimes vistos por Kunzmann *et al.*, (2004) e Mendes *et al.*, (2020) no entanto a folha do espécime LPU 1669 é menor, mas também possuem nervuras densamente dispostas em toda a extensão da folha. A cutícula não se encontra preservada, impossibilitando a descrição dos caracteres microscópicos da folha.

*?Podozamites doludenkoeae* Nosova; Cittert; Kiritchkova,

**Material:** LPU 899 (Formação Crato)

**Descrição:** Impressão/compressão de folha preservada de forma incompleta, a base do espécime encontra-se parcialmente fragmentada. O folíolo apresenta 53.5 mm de comprimento com largura de 10.5 mm próximo a base, 19.3 mm em sua largura máxima, que se encontra a um terço da base ao ápice, chegando a medir até 2 mm na porção mais distal do folíolo. A base é atenuada, o ápice é do tipo agudo, terminando obtusamente e a margem é inteira. Existem 1-2 nervuras por mm, estas dicotomizam-se na parte inferior das folhas, tornando-se paralelas no meio e convergindo no ápice (Fig. 6).

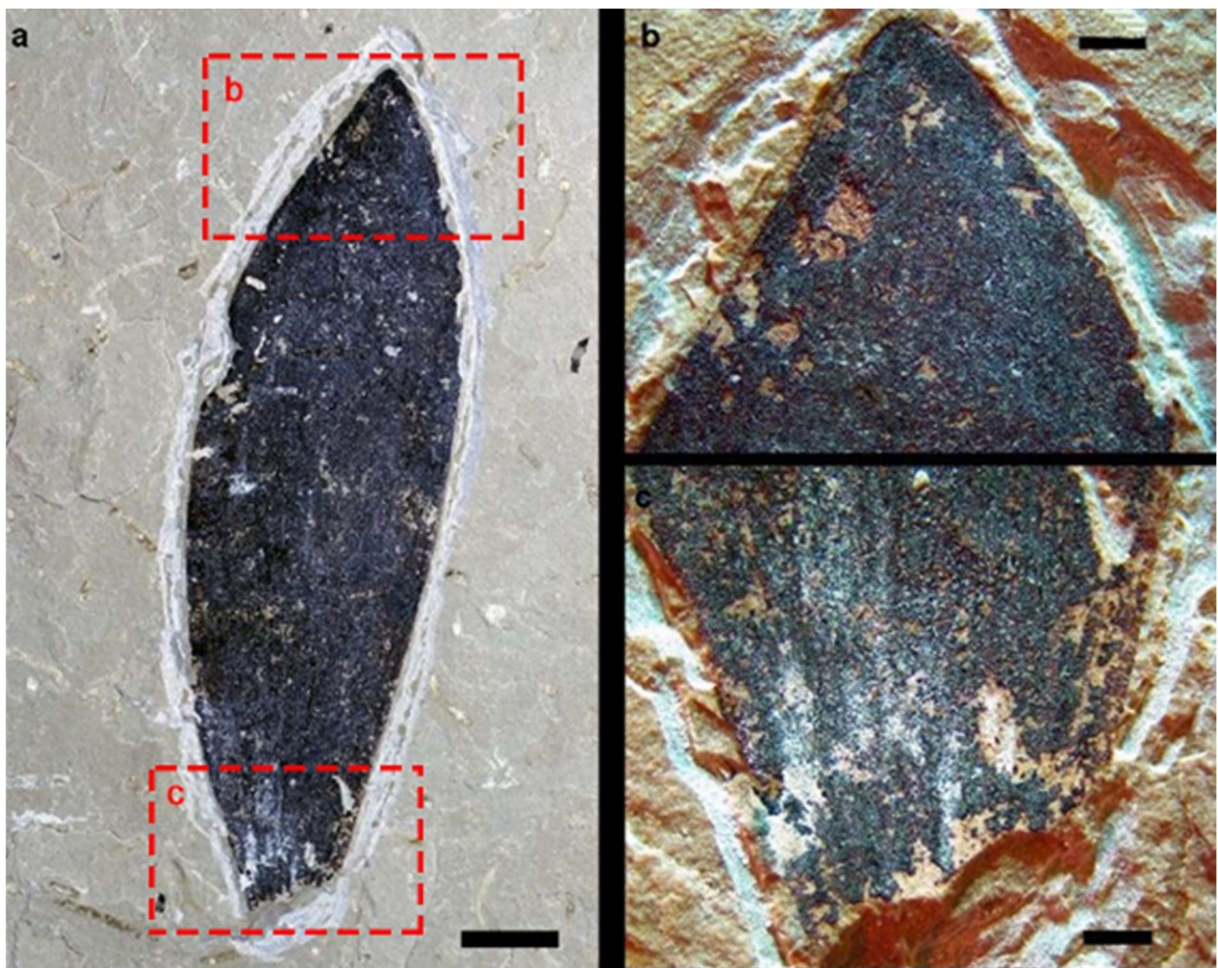


Figura 6: Folha de *Podozamites* (LPU 899): A) Impressão foliar preservada, escala: 1 cm. B) Tipo de ápice preservado, escala: 2 mm. C) Base levemente fragmentada, sem presença de um pecíolo diferenciado. Escala 2 mm.

**Observações e comparações:** O espécime apresenta caracteres que podem ser atribuídos às espécies de *Podozamites*. Tanto *Podozamites distans* quanto *Podozamites doludenkoae* descritas por Nosova et al., (2017) apresentam o mesmo tipo de ápice visto no espécime. No entanto, o tamanho das folhas de *Podozamites distans* são um pouco variáveis, apresentando

até 100 mm de comprimento e nervuras densamente distribuídas, com 22-27 nervuras por cm. *Podozamites doludenkoae* possui até 65 mm de comprimento, exibindo 18–20 nervuras por cm no ponto mais largo da folha que fica a um terço da base (Nosova; Cittert; Kiritchkova, 2017). Com base no tamanho da folha e no tipo de ápice agudo, terminando obtusamente, o espécime poderia ser atribuído a mais um exemplar de *Podozamites doludenkoae*, o primeiro registro para a Bacia do Araripe. Pois o espécime LPU 899 difere das demais folhas provenientes da Formação Crato por ser mais largo e apresentar menos nervuras por cm, apresentando semelhança com as folhas de *Podozamites doludenkoae* (Nosova; Cittert; Kiritchkova, 2017). Porém, tendo em vista a fragilidade das folhas e por não apresentar cutícula preservada, torna-se impossível a descrição dos caracteres anatômicos e classificação precisa do material.

**?*Podozamites irkutensis***

**Material:** LPU 1883 (Formação Crato)

**Descrição:** Impressão foliar parcialmente preservada. No espécime a base encontra-se ausente, a margem é inteira e o ápice agudo. O espécime apresenta 74.4 mm de comprimento com largura variando entre 11.6 mm na porção medial reduzindo abruptamente em direção ao ápice, onde apresenta 3.5 mm. No espécime as nervuras não são contáveis, pois apresenta apenas uma leve impressão parcial da folha (Fig. 7).

