



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

ALITA MARIA NEVES RIBEIRO

**REGISTRO FÓSSIL DE EPHEDRACEAE NA FORMAÇÃO CRATO (CRETÁCEO
INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE): ESTUDO E DESCRIÇÃO DE NOVAS
FORMAS**

CRATO/CE

2022

ALITA MARIA NEVES RIBEIRO

**REGISTRO FÓSSIL DE EPHEDRACEAE NA FORMAÇÃO CRATO (CRETÁCEO
INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE): ESTUDO E DESCRIÇÃO DE NOVAS
FORMAS**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestra em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

Linha de pesquisa: Taxonomia, Sistemática e Evolução da Diversidade Biológica.

Orientadora: Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima

CRATO/CE

2022

_____, autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Ficha Catalográfica elaborada pelo autor através do sistema de geração automático da Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri - URCA

Ribeiro, Alita Maria Neves

R484r REGISTRO FÓSSIL DE EPHEDRACEAE NA FORMAÇÃO CRATO (CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE): ESTUDO E DESCRIÇÃO DE NOVAS FORMAS / Alita Maria Neves Ribeiro. Crato - CE, 2022.

118p. il.

Dissertação. Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri - URCA.

Orientador(a): Prof.^a Dr.^a Flaviana Jorge de Lima

1.Paleoflora, 2.Gnetófitas, 3.Ephedraceae, 4.Formação Crato, 5.Cretáceo Inferior; I.Título.

CDD: 577

ALITA MARIA NEVES RIBEIRO

**REGISTRO FÓSSIL DE EPHEDRACEAE NA FORMAÇÃO CRATO (CRETÁCEO
INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE): ESTUDO E DESCRIÇÃO DE NOVAS FORMAS**

Dissertação de Mestrado em Diversidade Biológica e Recursos Naturais apresentada à Universidade Regional do Cariri – URCA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestra em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

APROVADA EM: 21 / 12 / 2022

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima (Presidente da Banca) - Orientadora

Instituição vínculo: Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Assinatura _____

Prof. Dr. André Jasper (Membro Externo da Banca)

Instituição vínculo: Universidade Vale do Taquari - UNIVASTES

Assinatura _____

Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva (Membro Interno da Banca)

Instituição vínculo: Universidade Regional do Cariri - URCA

Assinatura _____

Dedico ao meu irmão,
Alefe, por todo apoio
que me fez chegar
aqui.

AGRADECIMENTOS

Essa dissertação foi possível graças a uma ação conjunta de pesquisadores amigos que foram fundamentais durante todo o processo que resultou com o trabalho final aqui apresentado e por tanto agradeço:

- À Deus por ter sido meu sustento.
- À minha orientadora, Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima, por ir muito além da orientação, pela amizade e por servir de inspiração e modelo a ser seguido em busca da realização dos meus sonhos.
- Ao Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva, por jamais medir esforços para ajudar-me nos muitos momentos em que necessitei, por todas as vezes que com seu trabalho me encorajou a continuar.
- Ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, por meio dos professores, funcionários e colegas de turma, que estiveram sempre dispostos a ajudar, pela formação e atenção de sempre. Meu reconhecimento à secretária do programa Francy Brito, pela paciência que teve comigo todos os momentos em que me dirigi à secretaria.
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) que me concedeu bolsa durante a realização deste mestrado, sem sombra de dúvidas isto muito contribuiu para a realização desta dissertação.
- Ao Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPPCN) pelo empréstimo do material e ao auxiliar administrativo do museu o Me. Jose Lucio que me ajudou com a separação dos espécimes depositado na coleção do MPPCN.
- Aos meus amigos do Laboratório de Paleontologia da URCA, Thatiany Batista, Edilson Bezerra, Artur Fernandes, Gustavo Pinho, Elis Santana, que me auxiliaram na separação do material e debates sobre os resultados obtidos. Em especial ao Isaac Aquino que me ajudou com a preparação do material e Renan Bantim que me auxiliou por diversas vezes fornecendo dicas valiosas.
- À minha amiga e colega de pós-graduação, Gabriely Lima, por todas as noites e manhãs em que tive sua companhia, mesmo que de forma on-line, para desabafar e ouvi-la e compartilharmos nossas experiências.
- As minhas amigas, Keslem Raiane, Ana Alves e Luana Alves, por todas as conversas, risadas e apoio que sempre recebi quando estivemos juntas.
- Aos meus pais, José Pereira e Cicera Cardoso, por todo apoio, amor e por sempre me incentivar a ir mais longe, pela confiança e pelas mensagens diárias que me fizeram tê-los comigo em todos os momentos, mesmo com a distância sempre se fizeram presentes.
- À Ramon Fernandes, meu namorado, por todo carinho, amor e compreensão. Pelo apoio e incentivo diário.

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.”

José de Alencar

RESUMO

As Gnetófitas são um grupo relictual de gimnospermas de considerável interesse, pois estão no centro de discussões conflitantes sobre sua relação com outras plantas com sementes e, em particular, pelo seu possível papel na origem das angiospermas. Este grupo está representado na Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, sobretudo, pelas famílias Ephedraceae e Welwitschiaceae. Neste trabalho, foram analisadas morfologia e anatomia de plantas fósseis da Formação Crato com afinidades a ordem Ephedrales, classe Gnetopsida. Os fósseis que foram analisados na sua morfologia e tipo de preservação foram submetidos a preparação mecânica para exposição do material parcialmente coberto pela rocha matriz; só então foram definidas as afinidades taxonômicas comparando-as com a literatura existente. Os espécimes foram descritos com base em caracteres vegetativos e reprodutivos, classificados dentro da família Ephedraceae, por apresentarem ramos estriados longitudinalmente, ramificação oposta nos nós, estruturas reprodutivas apicais aos ramos e plantas dioicas com habito arbustivo, configurando em dois novos táxons. Dessa forma, este trabalho contribui para ampliar e elucidar a diversidade da paleoflora Gondwânica, especialmente das Ephedrales durante o Cretáceo Inferior (Aptiano).

Palavras-chave: Paleoflora. Gnetófitas. Ephedraceae. Formação Crato. Cretáceo Inferior.

ABSTRACT

Gnetophytes are a relictual group of gymnosperms of considerable interest, as they are at the center of conflicting discussions about their relationship to other seed plants and their possible role in the origin of angiosperms. This group is represented in the Crato Formation, Early Cretaceous of the Araripe Basin, mainly by the families Ephedraceae and Welwitschiaceae. In this work, morphology and anatomy of fossil plants from the Crato Formation with affinities to the order Ephedrales, class Gnetopsida were analyzed. The fossils that were analyzed in terms of their morphology and type of preservation underwent mechanical preparation to expose the material partially covered by the matrix rock; only then were the taxonomic affinities defined by comparing them with the existing literature. The specimens were described based on vegetative and reproductive characters, classified within the Ephedraceae family, as they have longitudinally striated branches, opposite branching at the nodes, reproductive structures apical to the branches, and dioecious plants with a shrubby habit, forming two new taxa. Thus, this work contributes to expand and elucidate the diversity of the Gondwan paleoflora, especially the Ephedrales, during the Lower Cretaceous (Aptian).

Keywords: Paleoflora. Gnetophytes. Ephedraceae. Crato Formation. Lower Cretaceous.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1. Mapa geológico da Bacia do Araripe. **Fonte:** Saraiva et al., (2021).....19
- Figura 2. Mina de extração de calcário laminado da Formação Crato, na qual os trabalhadores extraem a rocha para uso comercial. **Fonte:** Renan Bantim.21
- Figura 3. Materiais utilizados para preparação mecânica dos espécimes. **Fonte:** Elaborado pela autora.....31
- Figura 4. Holótipo morfotipo 1 MPSC PL 3863 mostrando morfologia geral do espécime. **Fonte:** Elaborada pela autora.33
- Figura 5. Espécimes mostrando morfologia geral da planta. **a** Parátipo MPSC PL 5250p. **b** Parátipo MPSC PL 5250cp. **c** Parátipo MPSC PL 3862. **d** Parátipo MPSC PL 635. Barras de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.....34
- Figura 6. **a** Pontuações areoladas distribuídas longitudinalmente no interior de traqueídes. **b-c** Elementos de vasos com placas de perfuração e pontuações areoladas vistas no interior. **d** Traqueídes abundantes vistas em corte vertical da parte basal do ramo. Barras de escala: a,b, 50µm; c, 30µm; d, 100µm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.35
- Figura 7. **a-b** URFs com diferentes lados de preservação, lateral e dorsal. **c** URF com brácteas proximais e distais, dois pares, par distal longo e fundido, envolvendo completamente duas clamidospermas internas, ovais. **d** Fragmento de URF mostrando face superior aparentemente convexa. **e** Paredes periclinais convexas na face da superfície externa da semente. (Abreviaturas: w1, o verticilo proximal das brácteas; w2, o verticilo distal das brácteas; c, clamidospermas, indicadas também pelas setas). Barras de escala: a,2mm; b,1mm; c,2mm; d,1mm; e,300µm; f,100µm; g,80µm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.37
- Figura 8. **a** Receptáculo com finas estriações longitudinais. Barra de escala: 5cm. **b** Impressão do ramo inferior delgado. Barra de escala: 4cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.....39
- Figura 9. **a** URF mostrando semente fragmentada com ápice ovalado. **b** Detalhe da superfície da semente, lisa. Barras de escala: a,2mm; b,1mm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.....40
- Figura 10. **a** Gemas laterais, em detalhe nos círculos. **b** Detalhe da gema lateral da região basal. Barras de escala: a,1cm; b,2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.41
- Figura 11. Holótipo morfotipo 2 MPSC PL 4216cp mostrando morfologia geral do espécime. Barra de escala: 4cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.42
- Figura 12. Morfologia geral dos espécimes. **a** Parátipo MPSC PL 812. Barra de escala: 4cm. **b** Parátipo MPSC PL 5136 Barra de escala: 5cm. **c** Parátipo MPSC PL 4214. Barra de escala: 4cm. **d** Parátipo MPSC PL 4416. Barra de escala: 4cm. **e** Parátipo MPSC PL 5252. Barra de escala: 2cm. **f** Parátipo MPSC PL 1489. Barra de escala: 4cm. **g** Parátipo MPSC PL 2121. Barra de escala: 4cm. **h** Parátipo MPSC PL 5253. Barra de escala: 2cm. **i** Parátipo MPSC PL 5251 p/cp Barra de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.....43
- Figura 13. **a** Ramos superiores com pequenas projeções semiesféricas. Barra de escala: 2cm. **b** URM's terminais elipsoides conectados aos ramos. Barra de escala: 2mm. **c** Grãos de pólen poliplicados in situ. Barra de escala: 20µm. **d** Ramos delicados conectados através de nó proeminente a ramo robusto. Barra de escala: 4cm. **e** Pequenas projeções semiesféricas

- distribuídas de forma aleatórias no ramo robusto inferior. Barras de escala: 2mm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.45
- Figura 14. Mostrando formato elíptico das URMs de MPSC PL 5136. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaborado pela autora.46
- Figura 15. URMs alongadas elipsoides, ápice arredondado. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.47
- Figura 16. **a** URMs com diferentes tamanhos, provavelmente relacionado ao processo de maturação. **b** sobreposição dos ramos em relação a folhas de *Lindleycladus*. Barras de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.48
- Figura 17. Detalhes das URMs alongadas. Barra de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.49
- Figura 18. URMs tridimensionais. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.50
- Figura 19. URMs elipsoides. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.51
- Figura 20. Brácteas opostas ao eixo das URMs. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.52
- Figura 21. Detalhe das URMs e brácteas. Barra de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.53
- Figura 22. Detalhe da impressão do nó da haste principal. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.54
- Figura 23. Ephedrales e aves dos Grupos Jehol e Santana. **a** *Ephedra multinervia* da Formação Yixian (Modificado de Yang et al., 2015). Barra de escala: 2 cm. **b** Espécime MPSC PL 3863 da Formação Crato. Barra de escala: 2 cm. **c** *Yixianornis grabaui* da Formação Jiufotang (Fornecido por RAM Bantim). Barra de escala: 5 cm. **d** *Kaririavis mater* da Formação Crato (Modificado de Carvalho et al., 2021). Barra de escala: 5 cm.59

LISTA DE TABELA

Tabela 1: Espécimes com estruturas reprodutivas femininas e masculinas preservadas, exemplares sob modo de preservação como parte e parte/contraparte. Morfotipos 1 e 2 representados com seus respectivos números de tombo 28

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Abreviações

cp	Contraparte
Fig.	Figura
p	Parte
URFs	Unidades Reprodutivas Femininas
URMs	Unidades Reprodutivas Masculinas
Tab.	Tabela

Siglas institucionais

CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
LPU	Laboratório de Paleontologia da URCA
MPPCN	Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens
MPSC PL	Museu de Paleontologia de Santana do Cariri - PL usado para plantas fósseis
URCA	Universidade Regional do Cariri
LMA-UFPE	Laboratório de Micropaleontologia Aplicada da Universidade Federal de Pernambuco

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	15
2. OBJETIVOS	17
2.1 Objetivo geral	17
2.2 Objetivos específicos	17
3. REVISÃO DA LITERATURA.....	18
3.1. Geologia Regional.....	18
3.2. Macroflora da Formação Crato	21
3.2.1 Gnetófitas da Formação Crato.....	22
3.3. Gnetófitas.....	26
3.3.1 Ephedraceae	28
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	29
4.1 Material de estudo.....	29
4.2 Métodos	30
5. RESULTADOS.....	32
6. DISCUSSÃO	55
7. CONCLUSÃO	60
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	61
ANEXOS	75

1. INTRODUÇÃO

O Cretáceo Inferior foi um período crucial para as floras globais, resultando em implicações na sua configuração atual (WING & SUES, 1992; SELDEN & NUDDS, 2005). Contudo, ao contrário do cenário recente com o evidente domínio das angiospermas (plantas com flores e frutos), o registro fóssil revela que as gimnospermas (plantas com sementes) reinaram absolutas até o início do Cretáceo, quando ocorreram as primeiras grandes irradiações das plantas com flores (CRANE & LIDGARD, 1989).

No geral, o Cretáceo foi um período com registros escassos para plantas fósseis no Brasil, porém as formas encontradas na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, especificamente os fósseis da Formação Crato são abundantes e importantes para os estudos paleoflorísticos (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2003). Nesta paleoflora, tanto do ponto de vista palinológico quanto paleobotânico existe um marco do predomínio das formas de gimnospermas sobre as de angiospermas, característica encontrada nas paleofloras do Cretáceo Inferior a nível mundial (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2003; FRIIS *et al.*, 2011).

A paleoflora da Formação Crato, um importante *fossil-lagerstätte*, é mundialmente famosa pela sua excepcional preservação e diversidade (SARAIVA *et al.*, 2021). Além disso, esta paleoflora representa uma importante evidência da evolução e dispersão das plantas no Mesozoico. Dentre os grupos botânicos encontrados na Formação Crato estão as Gnetófitas, que são bastante representativas e pouco estudadas nesta paleoflora. Atualmente, as gnetófitas são classificadas como um grupo de diversidade pouco expressiva (cerca de 70 espécies viventes); contudo, no registro da flora da Formação Crato, estas plantas são relativamente comuns e diversas.

As gnetófitas estão representadas por três famílias viventes isoladas, Ephedraceae, Gnetaceae e Welwitschiaceae, que estão unidas por características como pólen estriado e vasos com placas de perfuração porosa (CHAMBERLAIN, 1957; BIERHORST, 1971; SANTOS & CHOW, 2014), diferentemente do que se observa hoje em dia, em que este grupo possui diversidade limitada, a mesma, costumava apresentar-se diversa durante o Cretáceo Inferior (CRANE & UPCHURCH, 1987; RYDIN *et al.*, 2006).

O pico de diversidade das Gnetófitas foi durante o Cretáceo Inferior, com um aparente declínio abrupto para quase extinção no final do Cretáceo (CRANE & LIDGARD, 1989; CRANE, 1996; OSBORN *et al.*, 2000; RYDIN *et al.*, 2006). O número de espécimes fósseis do Cretáceo Inferior atribuídos às Gnetófitas está aumentando constantemente, mas a Formação Crato ainda é uma fonte muito importante desse registro, com uma ampla diversidade macro e microflorística.

As Gnetófitas são um grupo relictual de gimnospermas de considerável interesse, pois estão no centro de discussões conflitantes sobre sua relação com outras plantas com sementes (coníferas, ginkgoales, cicadáceas e angiospermas, e em particular pelo seu possível papel na origem das angiospermas). O posicionamento das Gnetófitas permanece controverso devido principalmente ao seu *status* de relictual, com considerável disparidade morfológica e genética quando comparada às outras plantas com sementes (ICKERT-BOND & RENNER, 2016).

A ocorrência e estudo das Gnetófitas da Formação Crato também possibilita que sejam realizadas inferências das condições do clima em que os fósseis floresceram. Por exemplo, a morfologia geral e anatomia de *Itajuba yansanae* Ricardi-Branco, Torres, Tavares, Carvalho, Tavares e Campos (2013), sugerem que ela se desenvolveu em locais com déficit hídrico definido, pelo menos durante algumas estações do ano (RICARDI-BRANCO *et al.*, 2013), durante a deposição da Formação Crato. Trabalhos realizados por Carlquist (1989, 1996) e Price (1996) relatam que o caráter efêmero das folhas das Gnetófitas pode se caracterizar como uma tentativa de defesa da planta a fim de diminuir a superfície evaporativa, sendo a função dos novos ramos realizar a fotossíntese. Outro indicativo das condições climáticas sazonais de déficit hídrico é a escassez de elementos de vasos em relação à abundância de traqueídeos nas Gnetófitas (CARLQUIST, 1989, 1996; PRICE, 1996; RICARDI-BRANCO *et al.*, 2013).

Nesse contexto, o estudo e descrição de novos exemplares amplia o conhecimento sobre as gnetófitas da Formação Crato. Este trabalho de dissertação fornece uma reavaliação crítica das estruturas já descritas relacionadas as Gnetófitas e traz uma nova visão sobre essa diversidade de plantas imediatamente anteriores à diversificação das angiospermas, bem como ajuda a entender a diversidade de Gnetófitas da Formação Crato tão rica na palinoflora, mas ausente na macroflora por falta de estudos.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Estudar e descrever a morfologia e anatomia de plantas fósseis da Formação Crato, Bacia do Araripe, com afinidade a família Ephedraceae (Ephedrales), ampliando o conhecimento sobre a diversidade desta ordem no registro fóssil global.

2.2 Objetivos específicos

- Identificar e descrever morfologicamente espécimes inéditos de Ephedraceae da Formação Crato;
- Comparar morfologicamente com outros fósseis descritos na literatura, também provenientes da Bacia do Araripe;
- Ampliar a publicação de registros de Gnetófitas para o Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe;
- Inserir os novos táxons no contexto paleobotânico mundial.

3. REVISÃO DA LITERATURA

3.1. Geologia Regional

A Bacia do Araripe está localizada dentro do que conhecemos como Província Estrutural de “Borborema” (ALMEIDA *et al.*, 1977), que engloba praticamente todo o Nordeste do Brasil, cobrindo rochas do embasamento Pré-cambriano (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). É considerada a mais extensa das bacias interiores do Nordeste do Brasil e a mais estudada (ASSINE, 1994). Apresenta um formato aproximadamente retangular (Fig. 1), com eixo longitudinal na direção W-E e está formada por sequências sedimentares paleozoicas e mesozoicas, estendendo-se atualmente por uma área de aproximadamente 9.000 Km², incluindo o Vale do Cariri (ASSINE, 1994). Esta bacia sedimentar localiza-se entre os meridianos 38° 30' e 40° 50' de longitude W de Greenwich e os paralelos 7° 05' e 7° 50' de latitude S, ocupando parte dos estados do Piauí, Ceará e Pernambuco (ASSINE, 2007). Em relação a sua geomorfologia, a Bacia do Araripe destaca-se na região Nordeste do Brasil devido a existência de uma chapada de topo plano, mergulhando suavemente para oeste e limitada por escarpas erosivas e íngremes, denominada de Chapada do Araripe (ASSINE, 2007).

As bacias interiores do Nordeste formam um contíguo de pequenas bacias fanerozoicas localizadas entre as bacias de Tucano-Jatobá, Parnaíba e Potiguar, originalmente fizeram parte de uma única bacia que sofreu falhamentos e apresentam relações próximas com a Bacia do Araripe, porém, a estratigrafia desses fragmentos deixa claro que os mesmos, passaram por situações geológicas distintas (CORDANI *et al.*, 1984; BRITO-NEVES, 1990). De acordo com o contexto paleontológico, a principal unidade litoestratigráfica da Bacia do Araripe é o Grupo Santana (NEUMANN & CABRERA, 1999) que engloba as formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo, destacando-se Crato e Romualdo pela qualidade, quantidade e preservação do conteúdo fóssilífero encontrado nas mesmas, o que lhes conferem o título de *fossil-lagerstätten* (MAISEY, 1991; MARTILL *et al.*, 2007).



Figura 1. Mapa geológico da Bacia do Araripe. **Fonte:** Saraiva et al., (2021).

A Formação Crato aflora no flanco Nordeste da Bacia do Araripe, constituindo um importante sítio geológico e paleontológico do país (VIANA & NEUMANN, 2002). Esta formação é constituída por calcários micríticos laminados (Fig. 2), com coloração que varia do cinza ao creme, contendo pseudomorfos de halita (NEUMANN & CABRERA, 1999). Esta formação é bastante explorada como fonte de calcário, onde fósseis são encontrados em abundância durante o processo de extração do calcário para comercialização na região. Nesta formação podem ser encontrados artrópodes, peixes, anfíbios, quelônios, crocodilomorfos, pterossauros, squamata, ostracodes, conchostráceos, aves, bem como pólen, esporos e plantas (MARTILL, 2007; SARAIVA *et al.*, 2015).

A Formação Crato representa uma sequência lacustre de grande predominância carbonática constituída por seis unidades denominadas de C1 a C6, separadas por arenitos, siltitos e folhelhos (NEUMANN & CABRERA, 1999). Estes seis pacotes carbonáticos da Formação Crato encontram-se distribuídos em uma série de afloramentos na Chapada do Araripe, desde Santana do Cariri até próximo à cidade de Porteiras, Sul do estado do Ceará, sendo que geralmente os afloramentos de calcário laminado localizam-se em pedreiras ou na margem de rios (VIANA & NEUMANN, 2002).