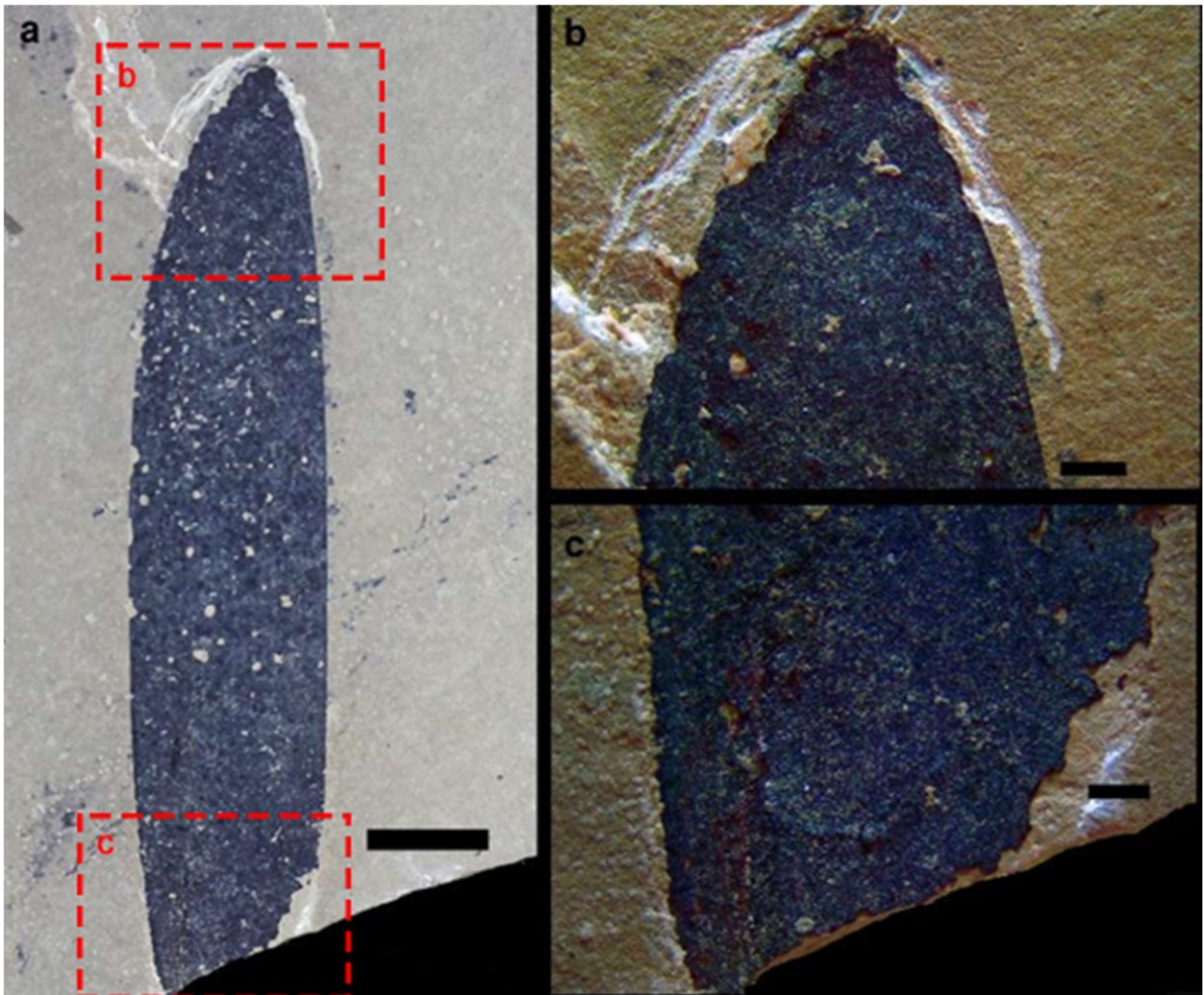


Figura 7: Folha de *Podozamites* (LPU 1883): A) Compressão foliar preservada, escala: 1 cm. B) Tipo de ápice preservado. Escala: 2 mm. C) Base fragmentada. Escala: 2 mm.

**Observações e comparações:** O espécime apresenta caracteres morfológicos que podem ser atribuídos às espécies de *Podozamites*. No espécime LPU 1883 a folha é estreita, com ápice agudos e nervuras finas e densamente distribuídas. Os restos foliares diferem de *Podozamites doludenkoe* que possui folhas menores e mais largas, mas se assemelha ao formato da folha se de *Podozamites irkutensis* Nosova; Cittert; Kiritchkova. De acordo com Nosova *et al.*, (2017) *Podozamites irkutensis* também apresenta ápice agudo e possui folhas mais estreitas com um número maior de nervuras por cm. No entanto faltam caracteres anatômicos cuticulares para atribuição precisa a uma espécie.

***Podozamites* sp.**

**Material:** LPU 1736 (Formação Crato)

**Descrição:** Compressão foliar parcialmente preservada. Dois folíolos são preservados de forma incompleta, ambos apresentam bases fragmentadas, o ápice é do tipo agudo e a margem é inteira. A folha mais bem preservada, ainda que incompleta, apresenta 52.3 mm de comprimento, 8.2 mm de largura na região medial e ápice com uma acentuada redução da largura, apresentando 2.1 mm na porção mais distal do folíolo. As nervuras são densamente distribuídas na superfície da folha, contabilizando 4-5 nervuras por mm (Fig. 8).

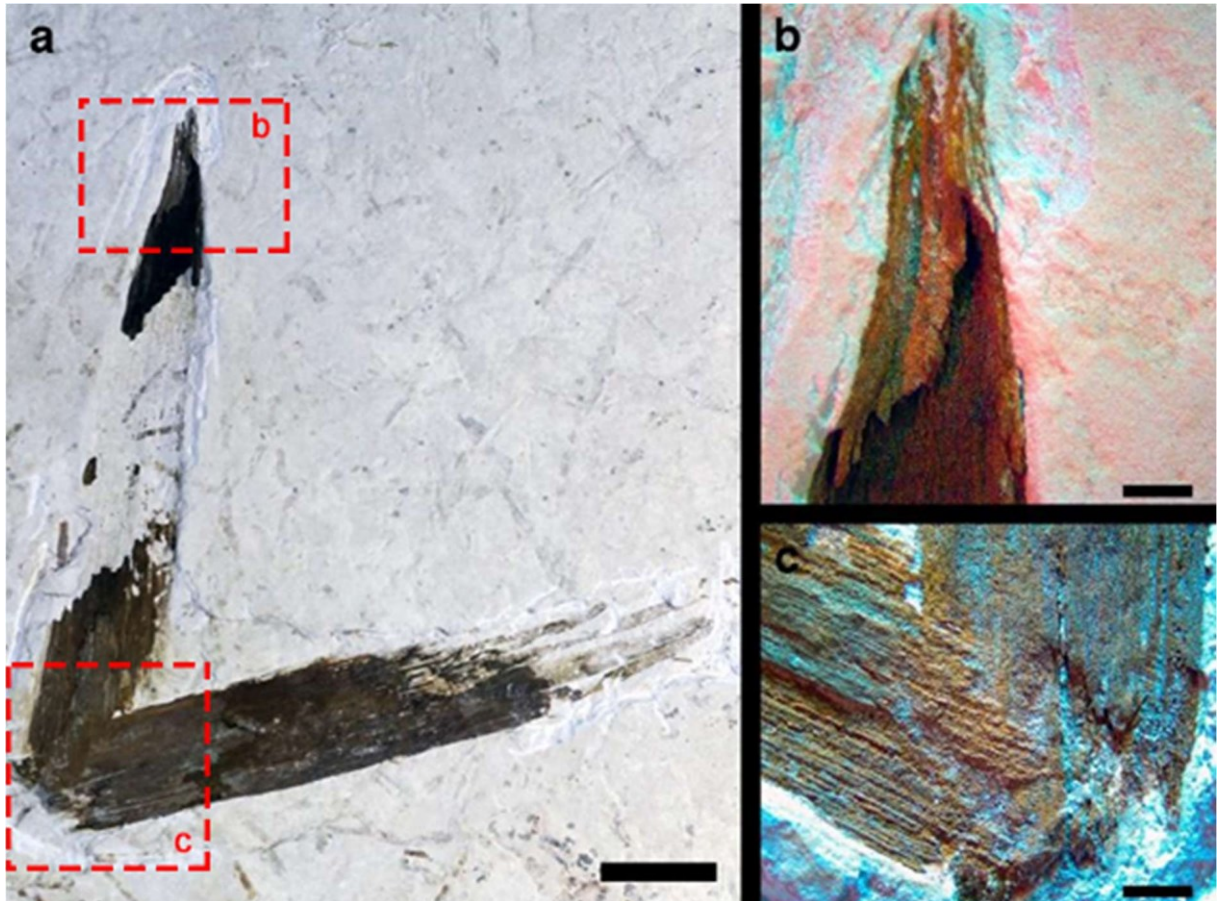


Figura 8: Duas folhas de *Podozamites* (LPU 1736): A) Espécime incompleto, mas com detalhes foliares claramente observáveis., escala: 1 cm. B) Ápice bem preservado. Escala: 2 mm. C) Encontro da porção dos dois espécimes sobreposto um ao outro. Escala: 2 mm.

**Observações e comparações:** O espécime LPU 1736 apresenta caracteres morfológicos que podem ser atribuídos tanto ao gênero *Podozamites* quanto à *Lindleycladus*. O formato da folha lanceolado, e a densidade das nervuras, no entanto o tipo de base não se encontra preservado e o ápice é um pouco mais agudo do que nas espécies descritas para ambos os gêneros. Caracteres anatômicos evidenciando o arranjo estomático se encontra ausente devido a preservação incompleta das estruturas.

*Podozamites* sp.

**Material:** LPU 1857 (Formação Crato)

**Descrição:** Impressão foliar completamente preservada. O espécime apresenta base atenuada, margem inteira e ápice arredondado. O folíolo possui 80.2 mm de comprimento com largura de 5 mm na base, estendendo-se até a porção mediana, no qual apresenta 8.3 mm e seu ápice apresenta uma leve redução medindo 7.37 mm. As nervuras são densamente distribuídas na superfície da folha com espaçamento muito curto impossibilitando a contagem precisa, uma vez que o espécime apresenta apenas impressão (Fig. 9).

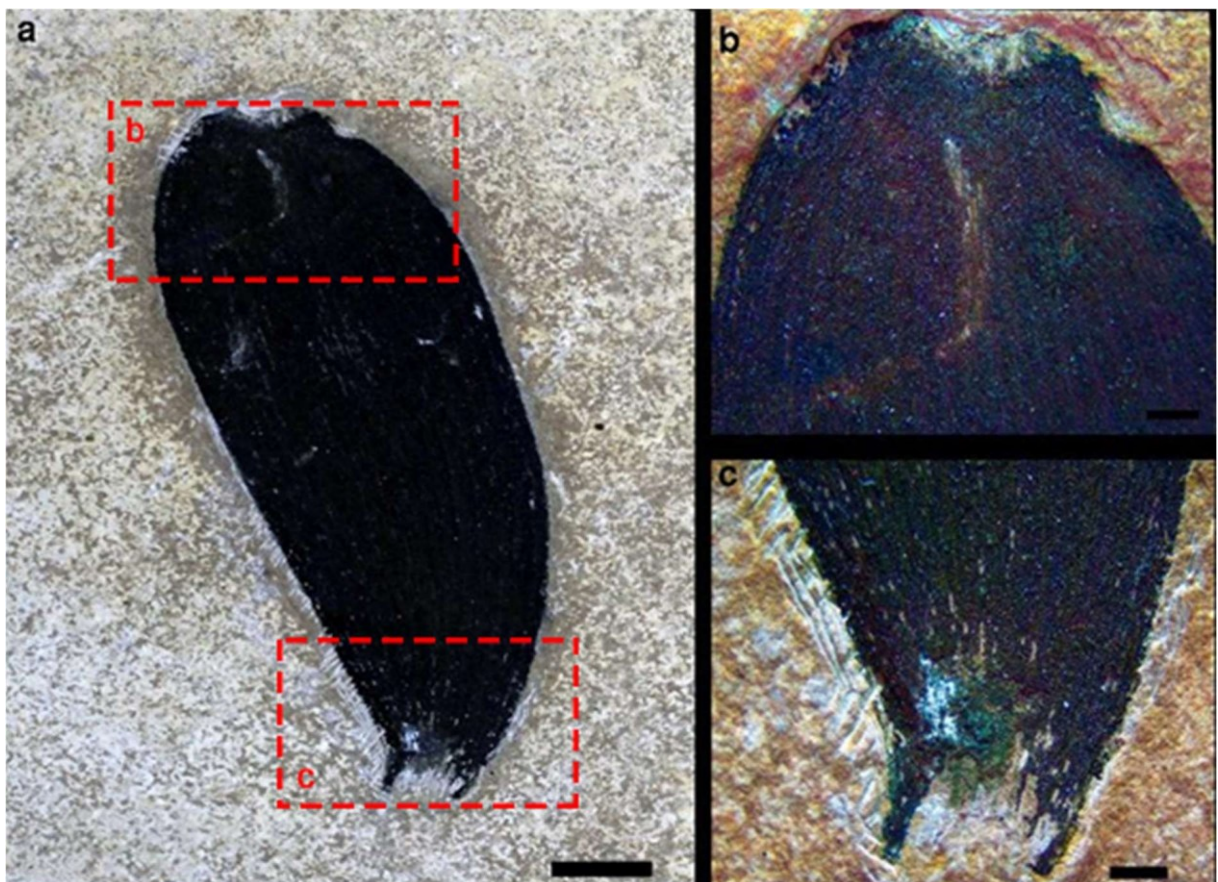


Figura 9: Folha de *Podozamites* (LPU 1857): A) Espécime completo preservado, escala: 1 cm. B) Tipo de ápice facilmente identificável. Escala: 2 mm. C) Base da folha mostrando que não há pecíolo claramente diferenciado. Escala: 2 mm.

**Observações e comparações:** O espécime LPU 1857 é distinto de todas as espécies descritas para *Podozamites* e para *Lindleycladus* pela presença de um ápice redondo e tamanho menor da folha. A largura máxima das folhas de *Podozamites* está a um terço da distância da base ao ápice e vai reduzindo (Nosova; Cittert; Kiritchkova, 2017) e no espécime a largura máxima se estende da porção medial até o ápice, sem nenhuma redução da largura. No entanto, o espécime descrito também possui folhas achatadas, lanceoladas, retas e não possuem pecíolo distinto com

visto nos restos foliares de ambos os gêneros, mas a ausência de cutícula preservada impossibilita a classificação sistemática do espécime.

**Ordem:** Coniferales Gorozhankin, 1904

**Gênero:** *Lindleycladus* Harris, 1979

*Lindleycladus lanceolatus* Harris

**Material:** LPU 1918 (Formação Crato)

**Descrição:** Folha lanceolada preservada na qual o ápice encontra-se fragmentado. A base é do tipo atenuada e a margem inteira. Limbo espesso, com aproximadamente 1 mm de espessura. O espécime apresenta-se incompleto e possui 48.5 mm de comprimento, com 3.0 mm de largura na base e 10.0 mm em sua largura máxima, que está a um terço da distância da base ao ápice. As nervuras são bem preservadas, bifurcando-se próximo a base e correm paralelas e uniformemente distribuídas, com densidade de aproximadamente 1-2 nervuras por mm, todas apresentando a mesma espessura (Fig. 10).

A epiderme do espécime está preservada de forma excelente, portanto a distribuição dos estômatos na epiderme foliar é bastante visível. Os estômatos estão preservados entre as nervuras formando fileiras descontínuas e orientados de forma longitudinal ou às vezes oblíqua (Fig. 10D). As células da epiderme são curtas a alongadas e as paredes das células epidérmicas são geralmente isodiamétricas (quase quadrada) ou retangular, medindo 50-85  $\mu\text{m}$  de comprimento por 30-40  $\mu\text{m}$  de largura (Fig. 10E). Nas células da epiderme as paredes anticlinais são retas, organizadas em fileiras longitudinais simples (Fig. 10F). As células epidérmicas dentro das faixas estomáticas próximas às células-guardas são mais isodiamétricas do que retangulares, às vezes também poligonais.

As faixas estomáticas estão separadas por um conjunto de células alongadas que correspondem a 4-6 colunas de células epidérmicas comuns que provavelmente se correlacionam com as nervuras (Fig. 10F). A distância entre os estômatos na mesma fileira estomática é de 70-85  $\mu\text{m}$ , distância entre as fileiras estomáticas 55-70  $\mu\text{m}$ .