Figura 2. Mina de extração de calcário laminado da Formação Crato, na qual os trabalhadores extraem a rocha para uso comercial. **Fonte:** Renan Bantim.

3.2. Macroflora da Formação Crato

As plantas fósseis da Formação Crato, devido principalmente à sua excepcional preservação, representam uma das poucas floras do norte do Gondwana que tem sido estudadas de forma contínua por muitos anos e, portanto, fornece uma visão geral relativamente detalhada da composição e diversidade da flora nesta área paleoequatorial a qual foi inserida (FRIIS *et al.*, 2011). Além disso, a localização paleogeográfica dentro da Província Florística Equatorial Árida é extremamente importante, possivelmente porque é onde a dispersão das angiospermas mais antigas ocorreu (MOHR & FRIIS 2000; LIMA *et al.*, 2014). Essa diversidade está representada por pteridófitas, gimnospermas e angiospermas.

O registro de pteridófitas é o mais escasso: Fanton *et al.*, (2007) descreveram o primeiro registro de Caytoniales no Nordeste brasileiro, no entanto, esta descrição necessita de uma revalidação; e Mohr *et al.*, (2015) descreveram microfósseis de *Ruffordia goeppertii* (Dunker) Seward com base na morfologia e esporos *in situ*.

Relacionado às Araucariaceae existem folhas isoladas de *Araucaria cartellei* Duarte (CRANE; MAISEY, 1991; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 1993; DUARTE,

1993); uma escama cônica de *Araucarites vulcanoi* Duarte (DUARTE, 1989; DUARTE, 1993); cones femininos e escamas de cones isolados de *Araucaria* Jussieu, e um cone de feminino juvenil de *Araucariostrobus* Krasser (KUNZMANN *et al.*, 2004). O gênero *Brachyphyllum* (Brongniart) Lindley et Hutton, atribuído a Araucariaceae, aparece com o cone de *Brachyphyllum insigne* Heer (DUARTE, 1993) e ramos folhosos de *Brachyphyllum obesum* Heer (DUARTE, 1985; DUARTE, 1989; DUARTE, 1993; KUNZMANN *et al.*, 2004). Dados recentes, como os de Batista *et al.* (2017) apoiam a colocação taxonômica de *B. obesum* dentro de Araucariaceae. Batista *et al.* (2020) descrevem uma nova espécie de *Brachyphyllum* (*Brachyphyllum sattlerae* Batista, Kunzmann, Sá, Saraiva e Loiola) ampliando ainda mais o registro, já que esse é o táxon mais comum desta paleoflora (BATISTA *et al.*, 2021).

A família Cheirolepidiaceae está representada por ramos folhosos de *Tomaxellia biforme* Archangelsky (KUNZMANN *et al.*, 2006) e *Frenelopsis* sp. Schenk (KUNZMANN *et al.*, 2006). Sucerquia *et al.* (2015) revisaram *Frenelopsis* sp. (KUNZMANN *et al.*, 2006) e propuseram uma nova espécie: *Pseudofrenelopsis capillata* Sucerquia, Bernardes-de-Oliveira e Mohr. A ocorrência de Coniferales de afinidade desconhecida foram relatadas: *Lindleycladus* sp. Harris (KUNZMANN *et al.*, 2004); *Novaolindia dubia* Kunzmann, Mohr e Bernardes-de-Oliveira (KUNZMANN *et al.*, 2007); e *Duartenia araripensis* Mohr, Schultka, Süss e Bernardes-de-Oliveira (MOHR *et al.*, 2012).

A flora angiospérmica com representantes na Formação Crato é constituída por espécies terrestres e aquáticas (LIMA *et al.*, 2012). As espécies aquáticas incluem: *Protananas lucenae* (LEME *et al.*, 2005), *Endressinia brasiliana* (MOHR & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004) e *Araripia florifera* (MOHR & EKLUND, 2003). Entre as espécies terrestres estão *Klitzchophyllites flabellatus* (MOHR & RYDIN, 2002), *Iara iguassu* (FANTON *et al.*, 2006), *Pluricarpellatia peltata* (MOHR *et al.*, 2008), *Cratosmilax jacksoni* (LIMA *et al.*, 2014), *Santaniella lobata* (GOBO *et al.*, 2022) e *Cratolirion bognerianum* (COIFFARD *et al.*, 2019).

3.2.1 Gnetófitas da Formação Crato

As Gnetófitas representam juntamente com as Cheirolepidiáceas, um dos componentes mais característicos e representativos da palinoflora da Formação Crato, com espécies apresentando uma alta diversidade (BERNARDES-DE-

OLIVEIRA *et al.*, 2014). Diversos macro e microfósseis de vegetais com afinidades as gnetófitas foram observados no registro fóssil da Bacia do Araripe, mas apenas pólen poliplicados são amplamente descritos (FANTON *et al.*, 2006). Microfloristicamente foram citados e descritos aproximadamente 66 táxons diferentes, em sua grande maioria grãos de pólen de morfologia poliplicada (o que corresponde a cerca de 64% da diversidade total das assembleias microflorísticas). Já no registro macroflorístico, tem sido relatado brevemente a presença das gnetófitas na paleoflora da Formação Crato, sobretudo pela presença das famílias Ephedraceae e Welwitschiaceae (LIMA *et al.*, 2012; 2021). Os caracteres gerais das gnetófitas, incluem hábito arbustivo lenhoso que é típico dos gêneros *Ephedra* e *Gnetum*, folhas e ramos inseridos de forma oposta, nós distintos (típicos destes gêneros), folhas com venação paralelas, e também, flores dispostas em estróbilos compostos ou "inflorescências".

Este grupo está representado na Formação Crato, sobretudo, pela família Ephedraceae (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Os primeiros registros de microfósseis relacionados as gnetófitas na Formação Crato, que foram provisoriamente atribuídos a Ephedraceae e Welwitschiaceae, foram reconhecidos por Pons *et al.*, (1992) e Bernardes-de-Oliveira *et al.* (1999, 2000). Kerkhoff & Dutra (2007) identificaram uma forma efedróide que designaram como *Ephedra paleoamericana* Kerkhoff e Dutra, trata-se de um ramo articulado fértil, com ramificação em dicásio, afilo, com estriações longitudinais, estrutura reprodutiva dotada de oito a dez brácteas lenhosas, de disposição verticilada e não conata seria sugestiva de estróbilo (KERKHOFF & DUTRA, 2007).

Ricardi-Branco *et al.* (2013) descreveram uma nova espécie de planta denominada *Itajuba yansanae* pertencente a ordem Gnetales, descrita como sendo uma planta com sistema de ramos contendo cones femininos terminais, com caule estriado nos entrenós, caule principal lenhoso, com nós inchados, xilema composto predominantemente por traqueídes, com poucos vasos, ambos com espessamentos helicoidais e fossas orladas alternadamente distribuídas. Traqueídes de fibras longas e finas servindo como um aporte ao conhecimento microfóssil deste grupo de plantas (RICARDI-BRANCO *et al.*, 2013).

Cearania heterophylla Kunzmann; Mohr; Bernardes-de-Oliveira designada como brotos vegetativos e férteis de uma planta com semente, semelhante a um arbusto é considerada como sendo uma possível gimnosperma com afinidades gnetaleanas. Possui folhas coriáceas, lanceoladas, de forma ovalada a cuneiforme ou

quase circular, margem inteira variando em tamanho. As nervuras são paralelas ou ligeiramente convergentes no ápice e o estróbilo terminal é cercado por numerosas brácteas (KUNZMANN *et al.*, 2009).

Uma outra gnetaleana, *Cariria orbiculiconiformi* Kunzmann; Mohr; Wilde; Bernardes-de-Oliveira, é uma planta herbácea ou arbustiva, contendo galhos múltiplos ramificados. Apresenta superfície estriada e nós proeminentes, folhas megáfilas ligadas a esses nós, dispostas pareadas sendo opostas intercruzadas e os órgãos reprodutivos consistem em uma estrutura tripla em vários ramos axilares curtos (KUNZMANN *et al.*, 2011). Um outro registro de Gnetales, *Friedsellowia gracilifolia* Löwe; Mohr; Coiffard; Bernardes-de-Oliveira, consiste em vários espécimes quase completos, incluindo plantas jovens e adultas, encontram-se preservados com raízes, ramos, folhas e órgãos reprodutivos. Uma planta totalmente crescida que 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. Os órgãos reprodutivos terminais consistem em cones (LÖWE *et al.*, 2013).

A família Welwitschiaceae está representada por algumas espécies. Rydin *et al.*, (2003), por exemplo, designaram dois cotilédones como *Cratonia cotyledon* Rydin; Mohr; Friis e Dilcher *et al.* (2005) descreveram estruturas welwitschióides vegetativas e reprodutivas as quais denominaram como sendo uma plântula em estágio mais avançado do que a anterior, de *Welwitschiaprisca austroamericana* Dilcher; Bernardes-de-Oliveira; Pons; Lott; folhas isoladas de *Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher; Bernardes-de-Oliveira; Pons; Lott, e estróbilos masculinos de *Welwitschiostrobos murili* Dilcher; Bernardes-de-Oliveira; Pons; Lott. (DILCHER *et al.*, 2005). *C. cotyledon* consiste em dois cotilédones ovalados e grandes, arredondados na base e convexos no ápice, estando parcialmente sobrepostos e apresentam uma raiz e um canal lateral que serve para absorção de nutrientes (RYDIN; MOHR; FRIIS, 2003). *W. austroamericana* consiste em um eixo principal (redondo a ovoide) de onde partem dois cotilédones laterais. *W. brasiliense* 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 próximos ao ápice ou desaparecendo na margem (DILCHER *et al.*, 2005). *W. murili* corresponde a cones reprodutivos terminais ou axilares, com um

padrão de escamas pareadas, estriadas e cruzadas, todas com vértice agudo, terminando em um cone central e dois ramos opostos (DILCHER *et al.*, 2005).

Os ramos estéreis e férteis de um vegetal com sementes da Formação Crato foram descritos como *Novaolindia dubia* Kunzmann; Mohr; Bernardes-de-Oliveira. Os seus ramos são delgados com folhas dimórficas e com pequena estrutura fértil terminal composta por vários órgãos semelhantes a cápsulas. As suas 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).

Fanton *et al.* (2006) descreveram uma planta arbustiva, lenhosa, pertencente a classe gnetopsida, com haste cilíndrica, estriada e articulada por regiões nodais e internodais também articuladas, dois ramos opostos e articulados, com folhas oblongas paralelas inseridos opostamente aos pares nos nós que emergem da porção basal do caule. As raízes constituem um sistema fasciculado denso e exibem um sulco central. Possui um par de estróbilos de arranjo oposto emergindo dos nós dos ramos, a morfologia cilíndrica equisetóide e lenhosa do caule e ramos indicam uma planta lenhosa, este aspecto é corroborado pelas condições de clima seco já propostas para o Formação Crato e pelas espécies existentes de *Ephedra* (Ephedraceae), mas o seu tamanho pequeno sugere que era uma planta baixa, tipo arbusto (FANTON *et al.*, 2006).

3.3. Gnetófitas

Compreendem três gêneros existentes de plantas altamente distintos em morfologia e ecologia: *Ephedra*, *Gnetum* e *Welwitschia* (PEARSON, 1929; MARTENS, 1971; KUBITZKI, 1990). Hoje representada por três famílias monogenéricas, Ephedraceae (*Ephedra*), Gnetaceae (*Gnetum*) e Welwitschiaaceae (*Welwitschia*), que apesar de serem morfologicamente diferentes uns dos outros, cada gênero é morfologicamente homogêneo (PUEBLA *et al.*, 2017). *Ephedra* sp. possui geralmente uma folha reduzida, com nervuras paralelas e caule delgado ramificando-se em decussão; *Welwitschia* sp. apresenta folha semelhante a uma faixa, também com nervuras paralelas e caule subterrâneo robusto sem ramificação evidente; já *Gnetum* sp. possui folhas como as das dicotiledôneas, com venação pinada e se apresenta como lianas lenhosas ou árvores com ramificação decussada (CRANE, 1985; DOYLE & DONOGHUE, 1986; RYDIN *et al.*, 2002; FRIIS *et al.*, 2007; WANG, 2010;). *Ephedra* é caracteristicamente dioica, mas ocasionalmente podem ocorrer inflorescências bissexuais e por vezes até flores hermafroditas (KUBITZKI, 1990).

Durante metade da década de 1990, as Gnetófitas foram consideradas como um possível grupo irmão de angiospermas, juntamente com Bennettitales e Pentoxylales (DOYLE, 1996, 1998), pertencentes a um "clado antófito" (GOREMYKIN *et al.*, 1996). Porém Chaw *et al.* (2000) e Bowe *et al.* (2000) discordaram desse modelo e colocaram as Gnetófitas dentro das coníferas com base em estudos moleculares. Este grupo de vegetais chama a atenção devido ao seu potencial de compreensão da filogenia das plantas com sementes, embora o registro microfóssil seja pouco documentado, gimnospermas gnetófitas são um grupo conflitante, sendo consideradas as parentes vivas mais próximas das angiospermas, podendo estar associadas às coníferas, ou mesmo derivadas delas ou ainda como um grupo controverso (CRANE, 1996; CHAW *et al.*, 2000).

Gnetófitas e angiospermas podem ter se adaptado ao mesmo ambiente durante o Cretáceo e alguns caracteres semelhantes evoluíram de forma convergente evoluído, sendo esse um dos possíveis motivos para relacioná-los entre si (DOYLE & DONOGHUE, 1986). Embora o grupo das gnetófitas compartilhem alguns caracteres com as angiospermas, como o tipo de venação foliar reticulada, polinização por inseto, fertilização dupla e elementos de vaso no xilema (CRANE, 1985; HUANG, 2003), estudos com dados moleculares recentes o incluem próximo de Pinaceae (QIU *et al.*,

2007). Rydin *et al.* (2002) e Magallon & Sanderson (2002) encontraram conflitos em dados moleculares, o que indica que a filogenia das plantas com semente é mal compreendida. Ran *et al.* (2018) através de análise filogenômica abrangente, com base em uma ampla amostragem taxonômica que representa todas as principais linhagens de gimnospermas, concluíram que as Gnetófitas são grupo irmão de Pinaceae com um valor de *bootstrap* de 100% em todas as análises filogenéticas, apoiando fortemente a hipótese Gnepina (RAN *et al.*, 2018).

As Gnetófitas atuais, no geral, são plantas lenhosas, com folhas opostas ou espiraladas, simples, amplamente elípticas, apresentando-se em forma de tira ou de escamas e que possuem o xilema secundário com vasos foraminados. Consideradas como plantas dioicas, raramente monoicas, com "flores" em sua maioria unissexuais, às vezes, as masculinas apresentam óvulos não funcionais e flores dispostas em estróbilos compostos ou "inflorescências". As flores femininas possuem um único óvulo ereto, circundado por um tegumento que se projeta no tubo micropilar e por 1-2 envelopes adicionais. Já as flores masculinas possuem anteróforos com 1-8 sinângios fechadas em um envelope. A fertilização se dá por meio de tubo polínico com dois núcleos masculinos (KUBITZKI, 1990).

As plantas podem ser encontradas desde a forma de pequenas árvores a arbustos, subarbustos ou mesmo subarbustos semelhantes a ervas, porém raramente são encontradas como arbustos semelhantes a cipós. As hastes são por vezes copiosamente ramificadas, são dispostas opostas ou em espirais nos nós. Os ramos são teretes e articulados, enquanto os entrenós apresentam caracteristicamente numerosas estrias dispostas longitudinais, folhas reduzidas são inseridas nos nós e conatas na base em número de duas ou três, cada uma com um ápice triangular e duas nervuras paralelas, podendo ser escamas diminutas e muitas vezes caem rapidamente (KUBITZKI, 1990; YANG *et al.*, 2005; YANG, 2014)

3.3.1 Ephedraceae

A filogenia de Ephedraceae com outras ordens dentro de Lignophyta tem causado intriga levando a um aumento na produção de trabalhos com o uso de técnicas moleculares em estudos filogenéticos. Isso leva a crer que Ephedraceae é mais intimamente relacionada com as Coníferas (Pinophyta) e outras Acrogymnospermas (Ginkgoales e Cycadales) do que mesmo com as angiospermas atuais, como se pensava antes (YANG *et al.*, 2005; WINTER *et al.*, 1999; QIU *et al.*, 1999; BOWE *et al.*, 2000; CHAW *et al.*, 2000; GUGERLI, 2001). Diferentes fósseis de Ephedraceae com potencial evolutivo têm sido descobertos desde a Ásia, África, Europa e Américas, o que tem gerado estudos com um conjunto de dados moleculares e morfológicos para uma inferência mais robusta da família (YANG, 2014).

A família Ephedraceae, com um único gênero, a saber, *Ephedra*, que possui 70 espécies, é caracterizada por se apresentar na forma de arbustos com caules estriados, fotossintetizantes, por vezes definidas como pequenas árvores, subarbustos ou mesmo subarbustos semelhantes a ervas, folhas reduzidas em forma de escama e estróbilos femininos e masculinos localizados nas axilas das folhas (PRICE, 1996; YANG *et al.*, 2005; SANTOS & CHOW, 2014; YANG *et al.*, 2017; YANG *et al.*, 2022), estão amplamente distribuídas em áreas temperadas a áridas da Eurásia, norte da África, sudoeste da América do Norte e oeste da América do Sul (YANG *et al.*, 2005; YANG, 2007).

As Ephedraceas são plantas que apresentam hastes que se ramificam abundantemente, com suas ramificações verdes dispostas opostas, como também em espirais nos nós. Os ramos são cilíndricos e articulados, enquanto que os entrenós caracteristicamente possuem numerosas estrias longitudinalmente dispostas (YANG *et al.*, 2005). As plantas são dioicas ou raramente monoicas, portadoras de uma a três sementes, incluídas em cones de formato ovoides a elipsoides que podem ser terminais ou axilares. Os cones femininos portadores de brácteas dispostas em 2 a 20 pares ou espirais de três e destes apenas os superiores são férteis. As brácteas são membranosas, coriáceas ou mesmo carnosas na maturidade. A superfície da semente é lisa ou esculpida em diferentes espécies (YANG *et al.*, 2005).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Material de estudo

Foram analisados 12 espécimes fósseis provenientes da Formação Crato, depositados nos acervos do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (LPU), em Crato–CE e do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPPCN), em Santana do Cariri–CE, para compor este estudo. Os espécimes representam estruturas masculinas e femininas bem preservadas e foram separados em morfotipos: morfotipo 1 corresponde aos espécimes com URF (Unidade Reprodutiva Feminina) preservada e morfotipo 2 corresponde aos fósseis com URM (Unidade Reprodutiva Masculina) preservada. Os espécimes estão preservados como parte e contraparte (p/cp) (3 espécimes), porém a maioria como parte (p) (9 espécimes) (Tab. 1). Seguimos neste trabalho Yang (2001) e usamos as abreviações URF e URM acima expostas, para estruturas reprodutivas dos espécimes.

Os fósseis da coleção do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri foram cedidos mediante solicitação de empréstimo para esta pesquisa, após uma visita realizada para triagem dos fósseis da reserva técnica do museu. Os espécimes analisados do Laboratório de Paleontologia da URCA foram tombados sob a sigla do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens uma vez que estes integraram a coleção do mesmo a partir do presente estudo, portanto estão catalogados com o acrônimo MPSC PL. Os seus respectivos números de coleção encontram-se relacionados na análise dos fósseis.

Tab. 1. Espécimes com estruturas reprodutivas femininas e masculinas preservadas, exemplares sob modo de preservação como parte e parte/contraparte. Morfotipos 1 e 2 representados com seus respectivos números de tombo.

Morfotipo 1	Estruturas reprodutivas	Preservação P e p/cp	Morfotipo 2	Estruturas reprodutivas	Preservação P e p/cp
MPSC PL 3863	URF	P	MPSC PL 4216	URM	p/cp
MPSC PL 3862	URF	P	MPSC PL 5136	URM	P
MPSC PL 5250	URF	p/cp	MPSC PL 4214	URM	P

MPSC PL 635	URF	P	MPSC PL 1436	URM	P
			MPSC PL 2121	URM	P
			MPSC PL 5251	URM	p/cp
			MPSC PL 5252	URM	P
			MPSC PL 5253	URM	P

Pelo fato de as Gimnospermas possuírem divergências em sua classificação sistemática, em que a mais adotada recentemente é de Christenhusz et al., (2011). Porém, Yong et al., (2022) listam alguns problemas desse sistema de classificação como por exemplo, Christenhusz et al., (2011) trataram as Welwitschiaceae no início da Gnetidae, seguidas por Gnetaceae e Ephedraceae, sucessivamente, mas, Ephedraceae como a família basal dentro das Gnetidae está bem estabelecida dentro da classificação das plantas (LU et al., 2014; RAN et al., 2018a; STULL et al., 2021), então a sequência deve ser Ephedraceae, Gnetaceae e Welwitschiaceae, Yong et al., (2022) resumem os novos avanços na filogenia das gimnospermas e propõem uma classificação atualizada das gimnospermas existentes, em que as Ephedraceae fazem parte da ordem Ephedrales.

4.2 Métodos

Os fósseis foram analisados na sua morfologia e tipo de preservação, e então definidas as afinidades taxonômicas comparando-as com literatura existente, seja botânica ou paleobotânica. Foram examinados no LPU, onde também foi realizada a preparação mecânica dos espécimes, seguindo a metodologia descrita por Fairon-Demaret (1999), conhecida como “dégagement”, que consiste na remoção da rocha matriz até o aparecimento do espécime com a maior quantidade de características observáveis sem comprometer a sua integridade.

Os materiais utilizados para preparação dos espécimes foram: pequenas ponteiros de aço, agulhas, lupas e pincéis de cerdas finas e macias para limpeza e retirada do excesso de sedimento resultante do atrito durante a preparação. Para uma melhor visualização do fóssil e suas partes a preparação foi realizada com o apoio de

lupa binocular e de mão. Para a medição dos espécimes foi utilizado o paquímetro digital 6" (Fig. 3). Os espécimes analisados tiveram as suas características morfológicas e anatômicas comparadas com descrições, fotos e desenhos de outros fósseis encontrados na literatura. Para classificação, neste trabalho, seguimos a classificação de Yong et al. (2022) que inclui as Ephedraceae na ordem Ephedrales.