As células-guardas não são afundadas, são estreitas e alongadas com comprimento de 66-80  $\mu\text{m}$  e a largura é de 20-25  $\mu\text{m}$  (Fig. 10G). As extremidades das células-guarda são delimitadas por células subsidiárias polares 1-2 tetragonais a poligonais. As células subsidiárias laterais são simétricas ou assimétricas, mais ou menos isodiamétricas, orientadas paralelamente



à abertura estomática e se estendem por todo o comprimento das células guarda (Fig. 10G). As células subsidiárias laterais são divididas longitudinalmente, resultando na formação de células estreitas circundantes. As paredes anticlinais são retas e onduladas, e as paredes periclinais são lisas e retas (Fig 10G).

A superfície da cutícula mostra estômatos anficiclocíticos com 4-6 células subsidiárias. Os estômatos estão afundados em relação às demais células epidérmicas. Os poros estomáticos são oblongos a ovais, com 27-37  $\mu\text{m}$  de comprimento x 8-20  $\mu\text{m}$  de largura (Fig. 10H).

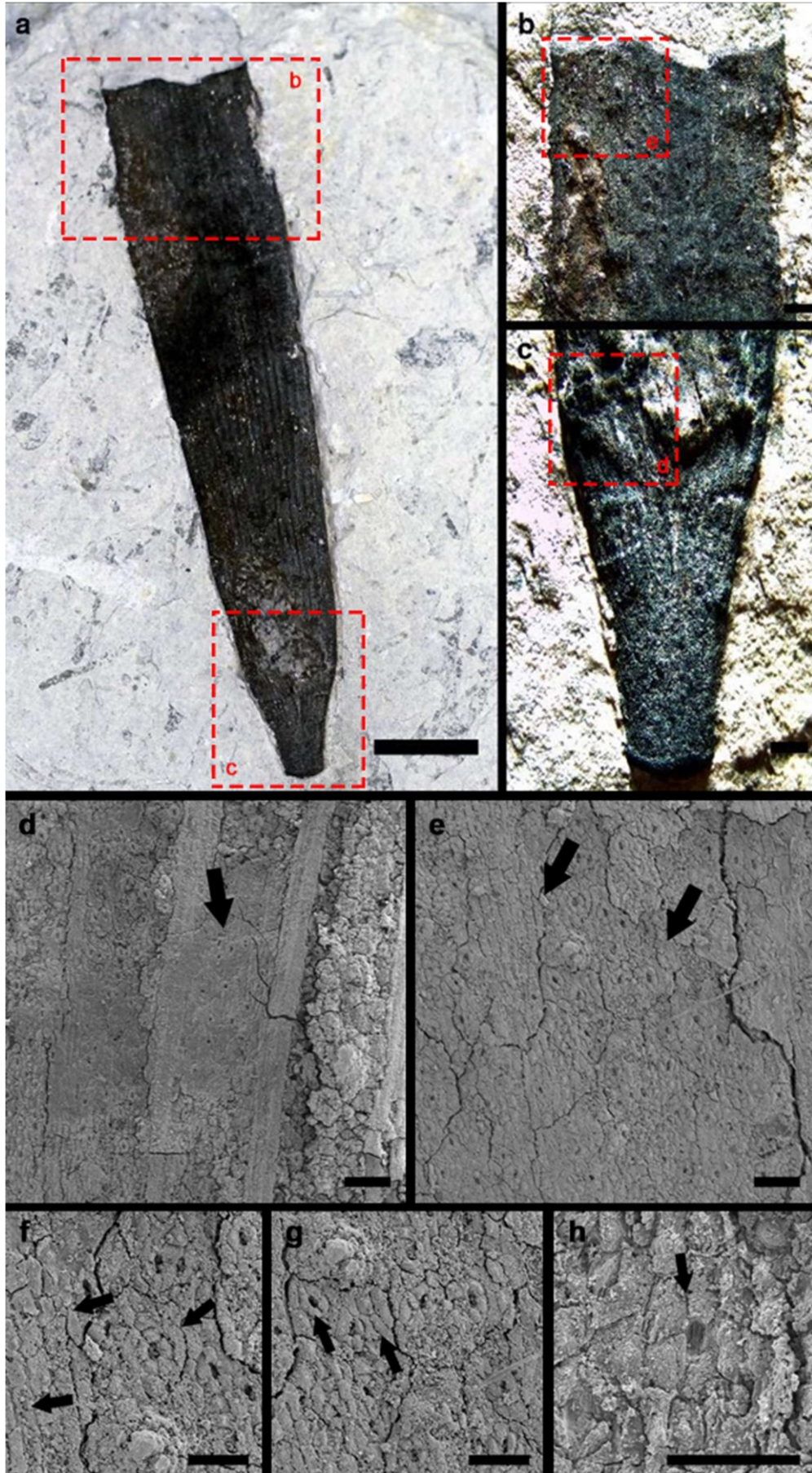


Figura 10: Folha de *Lindleycladus lanceolatus* (LPU 1918): A) Espécime fragmentado, mas bem preservado e de fácil observação das nervuras foliares., escala: 1 cm. B) Porção medial do espécime, uma vez que o ápice não se encontra preservado. Escala: 2 mm. C) Base preservada com nervuras emergindo em direção a porção medial. Escala: 2 mm. D) Arranjo dos estômatos dentro das fileiras estomáticas. E) Disposição dos estômatos e células epidérmicas retangulares separando as faixas estomáticas. F) Células epidérmicas e subsidiárias circundando o estômato. G) Células-guarda e células epidérmicas comuns. H) Abertura do estômato. Barras de escala: A-B 500 µm; C-D 200 µm; E 50 µm.

**Observações e comparações:** se encontra bem preservado possibilitando estudos macro e microscópicos. Analisando os dados macroscópicos poderia atribuir o espécime tanto à *Podozamites* quanto à *Lindleycladus*. O espécime LPU 1758 apresenta os mesmos caracteres macroscópicos que os espécimes LPU 1669, LPU 1033, tais como o formato da folha, tipo de ápice e base e espessura das nervuras, além da presença de estômatos arranjados de forma longitudinal para o espécime LPU 1918, caractere diagnóstico das folhas de *Lindleycladus*. As folhas de *Podozamites* se distinguem de *Lindleycladus* por estômatos de orientação transversal dispostos em fileiras (Harris 1979). Os caracteres observados permitem a atribuição do espécime a mais um registro de *Lindleycladus lanceolatus* (Lindley & Hutton, 1836) Harris, com base na morfologia, bem como no arranjo e orientação dos estômatos (Kunzmann et al., 2004).

## Discussão

### *Considerações taxonômicas*

Os nove espécimes descritos aqui, provenientes da Formação Crato, Cretáceo Inferior são semelhantes no formato lanceolado das folhas, ausência de pecíolo e nervuras que surgem na base e correm paralelamente em toda a extensão da folha, convergindo no ápice. As folhas Mesozoicas desse tipo são tipicamente atribuídas a *Podozamites* ou *Lindleycladus*, coníferas de ampla distribuição (Kvacek; Sakala, 2012; Shi *et al.*, 2018). A maioria das coníferas existentes possuem uma folhagem relativamente pequena e com uma única nervura (Pole *et al.*, 2016), no entanto, os espécimes aqui descritos possuem alta densidade de nervuras paralelas, mostrando uma variação morfológica desse grupo ao longo do tempo geológico.

Resolver relações entre plantas semelhantes a coníferas extintas não é simples porque, embora estudos paleobotânicos nos últimos dois séculos tenham descrito um grande número de fósseis potencialmente relevantes, a quantidade e a qualidade das informações disponíveis para essas plantas extintas são altamente variáveis (Herrera *et al.*, 2020). Nem sempre as plantas são

encontradas com todos os órgãos conectados e a ausência de determinados caracteres dificultam a classificação desses vegetais.