Figura 3. Materiais utilizados para preparação mecânica dos espécimes. **Fonte:** Elaborado pela autora.

As amostras foram analisadas no Microscópio Eletrônico de Varredura, modelo bancada Phenom XL, do Laboratório de Micropaleontologia Aplicada da Universidade Federal de Pernambuco (LMA-UFPE). Para isso, foram retirados fragmentos de partes diferentes de cada espécime de estruturas reprodutivas e dos ramos que foram montadas nos *stubs*. Os espécimes foram fotografados com câmera fotográfica Canon EOS 60D Câmera - DS126281 e Microscópio de Zoom Estéreo de Fluorescência, Axio Zoom.V16 do LMA-UFPE, para fotografar detalhes dos espécimes.

5. RESULTADOS

Sistemática paleontológica

Gimnospermas

Subclasse – Gnetidae

Ordem – Ephedrales

Família – Ephedraceae Dumortier 1829

Morfotipo 1

Holótipo: MPSC PL 3863 (Fig.4)

Parátipos designados: MPSC PL 3862, MPSC PL 5250 p/cp, MPSC PL 635 (Figs. 5a-d).

Diagnose: possui morfologia efedróide, pequeno porte, semelhante a arbusto ou subarbusto, dioica, com ramos reprodutivos férteis, afilos, com cones femininos terminais, sistema de ramificação simpodial, entrenós estriados longitudinalmente, com nós inchados, dos quais partem ramificações em número de 2-3. Ramos de filotaxia opostas. Estruturas reprodutivas solitárias e terminais com formato oblongo-ovalado a ovoides e ápice obtuso a cuspidado, apresentam receptáculo entumecido, dois pares de brácteas envolvendo duas clamidospermas internas ovais, possivelmente estriadas longitudinalmente. Semente de formato alongado ovoide a oblongo-ovalado.

Unidade estratigráfica: Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Idade: Cretáceo Inferior (Aptiano).

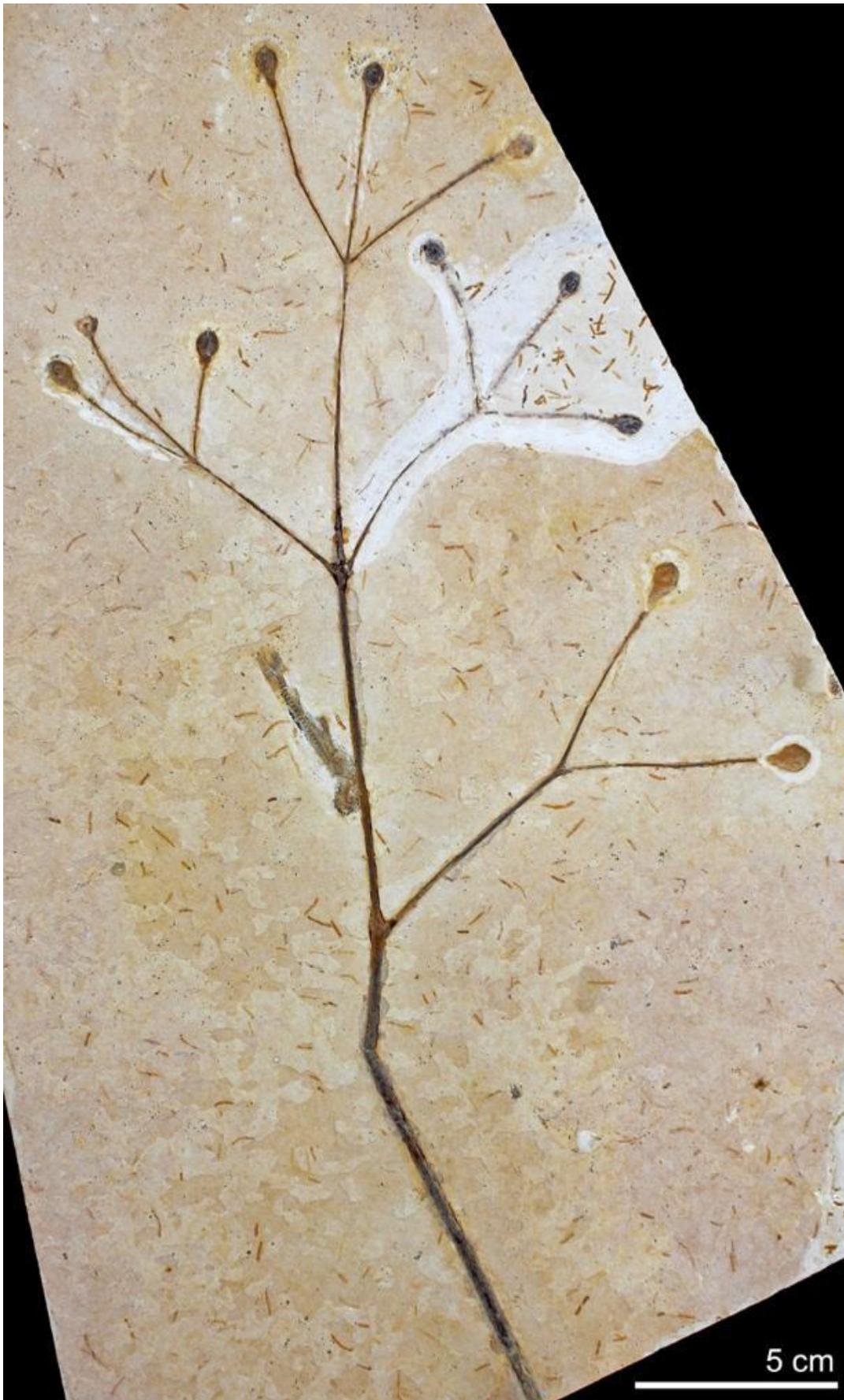


Figura 4. Holótipo morfotipo 1 MPSC PL 3863 mostrando morfologia geral do espécime.
Fonte: Elaborada pela autora.

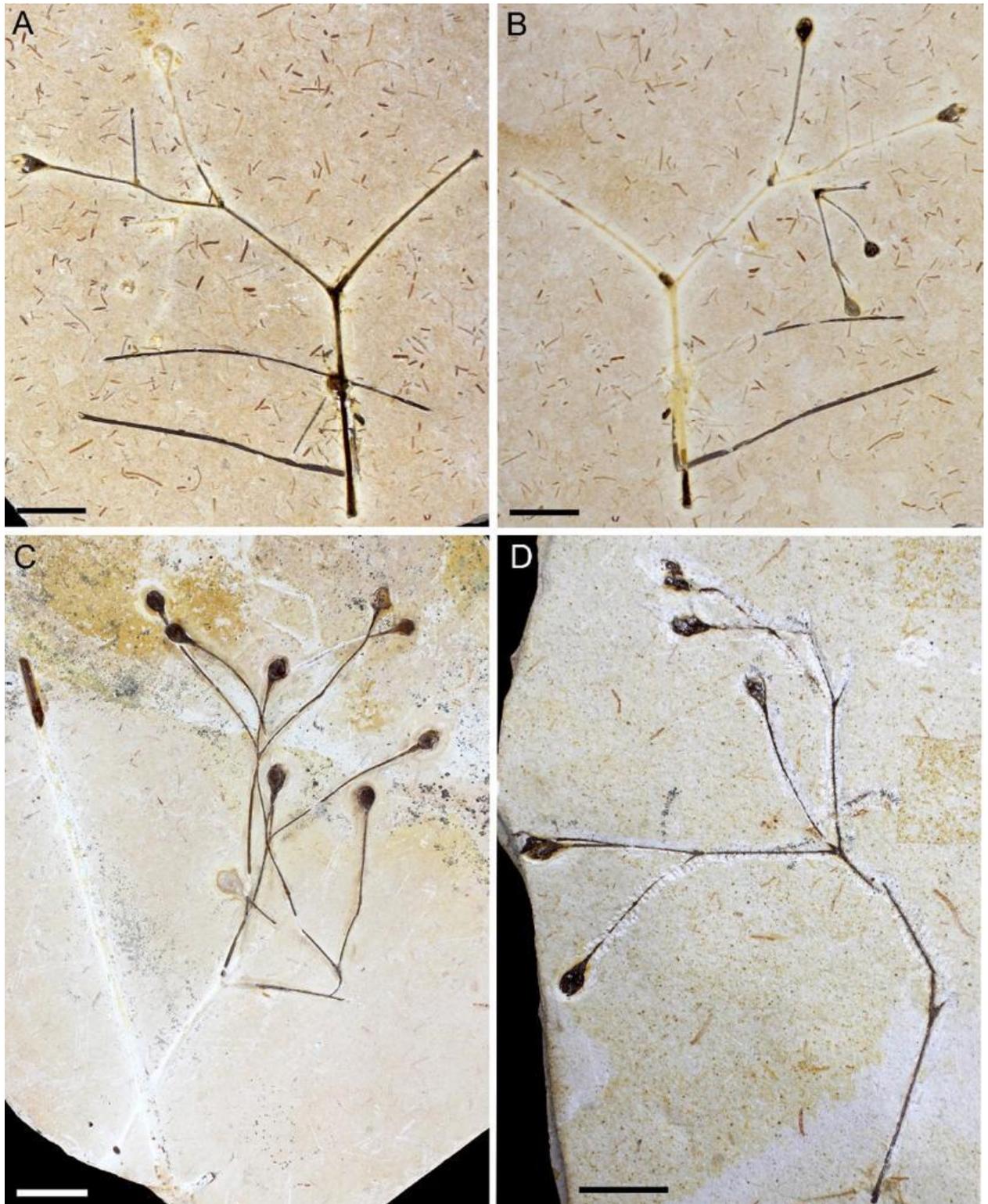


Figura 5. Espécimes mostrando morfologia geral da planta. **a** Parátipo MPSC PL 5250p. **b** Parátipo MPSC PL 5250cp. **c** Parátipo MPSC PL 3862. **d** Parátipo MPSC PL 635. Barras de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.

Descrição: Ramo reprodutivo incompleto, sendo uma planta arbustiva ou subarbustiva, com entrenós longitudinalmente estriados, de filotaxia oposta, ligeiramente delgado na porção inferior do espécime, diminuindo quando em direção ao ápice (2.5 mm - 1.7 mm - 0.9 mm). Região basal, mediana e apical, respectivamente, dos nós partem 2-3 ramos que se bifurcam e trifurcam. Os entrenós são longos, variando entre 91.8 mm - 56.1 mm de comprimento. Nós principais são visivelmente inchados (5.3 mm x 4.6 mm), articulados e apresentam finas estriações. Os ramos possuem traqueídes abundantes com numerosas pontuações areoladas distribuídas longitudinalmente e elementos de vasos com placas de perfuração e pontuações areoladas internas (Figs. 6a-d).

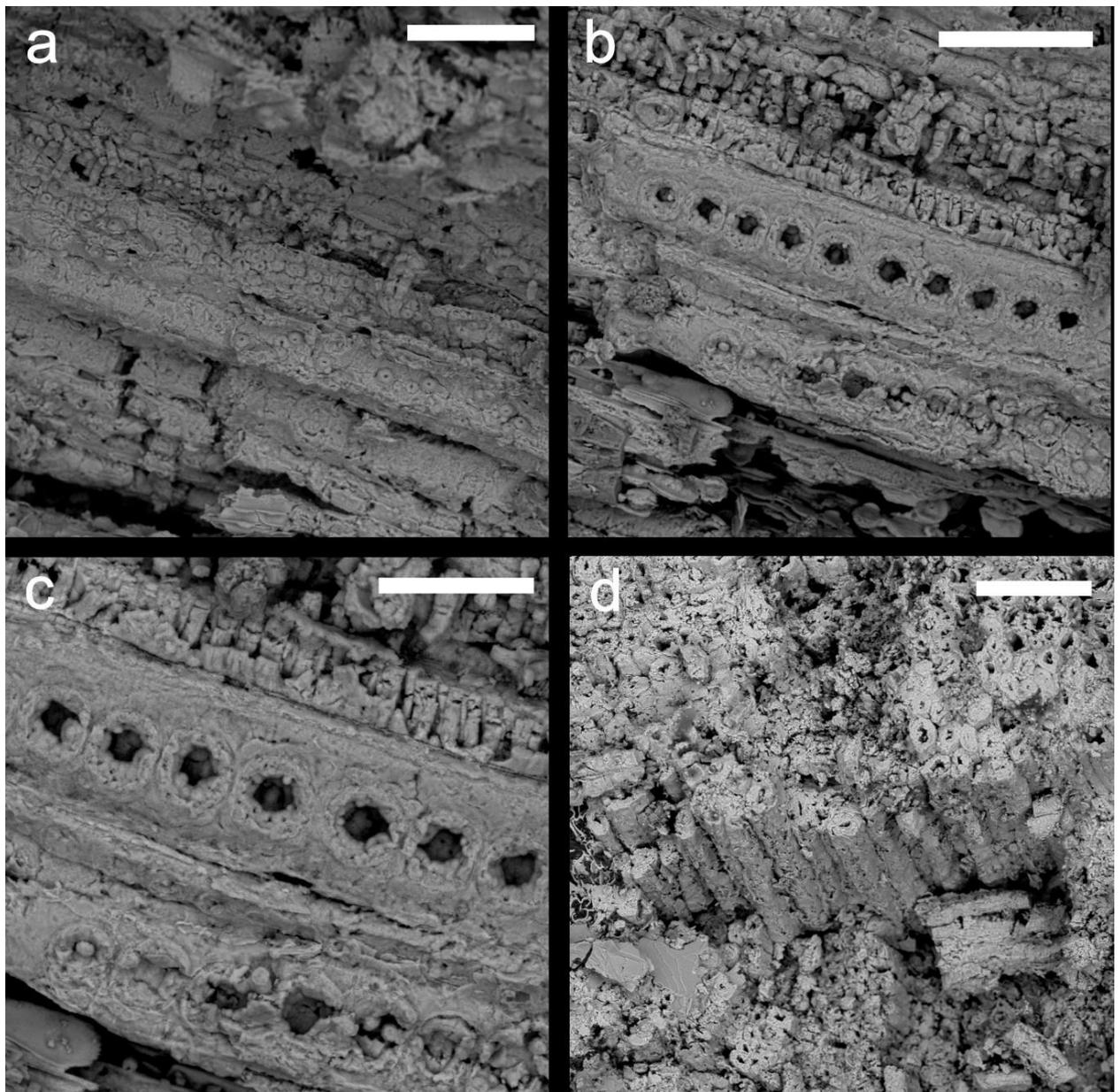


Figura 6. **a** Pontuações areoladas distribuídas longitudinalmente no interior de traqueídes. **b-c**

Elementos de vasos com placas de perfuração e pontuações areoladas vistas no interior. **d** Traqueídes abundantes vistas em corte vertical da parte basal do ramo. Barras de escala: a,b, 50µm; c, 30µm; d, 100µm. **Fonte:** Elabaoradas pela autora.

As unidades reprodutivas são unicamente femininas, preservadas em diferentes lados, dorsal e lateral, representando uma planta dioica. As URFs são terminais aos ramos, solitárias, de formato oblongo-ovalado e ápice aparentemente obtuso, tamanho variando entre 7.4-7.2 mm x 5.8 mm observável em todas URFs, conectadas aos ramos através de um receptáculo entumecido, 4.1 mm x 2.2 mm, com sulcos longitudinais e dois pares de brácteas, proximal e distal, par distal longo e aparentemente fundido, envolvendo totalmente duas clamidospermas internas, fragmento de semente com face superior convexa e paredes periclinais convexas na face da superfície externa da semente (Fig. 7a-e). O espécime apresenta 11 estruturas reprodutivas preservadas, uma delas mostra a parte externa em 3D, cinco mostram a parte interna das URFs e cinco estão preservadas apenas como impressão da parte interna, sem boa observação de nenhum detalhe, apenas do formato das URFs.

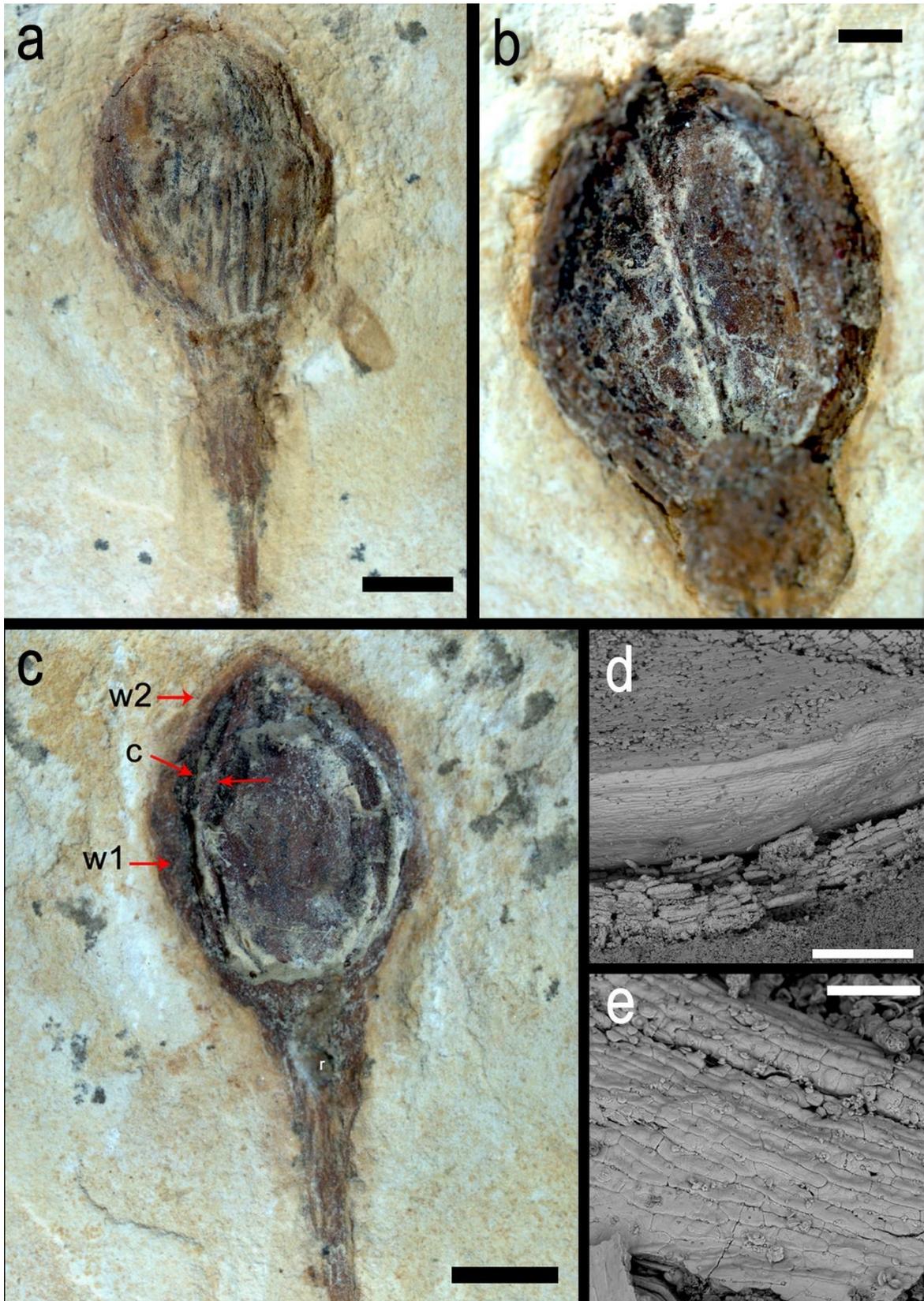


Figura 7. **a-b** URFs com diferentes lados de preservação, lateral e dorsal. **c** URF com brácteas proximais e distais, dois pares, par distal longo e fundido, envolvendo completamente duas clamidospermas internas, ovais. **d** Fragmento de URF mostrando face superior aparentemente convexa. **e** Paredes periclinais convexas na face da superfície externa da semente. (Abreviaturas: w1, o verticilo proximal das brácteas; w2, o verticilo distal das brácteas; c, clamidospermas, indicadas também pelas setas). Barras de escala: a, 2mm; b, 1mm; c, 2mm; d, 1mm; e, 300 μ m; f, 100 μ m; g, 80 μ m.

Fonte: Elaboradas pela autora.

Parátipo: MPSC PL 3862

Descrição: Planta arbustiva, dioica, ramos reprodutivos pequenos, afilos, incompletos/fragmentados, podendo representar a parte apical da planta. Os ramos são finos com 90 mm de largura e estriados longitudinalmente. A ramificação é oposta nos nós e possui crescimento simpodial. Os entrenós são longos com 49.4 mm de comprimento. Dos nós partem os ramos que se trifurcam e são portadores de estruturas reprodutivas femininas terminais, solitárias, com formato oblongo-ovalado, conectadas a estes através de receptáculo dilatado (7.2 mm de largura), estriados longitudinalmente (Fig. 8a). O espécime apresenta nove estruturas reprodutivas preservadas. Destas, apenas uma está preservada como impressão. A placa contém também uma impressão de um ramo delgado, podendo representar o ramo de sustentação da planta, apresentando largura superior aos ramos que contêm as URFs (Fig. 8b)



Figura 8. **a** Receptáculo com finas estriações longitudinais. Barra de escala: 5cm. **b** Impressão do ramo inferior delgado. Barra de escala: 4cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.

Parátipo: MPSC PL 5250

Descrição: Planta arbustiva, dioica, incompleta, parte e contraparte, com ramos partindo dos nós em filotaxia oposta, crescimento simpodial, ramificações que bifurcam e trifurcam e carregam estruturas reprodutivas femininas terminais, solitárias, estriadas na parte externa das brácteas que circundam a semente e possuem formato oblongo-obovado. Em uma das URFs é possível observar um fragmento de semente com superfície lisa, sem protuberâncias transversais e ondulantes, com sulcos finos

longitudinais delicados, base arredondada e ápice ovalado, ainda envolta por brácteas (Fig. 9a-b).