As folhas e ramos de *Podozamites* eram inicialmente consideradas pertencentes às Cycadophytes, Braun (1843) estabeleceu o gênero *Podozamites* de uma parte dos *Zamitas* como “folhas pinadas, folíolos dispostos alternadamente com uma base contraída; nervuras saindo da base e correndo paralelas até o ápice”. Nathorst (1911) foi o primeiro a demonstrar que as folhas dos *Podozamites* não são pinadas, mas que se arranjam helicoidalmente, e Florin (1953) discutiu a mudança de opinião de *Podozamites* sendo uma folha de cicadófito simplesmente pinada para a ideia de que é um tipo de conífera, carregando folhas simples, helicoidalmente dispostas em ramos decíduos.

Os morfotipos extintos aqui descritos podem pertencer a grupos de coníferas que compartilham vários caracteres com *Agathis* Salisbury, *Podozamites* Braun e *Lindleycladus* Harris. As folhas fósseis analisadas certamente pertencem às coníferas, porque o arranjo estomático é conífero. É possível que *Podozamites* esteve presente na Bacia do Araripe, pois essas folhas são semelhantes ao material descrito por Nosova *et al.*, (2017) para espécies do Jurássico da Alemanha e apresenta forte semelhança com os restos foliares citados para essa bacia e atribuídos a *Podozamites lanceolatus* com base em semelhanças morfológicas descritas por Duarte (1985). Porém, como em muitas folhas a cutícula não se encontra preservada a afinidade sistemática desses restos foliares permanece incerta.

Harris (1926, 1935) foi o primeiro a estudar em detalhes as estruturas epidérmicas de *Podozamites* com base em abundante material do final do Triássico e do início Jurássico do leste da Groenlândia. Harris reconheceu várias espécies, e além de notar suas cutículas muito finas e delicadas, ele também notou suas estruturas estomáticas variáveis. A orientação dos estômatos de *P. distans* apresenta-se de forma transversal, oblíquo para longitudinal (Nosova; Cittert; Kiritchkova, 2017) já em *P. punctatus* Harris, *P. dolundenkoeae* Nosova, *P. irkutensis* Nosova e *P. harrisii* Shi, os estômatos variam entre transversal e as vezes oblíquos.

As descrições de *Podozamites* baseadas em pequenos fragmentos de cutícula também foram encontradas, sem dados suficientes para distinguir uma espécie. Como exemplo, temos as folhas de *Podozamites* sp. do Triássico Superior da província de Hunan da China que são caracterizadas por uma cutícula delicada e orientação transversal dos estômatos (Zhou, 1983). De acordo com Pole *et al.* (2016) em fragmentos do início do Cretáceo da Rússia cutículas com estômatos orientados transversalmente também são classificadas como folhas de *Podozamites* sp. Embora *Podozamites* já estivesse restrito durante o Cretáceo, ainda há descrições das

estruturas epidérmicas de *Podozamites* sp., e *P. harrisii* atribuídas a este morfogênero com base no arranjo transversal dos estômatos (Krassilov, 1967; Pole *et al.*, 2016; Shi *et al.*, 2018).

Os morfogêneros *Podozamites* é uma conífera de distribuição geográfica ampla no Mesozoico. Atualmente, o gênero monotípico *Lindleycladus* é conhecido apenas do Hemisfério Norte, mais precisamente do Jurássico de Yorkshire (Harris, 1979) e do Cenomaniano da Europa Central (Knobloch; Kvaček, 1997) sendo pela primeira vez descrito para o Cretáceo do Hemisfério Sul por Kunzmann *et al.*, (2004). *Lindleycladus* é morfologicamente semelhante a *Podozamites* e apenas o arranjo estomático é capaz de diferenciá-los. Assim como visto no espécime LPU 1758 e também por Kunzmann *et al.*, (2004), as folhas de *Lindleycladus* são espessas, têm cutículas grossas com estômatos que são orientados longitudinalmente ao contrário das espécies de *Podozamites*, com cutículas muito finas e delicadas e estômatos paracíticos orientados transversalmente (Shi *et al.*, 2018).

Diferenças na estrutura estomática entre esses gêneros fornece o meio mais inequívoco para distingui-los (Kunzmann *et al.*, 2004; Shi *et al.*, 2018). Harris (1979) propôs que estômatos orientados transversalmente são uma característica diagnóstica dos *Podozamites* e que *Lindleycladus* apresenta estômatos enfileirados longitudinalmente (Shi *et al.*, 2018). As folhas de Crato assemelham-se a *Lindleycladus lanceolatus* (Lindley & Hutton, 1836) Harris, na morfologia, bem como no arranjo e orientação dos estômatos. Entre as fileiras estomáticas existem 4 a 6 colunas de células epidérmicas comuns que provavelmente se correlacionam com as nervuras assim como no espécime descrito por Kunzmann *et al.*, (2004). As células da epiderme comum do espécime LPU 1918 também são alongadas e de forma retangular. Portanto, não há razão para duvidar da ocorrência de *Lindleycladus* no Hemisfério Sul no Cretáceo, uma vez que Kunzmann *et al.*, (2004) também cita a ocorrência desse gênero no Cretáceo da América do Sul.

Harris (1979) designou o gênero *Lindleycladus* para *Podozamites lanceolatus* por identificar a disposição longitudinal dos estômatos. Por esse motivo, e analisando os caracteres macroscópicos do espécime LPU 1918 é provável que o material descrito por Duarte (1985) para Bacia do Araripe e atribuídos a *Podozamites lanceolatus* corresponda a folhas de *Lindleycladus lanceolatus*, uma vez que essa descrição tenha sido realizada com a ausência dos detalhes epidérmicos dos espécimes.

O grande número de espécimes encontrados com folhas desconectadas dos ramos sugere que as folhas eram regularmente eliminadas das plantas. Como em muitas coníferas de folhas largas existentes, as folhas provavelmente completaram seu ciclo de vida e caíram (Harris, 1976). Herrera *et al.*, (2020) sugere que as folhas de *P. harrisii* eram provavelmente perenes e não anualmente decídua. Nesse caso é provável que as folhas de *Podozamites* sejam lançadas apenas no final de sua vida útil.

As coníferas na Formação Crato são comuns em sua diversidade e dominância e são encontradas desarticuladas, folhas desconectadas de ramos, folhas desgastadas e ramos fragmentados (Mohr *et al.*, 2012; Batista *et al.*, 2017; Batista *et al.*, 2020). São raros os fósseis que apresentam uma planta completa preservada, até mesmo os mais bem preservados contêm apenas partes isoladas (Kunzmann; Mohr; Bernardes-De-Oliveira, 2009). Assim, pode se inferir que a desarticulação seja em decorrência do transporte de áreas elevadas até o local de deposição.

## **Conclusão**

A Formação Crato embora apresente um número considerável de espécimes atribuídos a *Podozamites*, são raros os casos em que as cutículas se encontram preservadas, pois suas cutículas são extremamente frágeis e quando preservadas, facilmente destruídas. No entanto, embora tenha crescido o número de trabalhos sobre suas cutículas, aqui na Bacia do Araripe essas descrições ainda são ausentes. Novas análises ainda são necessárias para compreender melhor a diversidade deste gênero nesta bacia.

Possivelmente *Lindleycladus lanceolatus* tenha sido descrita anteriormente como *Podozamites lanceolatus* para a Bacia do Araripe, uma vez que os caracteres macroscópicos das folhas de ambas as espécies são semelhantes, sendo possível diferencia-las apenas pelos detalhes epidérmicos. As folhas de *Lindleycladus* são espessas, têm cutículas grossas com estômatos anficiclocíticos que são orientados longitudinalmente ao contrário das espécies de *Podozamites*, com cutículas muito finas e delicadas e estômatos paracíticos orientados transversalmente.

O primeiro registro de *Lindleycladus lanceolatus* é feito para a Bacia do Araripe. Analisando os caracteres morfoanatômicos, tais como o tipo de ápice, tipo de base e disposição do aparelho estomático exibindo estômatos anficiclocíticos formando fileiras descontínuas e orientados de forma longitudinal ou às vezes oblíqua, sendo assim, não há motivos para duvidar da ocorrência dessa espécie aqui no Hemisfério Sul.

## Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico - FUNCAP pela bolsa de mestrado e ao técnico do laboratório de caracterização de materiais da Universidade Federal do Cariri - UFCA pelas análises microscópicas.

## Referências

- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências**. Petrobras, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.
- ASSINE, M. L.; PERINOTTO, J. D. J.; CUSTÓDIO, M. A.; NEUMANN, V. H.; VAREJÃO, F. G.; MESCOLOTTI, P. C. Sequências deposicionais do andar Alagoas da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 22, n. 1, p. 3-28, 2014.
- ARAI, M.; ASSINE, M. L. Chronostratigraphic constraints and paleoenvironmental interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) based on palynology. **Cretaceous Research**, v. 116, p. 104610. 2020.
- BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. D. C.; SALES, M. A.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PloS one**, v. 12, n. 3, p. e0173090, 2017.
- BATISTA, M. E.; KUNZMANN, L.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. Á.; LOIOLA, M. I. A New Species of *Brachyphyllum* from the Crato Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Brazil. **Ameghiniana**, v. 57, n. 6, p. 519-533, 2020.
- BATISTA, M. E. P.; MARTINE, A. M.; SARAIVA, A. Á. F.; DE LIMA, F. J.; BARROS, O. A.; SÁ, A. A.; LOIOLA, M. I. B. *Brachyphyllum*: State of the art and new data regarding *B. obesum*, the most representative fossil plant in the Araripe Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, p. 103405, 2021.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. Indicadores paleoclimáticos na paleoflora do Crato, final do aptiano do gondwana norocidental. In: **Paleontologia: Cenários da vida, Paleoclimas**, v. 5 Editores Carvalho I.S., Garcia M.J., Lana C.C. e Jr. O.S. piry". 2014.
- CONDAMINE, F. L.; SILVESTRO, D.; KOPPELHUS, E. B.; ANTONELLI, A. The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 117, n. 46, p. 28867-28875, 2020.
- DUARTE, L. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**, DNPM, Brasília, n. 27, p. 585-617, 1985.

- GOLDBERG, K.; PREMAOR, E.; BARDOLA, T.; SOUZA, P. A. Aptian marine ingression in the Araripe Basin: Implications for paleogeographic reconstruction and evaporite accumulation. **Marine and Petroleum Geology**, v. 107, p. 214-221, 2019.
- HARRIS, T. M. The Rhaetic flora of Scoresby Sound, East Greenland. **Medd. Gronland, Kjobenhavn**, v. 68, p. 45-148, 1926.
- HARRIS, T. M. **The Fossil Flora of Scoresby Sound East Greenland**. Part 5. Alexander Doweld, 1935.
- HARRIS, T. M. Two neglected aspects of fossil conifers. *Am J Bot*, v. 63, p. 902–910, 1976.
- HARRIS, T. M. **The Yorkshire Jurassic flora**. Volume V. Coniferales. British Museum (Natural History), London, 166 p. 1979.
- HERRERA, F.; SHI, G.; MAYS, C.; ICHINNOROV, N.; TAKAHASHI, M.; BEVITT, J. J.; ... CRANE, P. R. Reconstructing *Krassilovia mongolica* supports recognition of a new and unusual group of Mesozoic conifers. **Plos one**, v. 15 n.1, p. e0226779, 2020.
- KRASSILOV, V. A. Early Cretaceous flora of Southern Primorye and its significance for stratigraphy. **Sib. Branch, Far East Geol. Inst., Acad. Sci. USSR**, p. 1-364, 1967.
- KNOBLOCH, E.; KVAEK, J. Bennettitalean and coniferalean (?) leaves from the Cretaceous (Cenomanian) of the Bohemian Massif, Central Europe. - **Cretaceous Research**, v. 18, p. 567-586, 1997.
- KUNZMANN, L.; MOHR, B.A.R.; BERNARDES-DE OLIVEIRA, M.E.C. Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato Formation (Brazil). I. Araucariaceae and *Lindleycladus* (incertae sedis). **Mitt. Mus. Naturkde. Berlin, Geowiss. Reihe**, v. 7, p. 155-174, 2004.
- KUNZMANN, L.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE OLIVEIRA, M. E. C. *Cearania heterophylla* gen. nov. et sp. nov., a fossil gymnosperm with affinities to the Gnetales from the Early Cretaceous of northern Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 158, p. 193–212, 2009.
- KVAČEK, J.; SAKALA, J. Late cretaceous flora of James Ross island (Antarctica)—preliminary report. **Czech Polar Reports**, v. 1, n. 2, p. 96-103, 2012.
- DE LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da paleoflora das formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe Nordeste do Brasil. **Estud. Geológicos**, v. 22, p. 99-115, 2012.
- NOSOVA, N.; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H.; KIRITCHKOVA, A. New data on the epidermal structure of the leaves of *Podozamites* Braun. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 238, p. 88-104, 2017.
- MELO, R. M.; GUZMÁN, J.; ALMEIDA-LIMA, D.; PIOVESAN, E. K.; NEUMANN, V. H. D. M. L.; SOUSA, A. D. J. New marine data and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-15, 2020.
- POLE, M.; WANG, Y.; BUGDAEVA, E. V.; DONG, C.; TIAN, N.; LI, L.; ZHOU, N. The rise and demise of *Podozamites* in east Asia—An extinct conifer life style. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 464, p. 97-109, 2016.



SHI, G.; HERRERA, F.; HERENDEEN, P. S.; LESLIE, A. B.; ICHINNOROV, N.; TAKAHASHI, M.; CRANE, P. R. Leaves of Podozamites and Pseudotorellia from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 16, n. 2, p. 111-137, 2018.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. **SIGEP, Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos. Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Brasília**. 113-120, 2002.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As análises realizadas com os restos foliares depositados nas coleções do Laboratório de Paleontologia da URCA e no Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens possibilitaram a ampliação do conhecimento dos morfotipos foliares proveniente da Bacia do Araripe e embora todos os espécimes não possuam caracteres microscópicos de suas cutículas, esse trabalho mostra a variedade morfológicas de folhas atribuídas a *Podozamites* e descreve a cutícula de uma espécie: *Lindleycladus lanceolatus*, com base na sua morfologia e no arranjo longitudinal dos estômatos.

Não há razões para duvidar que *Lindleycladus lanceolatus* esteve presente na Bacia do Araripe e que possivelmente tenha sido descrita anteriormente como *Podozamites lanceolatus*. Este trabalho confirma a presença de *Lindleycladus lanceolatus* através de uma descrição mais completa e detalhada dos caracteres epidérmicos da folha, onde é possível identificar cutícula espessa com a disposição dos estômatos distribuídos longitudinalmente.

A variedade morfológica das folhas elucida a necessidade de descrições das cutículas, uma vez que os restos foliares aqui descritos com base apenas na morfologia são semelhantes a várias espécies de *Podozamites* e as espécies pertencentes a esse gênero são morfológicamente idênticas entre si, sendo capaz de diferenciá-las apenas pelo arranjo dos estômatos. Através das análises realizadas concluímos que as folhas apresentam caracteres morfológicos semelhantes, tais como o formato da folha e disposição das nervuras, diferindo no tipo de ápice e tamanho das folhas.

A Formação Crato embora apresente um número considerável de espécimes atribuídos a *Podozamites*, são raros os casos em que as cutículas se encontram preservadas, pois suas cutículas são extremamente frágeis e quando preservadas, facilmente destruídas. No entanto, embora tenha crescido o número de trabalhos sobre suas cutículas, aqui na Bacia do Araripe essas descrições ainda são ausentes. Novas análises ainda são necessárias para compreender melhor a diversidade deste gênero nesta bacia, necessitando assim, da realização de contínuos trabalhos de campo.