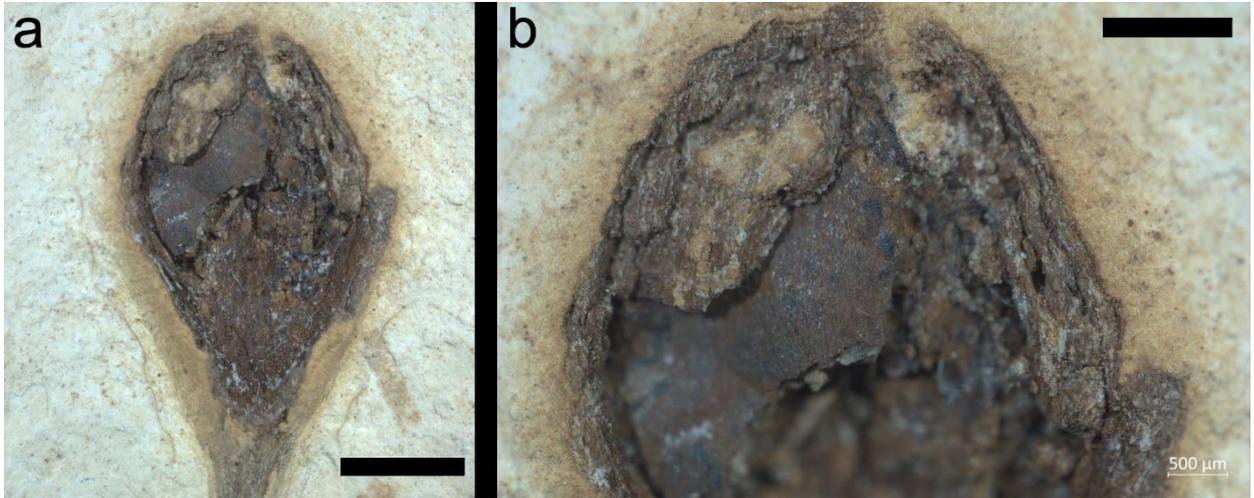


Figura 9. **a** URF mostrando semente fragmentada com ápice ovalado. **b** Detalhe da superfície da semente, lisa. Barras de escala: a,2mm; b,1mm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.

Parátipo: MPSC PL 635

Descrição: Ramos finos variando entre 0.4-0.7 mm de largura, ramificação oposta que se bifurcam e trifurcam partindo de nós discretos, crescimento simpodial, estrias longitudinalmente dispostas ao longo das ramificações e entrenós finos, proporcionais ao comprimento do espécime. Partindo do nó da porção inferior do espécime tem-se provavelmente uma gema lateral, como sendo uma continuação da projeção caulinar em possível desenvolvimento para a formação de um novo ramo, como também é observado em um dos nós da porção superior do espécime (Fig. 10a-b). Os ramos são portadores de URFs terminais, solitárias, com receptáculo visivelmente entumecido, dois pares de brácteas.

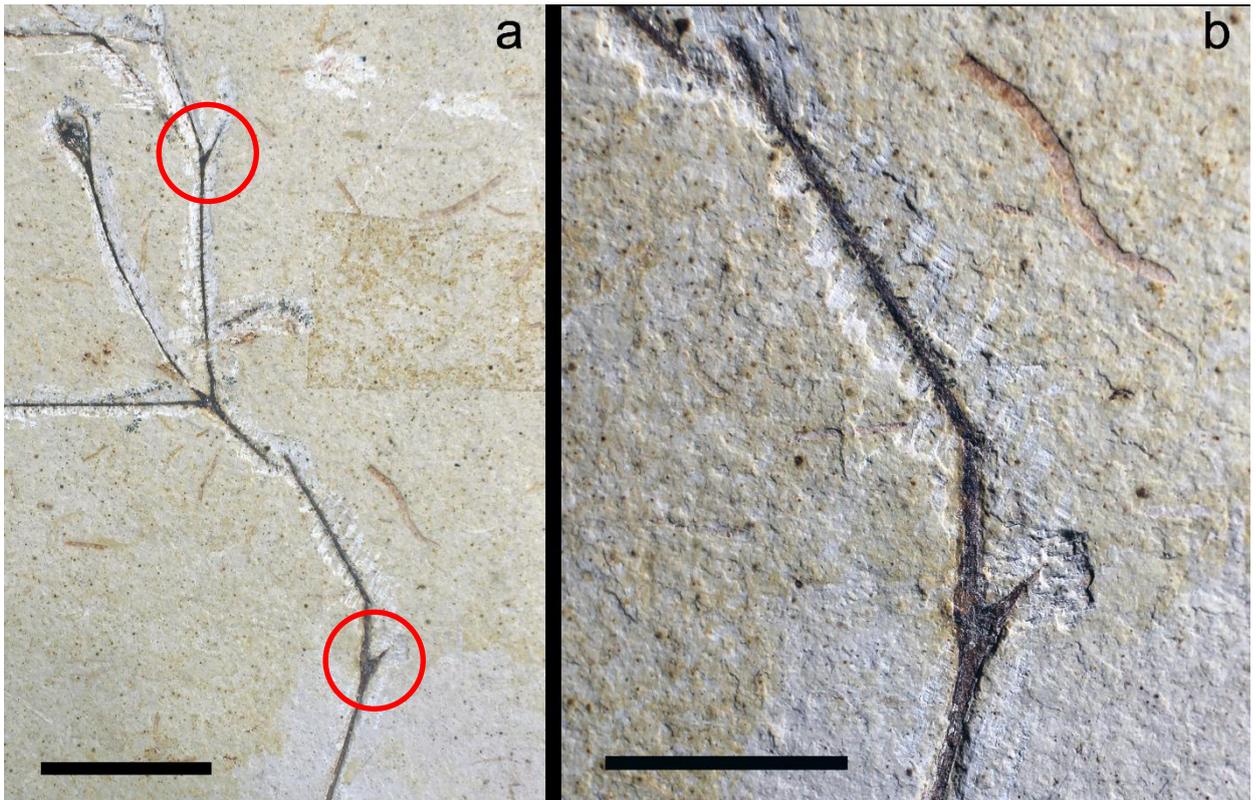


Figura 10. **a** Gemas laterais, em detalhe nos círculos. **b** Detalhe da gema lateral da região basal. Barras de escala: a, 1cm; b, 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.

Morfotipo 2

Holótipo. MPSC PL 4216cp (Fig.11)

Parátipos designados. MPSC PL 5136, MPSC PL 4214, MPSC PL 1436, MPSC PL 2121, MPSC PL 5251 p/cp, MPSC PL 5252, MPSC PL 5253 (Fig. 12).

Diagnose: Planta arbustiva, ramos reprodutivos com crescimento simpodial, ramificações partindo dos nós em número de 2-3, entrenós longitudinalmente estriados, ramos longos e finos, estruturas reprodutivas alongadas, terminais as ramificações com formato elipsóide. Podendo apresentar ramos de 1^a, 2^a e 3^a ordem, grãos de pólen poliplicados.

Unidade estratigráfica: Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Idade: Cretáceo Inferior (Aptiano).



Figura 11. Holótipo morfotipo 2 MPSC PL 4216cp mostrando morfologia geral do espécime. Barra de escala: 4cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

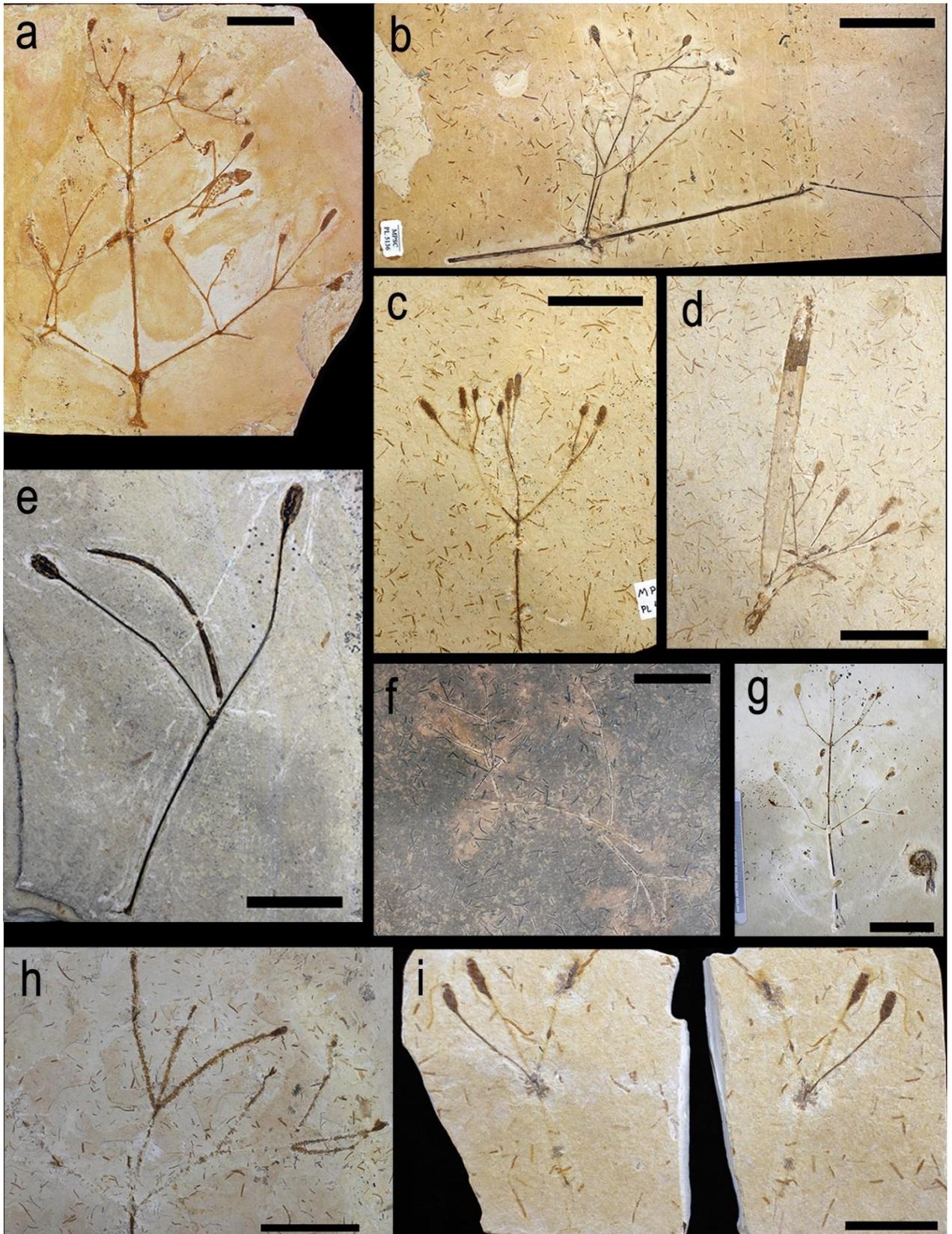


Figura 12. Morfologia geral dos espécimes. **a** Parátipo MPSC PL 812. Barra de escala: 4cm. **b** Parátipo MPSC PL 5136 Barra de escala: 5cm. **c** Parátipo MPSC PL 4214. Barra de escala: 4cm. **d** Parátipo MPSC PL 4416. Barra de escala: 4cm. **e** Parátipo MPSC PL 5252. Barra de escala: 2cm. **f** Parátipo MPSC PL 1489. Barra de escala: 4cm. **g** Parátipo MPSC PL 2121. Barra de escala: 4cm. **h** Parátipo MPSC PL 5253. Barra de escala: 2cm. **i** Parátipo MPSC PL 5251 p/cp Barra de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.