## REFERÊNCIAS

- ALVIN, K. L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, n. 1-2, p. 71-98, 1982.
- ARAI, M.; ASSINE, M. L. Chronostratigraphic constraints and paleoenvironmental interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) based on palynology. **Cretaceous Research**, v. 116, p. 104610, 2020.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências**. Petrobras, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.
- ASSINE, M. L.; PERINOTTO, J. D. J.; CUSTÓDIO, M. A.; NEUMANN, V. H.; VAREJÃO, F. G.; MESCOLOTTI, P. C. Sequências deposicionais do andar Alagoas da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 22, n. 1, p. 3-28, 2014.
- BATISTA, M. E. P.; KUNZMANN, L.; BEZERRA, F. I.; DE ANDRADE, J. A. F.; SÁ, A. A.; LOIOLA, M. I. B. A new cheirolepidiaceae conifer *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. from the Early Cretaceous of Brazil (Romualdo Formation, Araripe Basin): Paleocological and taphonomic significance. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 258, p. 154-162, 2018.
- BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. D. C.; SALES, M. A.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PloS one**, v. 12, n. 3, p. e0173090, 2017.
- BATISTA, M. E.; KUNZMANN, L.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. A New Species of *Brachyphyllum* from the Crato Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Brazil. **Ameghiniana**, v. 57, n. 6, p. 519-533, 2020.
- BATISTA, M. E. P.; MARTINE, A. M.; SARAIVA, A. A. F.; DE LIMA, F. J.; BARROS, O. A.; SÁ, A. A.; & LOIOLA, M. I. B. *Brachyphyllum*: State of the art and new data regarding *B. obesum*, the most representative fossil plant in the Araripe Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, p. 103405, 2021.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; BARRETO, A. M. F.; BRANCO, F. R.; MOHR, B.; FERNANDES, M. C. C. La Flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico Temprano de la Cuenca de Araripe, Noreste del Brasil. **10 Congreso Geológico Chileno**, Concepción. Actas, p. s/n-s/n. 2003.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; CASTRO-FERNANDES, M. C.; TEWARI, R.; RICARDI-BRANCO, F. Platypermic seeds from the early Permian of Paraná Basin, Brazil. 2007.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. Indicadores paleoclimáticos na paleoflora do Crato, final do aptiano do gondwana norocidental. In: **Paleontologia: Cenários da vida, Paleoclimas**, v. 5 Editores Carvalho I.S., Garcia M.J., Lana C.C. e Jr. O.S. piry". 2014.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN J. R., O. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida-Paleoclimas**. Rio de Janeiro: Interciência, p. 101-119. 2015.

BEURLEN, K. As condições ecológicas e fisiológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43 (Suppl. 1.), p. 411- 415, 1971.

BRAUN, C. F. Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen. In: Münster, G. (Ed.), **Beiträge zur Petrefactenkunde**, 6, p. 1–33, 1843.

CANTRILL, D. J.; FALCON-LANG, H. J. Cretaceous (late Albian) coniferales of Alexander Island, Antarctica. 2. Leaves, reproductive structures and roots. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 115, n. 3-4, p. 119-145, 2001.

COIFFARD, C., KARDJILOV, N., MANKE, I., & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. Fossil evidence of core monocots in the Early Cretaceous. **Nature plants**, v. 5, n. 7, p. 691-696, 2019.

CONDAMINE, F. L.; SILVESTRO, D.; KOPPELHUS, E. B.; ANTONELLI, A. The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 117, n. 46, p. 28867-28875, 2020.

CUSTÓDIO, M. A.; QUAGLIO, F.; WARREN, L. V.; SIMÕES, M. G.; FÜRSICH, F. T.; PERINOTTO, J. A. J.; ASSINE, M. L. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingression in the interior of Northeast Brazil. **Sedimentary geology**, v. 359, p. 1-15, 2017.

DARWIN, C. **On the origin of species: by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859.

DILCHER, D. L.; BERNARDES- DE- OLIVEIRA, M. E.; PONS, D.; LOTT, T. A. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 8, p. 1294-1310, 2005.

DOLUDENKO, M. P. Epidermal structure of Podozamites leaves. **International Geology Review**, v. 9, n. 2, p. 214-217, 1967.

DUARTE, L. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**, DNPM, Brasília, n. 27, p. 585-617, 1985.

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

DUTRA, T. L.; BOARDMAN, D. R. Folhas das Angiospermas: Taxonomia, preservação e sua aplicação na reconstituição das floras e dos climas do passado. **Caderno La Salle XI**, v. 2, p. 109-120, 2004.

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

ESCAPA, I.H.; DECOMBEIX, A.L.; TAYLOR, E.L.; TAYLOR, T.N. Evolution and Relationships of the Conifer Seed Cone *Telemachus*: Evidence from the Triassic of Antarctica, **International Journal of Plant Sciences**, v. 171, n. 5, p. 560-573. 2010.

FANTON, J. C. M.; RICARDI-BRANCO, F.; DILCHER, D., BERNARDES-DE OLIVEIRA, M. E. C. New gymnosperm related with gnetales from the crato palaeoflora (lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil): preliminary study. **Geociências**, n. 25, p. 205-210, 2007.

FAMBRINI, G.L., NEUMANN, V.H.M.L., MENEZES-FILHO, J.A.B., SILVA-FILHO, W.F. DA, OLIVEIRA, E.V. Facies architecture of the fluvial Missão Velha Formation (Late Jurassic–Early Cretaceous), Araripe Basin, Northeast Brazil: paleogeographic and tectonic implications. *Acta Geologica Polonica*, 67, 515–545, 2017.

FILHO, E. B. D. S.; ADAMI-RODRIGUES, K.; LIMA, F. J. D.; BANTIM, R. A. M.; WAPPLER, T.; SARAIVA, A. Á. F. Evidence of plant–insect interaction in the Early Cretaceous Flora from the Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Historical Biology**, v. 31, n. 7, p. 926-937, 2019.

FLORIN, R. On the morphology and taxonomic position of the genus *Cycadocarpidium* Nathorst (Coniferae). **Acta Horti Bergiani**, v. 16, p. 257–275, 1953.

FREITAS A, Francisco Idalécio; HESSELB, Maria Helena; NETOC, José de Araújo Nogueira. Troncos fósseis da Formação Missão Velha na porção leste da Bacia do Araripe, Ceará. **Revista de Geologia**, v. 21, n. 2, p. 193-206, 2008.

GOLDBERG, K., PREMAOR, E., BARDOLA, T., & SOUZA, P. A. Aptian marine ingression in the Araripe Basin: Implications for paleogeographic reconstruction and evaporite accumulation. **Marine and Petroleum Geology**, v. 107, p. 214-221, 2019.

HARRIS, T. M. **The Fossil Flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 5**. Alexander Doweld, 1935.

HARRIS, T. M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, part 5. **Meddelelser om Groenland**, p. 1122 -1114, 1937.

HARRIS, T. M. **The Yorkshire Jurassic flora**. Volume V. Coniferales. British Museum (Natural History), London, 166 p. 1979.

KERKHOFF, H. L. M.; DUTRA, L. T. Uma nova Ephedraceae (Gnetales) da bacia do Araripe, Cretáceo Inferior, Brasil. In: CARVALHO, I. S.; CASSAB, R. C. T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA, M. E. Q. (eds). **Paleontologia: Cenários da Vida** (Ed. Interciência), v. 1, p. 243-250, 2007.

KERP, H. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. **Palaios**, v. 5, n. 6, p. 548-569, 1990.

KNOBLOCH, E.; KVAĚEK, J. Bennettitalean and coniferalean (?) leaves from the Cretaceous (Cenomanian) of the Bohemian Massif, Central Europe. - **Cretaceous Research**, v. 18, p. 567-586, 1997.

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

KUNZMANN, L.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE OLIVEIRA, M. E. C. Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato Formation (Brazil). I. Araucariaceae and *Lindleycladus* (incertae sedis). **Mitt. Mus. Naturkde. Berlin, Geowiss. Reihe**, v. 7, p. 155-174, 2004.

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

KUNZMANN, L.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE OLIVEIRA, M. E. C.; WILDE, V. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. 2006.

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

KVAĚEK, Jiří; SAKALA, Jakub. Late cretaceous flora of James Ross island (antarctica)–preliminary report. **Czech Polar Reports**, v. 1, n. 2, p. 96-103, 2012.

LAWG (Leaf Architecture Working Group). **Manual of leaf architecture:- morphological description and categorization of dicotyledonous and net- 52 veined monocotyledonous angiosperms**. Smithsonian Institute: Washington, DC. 67 pp, + CD-ROM. Jodrell, 1999.

LESLIE, A. B., BEAULIEU, J., HOLMAN, G., CAMPBELL, C. S., MEI, W., RAUBESON, L. R., & MATHEWS, S. An overview of extant conifer evolution from the perspective of the fossil record. **American journal of botany**, v. 105, n. 9, p. 1531-1544, 2018.

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

LIMA, F. J., Saraiva, A. A., SILVA, M. A. D., Bantim, R. A., & Sayao, J. M. A new angiosperm from the Crato Formation (Araripe Basin, Brazil) and comments on the Early Cretaceous Monocotyledons. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 4, 1657-1672, 2014.

LIMA, F. J.; PIRES, E. F.; JASPER, A.; UHL, D.; SARAIVA, A. Á. F.; SAYÃO, J. M. ire in the paradise: evidence of repeated palaeo-wildfires from the Araripe Fossil Lagerstätte (Araripe Basin, Aptian-Albian), Northeast Brazil. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, v. 99, n. 3, p. 367-378, 2019.

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

MAO, K.; MILNE, R. I.; ZHANG, L.; PENG, Y., LIU, J., THOMAS, P.; ... RENNER, S. S. Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 20, p. 7793-7798, 2012.

MARQUES-DE-SOUZA, J. Paleobotânica: o que os fósseis vegetais revelam?. **Ciência e Cultura**, v. 67, n. 4, p. 27-29, 2015.

MARTILL, D.M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R.F. **The Crato Fossil Beds of Brazil – Window into an Ancient World**. Cambridge: University Press. 2007.

MARTILL, D. M.; LOVERIDGE, R. F.; MOHR, B. A. R.; SIMMONDS, E. A wild fire origin for terrestrial organic debris in the Cretaceous Santana Formation fossil Lagerstätte (Araripe Basin) of North-east Brazil. **Cretaceous Research**, v. 34, p. 135-141, 2012.

MARTINE, A.M. **Reconstituições de cenários paleoambientais cretácicos: Membro Crato (Formação Santana, Bacia do Araripe) e Formação Adamantina (Bacia Bauru)**. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2013.

MELO, R. M.; GUZMÁN, J.; ALMEIDA-LIMA, D.; PIOVESAN, E. K.; NEUMANN, V. H. D. M. L.; E SOUSA, A. D. J. New marine data and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-15, 2020.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; LOVERIDGE, R. F. **The macrophyte flora of the Crato Formation**. In: Martill, D. M. et al. (Eds), *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 537- 565. 2007.

MOHR, B. A.; SCHULTKA, S.; SÜSS, H.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. A new drought resistant gymnosperm taxon *Duartenia araripensis* gen. nov. et sp. nov.(Cheirolepidiaceae?) from the Early Cretaceous of Northern Gondwana. **Palaeontographica Abteilung B**, p. 1-25, 2012.

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

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

NATHORST, A.G. Paläobotanische Mitteilungen 10. Über die Gattung *Cycadocarpidium* Nathorst nebst einigen Bemerkungen über *Podozamites*. **Kunglia svenska Vetenskapsakademiens Handlingar**. v. 46, n. 8, p. 1–11, 1911.

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

POLE, M.; WANG, Y.; BUGDAEVA, E. V.; DONG, C.; TIAN, N.; LI, L.; ZHOU, N. The rise and demise of *Podozamites* in east Asia—An extinct conifer life style. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 464, p. 97-109, 2016.

RICARDI-BRANCO, F.; TORRES, M.; TAVARES, S. S.; DE SOUZA CARVALHO, I.; TAVARES, P. G.; & CAMPOS, A. C. A. Itajuba yansanae Gen and SP NOV of Gnetales, Araripe Basin (Albian-Aptian) in Northeast Brazil. In: **Climate change and regional/local responses**. InTech, p. 187-205, 2013.

RIDLEY, M. **Evolução**. Porto Alegre, Artmed, 2006.

RYDIN, C.; MOHR, B. A. R. & FRIIS, E. M. 2003. *Cratonia cotyledon* gen.et sp. nov.: A unique Cretaceous seedling related to Welwitschia. **Proceedings Royal Society London, Ser. B, Biol. Sci** (Suppl.), v. 270, p. S29–S32, 2003.

SARAIVA, A.A.F.; BARROS, O.A.; BANTIM, R.A.M. & LIMA, F.J. **Guia para trabalhos de campo em paleontologia na Bacia do Araripe**. 2ª Edição. Crato. 88 p. 2015.

SARAIVA, A. A. F.; ALCÂNTARA, O. A. B.; BANTIM, R. A. M.; LIMA, F. J. Guia para trabalhos de campo em Paleontologia na Bacia do Araripe. **Crato-Ceará, 88p**. 2010.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 16, n. 2, p. 16, 2006.

SAYÃO, J. M.; NOVA, B. V.; FRANCA, M. A.; OLIVEIRA, G. R.; LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F. Fósseis do Araripe—Um exemplo de diversidade ao longo do tempo profundo. **Sociobiodiversidade na chapada do Araripe**, 2015.

SCHIMPER, W.P. **Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitive dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel**. Paris: T. II, J. B. Bailliére et fils, 1870–1872.

SEILACHER, A. **Fossil Lagerstätten**. In: Sedimentology of Parts of Central Europe, Guidebook for the 8th International Sedimentological Congress. p. 275-282, 1970.

SHI, G.; HERRERA, F.; HERENDEEN, P. S.; LESLIE, A. B.; ICHINNOROV, N.; TAKAHASHI, M.; CRANE, P. R. Leaves of *Podozamites* and *Pseudotorellia* from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 16, n. 2, p. 111-137, 2018.



- SUCERQUIA, P. A.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B.A.R. Phytogeographic, stratigraphic, and paleoclimatic significance of *Pseudofrenelopsis capillata* sp. nov. from the Lower Cretaceous Crato Formation, Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 222, p. 116-128, 2015.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Artmed Editora, 2013.
- TAYLOR, T. N.; E TAYLOR, E. L. **The biology and evolution of fossil plants**. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 544p. 1993.
- TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L.; KRINGS, M. **Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants**. Amsterdam: Elsevier. 1253p. 2009.
- VAREJAO, F. G.; WARREN, L. V.; SIMOES, M. G.; FÜRSICH, F. T.; MATOS, S.A.; ASSINE M.L. Exceptional preservation of soft tissues by microbial entombment: insights into the taphonomy of the Crato Konservat-Lagerstätte. **Palaios**, v. 34, n. 7, 331-348, 2019.
- VAREJÃO, F. G.; SILVA, V. R.; ASSINE, M. L.; WARREN, L. V.; MATOS, S. A.; RODRIGUES, M. G.; ... & SIMÕES, M. G. Marine or freshwater? Accessing the paleoenvironmental parameters of the Caldas Bed, a key marker bed in the Crato Formation (Araripe Basin, NE Brazil). **Brazilian Journal of Geology**, v. 51, n. 1, 2020.
- VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. **SIGEP, Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos. Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Brasília**, p. 113-120, 2002.