Descrição: Ramos longos e finos (240.5 mm x 2.3 mm), estriados longitudinalmente, com pequenas projeções semiesféricas dispostas aleatoriamente ao longo dos ramos, semelhante a lenticelas, que além de trocas gasosas desempenham outras funções, como absorção de água, servindo também como pontos de transpiração (Fig. 13a,e). Ramificações opostas que se bifurcam e trifurcam partindo dos nós, os quais são discretos, entrenós longos e finos. Planta com crescimento simpodial. Ramos portadores de muitas estruturas reprodutivas unicamente masculinas, solitárias, terminais, se tratando por tanto, de uma planta dioica. Uma URM por ramificação e um total de 68 URMs com morfologia alongada semelhante e comprimento variando entre 2.1-9.5 mm, formato elipsoide diretamente conectadas aos ramos, com cinco ou mais brácteas. A maioria das estruturas reprodutivas estão conectadas aos ramos, os quais são de 1^a, 2^a e 3^a ordem. As URMs estão preservadas de forma tridimensional (Fig. 13b). Os grãos de pólen são do tipo ephedroide, poliplicados, oblongos, médios a grandes 32,9 µm eixo mais longo, monocolpado de contorno inaperturado (Fig. 13c). Na porção inferior da placa calcária há um ramo que pode ser a principal haste de sustentação de onde partem os ramos portadores de URMs, este galho é mais espesso que as ramificações superiores variando na largura entre 4.8–3.7mm, com um grande número de pequenas projeções semiesféricas que são encontradas também ao longo dos ramos superiores, estes por sua vez, estão conectados ao ramo inferior através de um nó evidentemente inchado (Fig.13d,e). O espécime representa uma planta com habito arbustivo.

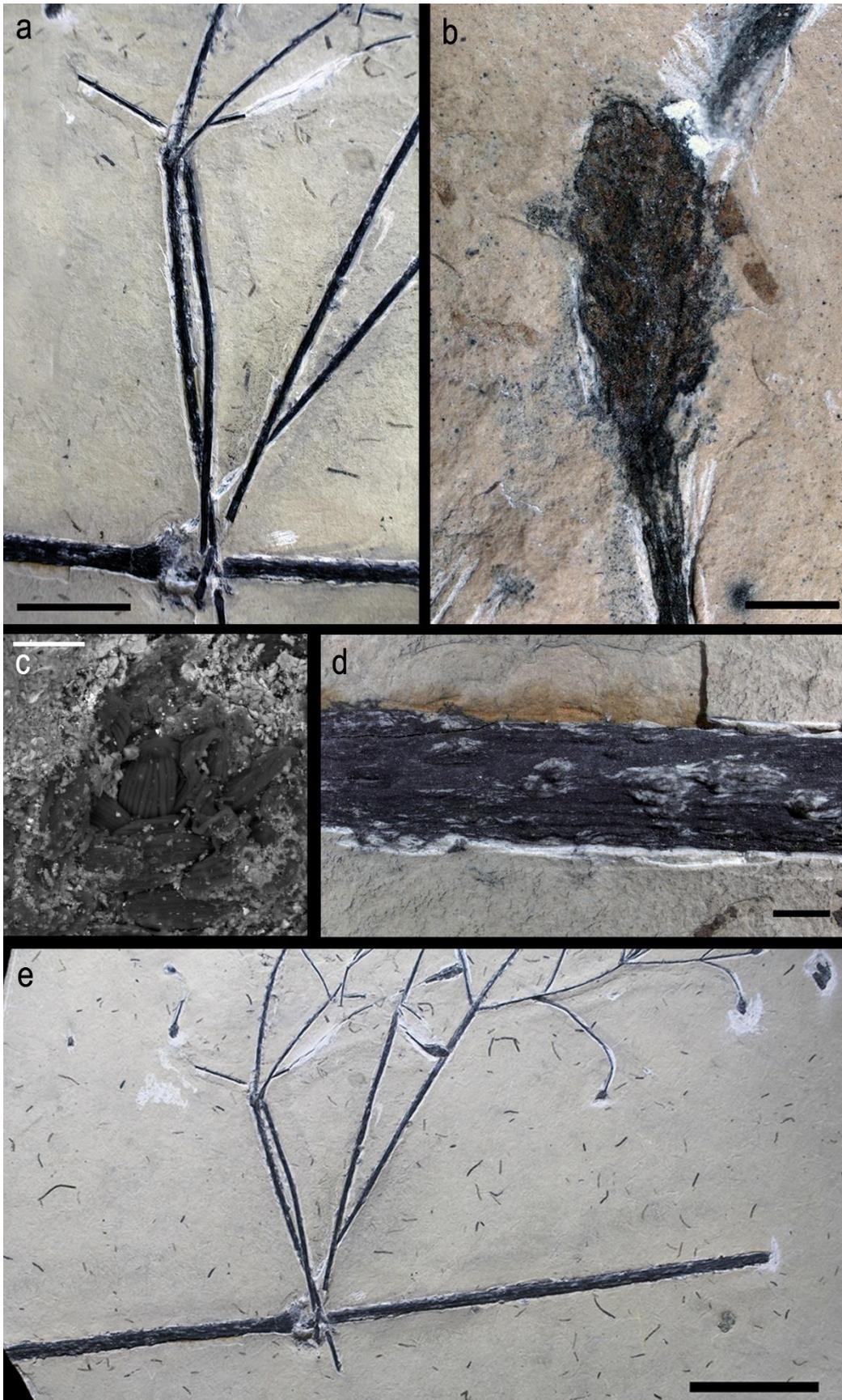


Figura 13. **a** Ramos superiores com pequenas projeções semiesféricas. Barra de escala: 2cm. **b** URMs terminais elipsoides conectados aos ramos. Barra de escala: 2mm. **c** Grãos de pólen poliplicados in

situ. Barra de escala: 20 μ m. **d** Pequenas projeções semiesféricas distribuídas de forma aleatórias no ramo robusto inferior. Barras de escala: 2mm. **e** Ramos delicados conectados através de nó proeminente a ramo robusto. Barra de escala: 4cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.

Parátipo: MPSC PL 5136

Descrição: Ramos que bifurcam e trifurcam a partir de nós discretos, levemente estriados longitudinalmente. Um destes está conectado através de um nó inchado a um ramo principal, longo, fragmentado próximo ao que seria um segundo nó (subsequente a este uma nova ramificação incompleta) e levemente mais delgado que as pequenas ramificações que partem dos nós em número de 2-3, de forma oposta. Crescimento simpodial, dois galhos próximos ao nó do ramo principal, sem conexão orgânica aparente, o que pode ter sido desfeita durante o transporte ao ambiente deposicional. Um destes ramos se encontra bem próximo ao nó enquanto o outro está localizado um pouco mais distante e acima do ramo principal. Os nós das ramificações são discretos, principalmente quando comparados ao do ramo inferior que sustenta um dos pequenos ramos superiores. Estes por sua vez carregam terminalmente a eles URMs elipsoides, solitárias, diretamente conectadas aos ramos (Fig. 14), aparentemente com 4-6 pares de brácteas.



Figura 14. Mostrando formato elíptico das URMs de MPSC PL 5136. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

Parátipo: MPSC PL 4214

Descrição: Ramos com ramificação oposta trifurcada a partir dos nós, com finas estriações longitudinais, URM alongadas elipsoides, ápice arredondado, com 10,2 mm de comprimento (Fig.15), localizadas terminalmente aos ramos. 8 unidades reprodutivas estão preservadas, entrenós finos, longos quando próximos a porção inferior do espécime e curtos em proximidade ao ápice. O espécime está incompleto com ramos fragmentados.



Figura 15. URMs alongadas elipsoides, ápice arredondado. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

Parátipo: MPSC PL 4416

Descrição: Planta com ramos finos longitudinalmente estriados, ramificados a partir dos nós 2-3, entrenós proporcionais ao tamanho do espécime. URMs terminais aos ramos, 4 unidades reprodutivas preservadas de formato elipsóide e robustas (8.7 x 3.6 mm). As URMs apresentam tamanhos diferentes o que pode estar relacionado ao processo de maturação das mesmas (Fig. 16a). O espécime está incompleto e foi preservado junto a folhas que pertencem ao gênero *Lindleycladus*, como nervuras paralelas, com formato alongado e fino, embora preservados juntos na mesma placa, não há conexão orgânica entre eles, mas apenas estão sobrepostas uma à outra (Fig.

17b).

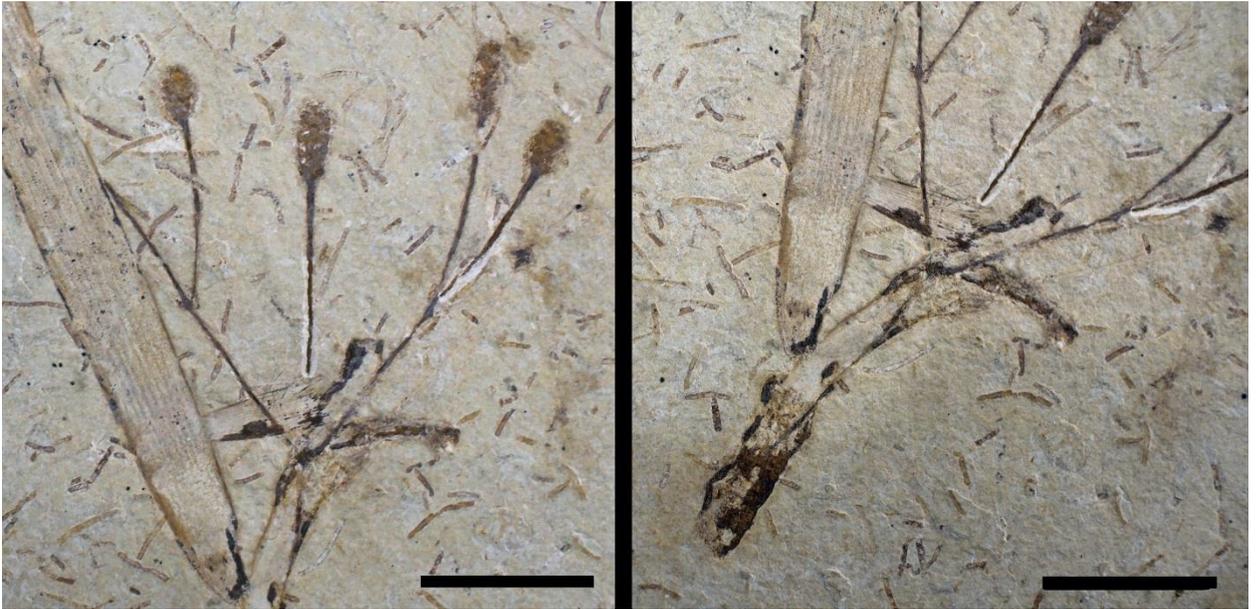


Figura 16. **a** URMs com diferentes tamanhos, provavelmente relacionado ao processo de maturação. **b** sobreposição dos ramos em relação a folhas de *Lindleycladus*. Barras de escala: 2cm. **Fonte:** Elaboradas pela autora.

Parátipo: MPSC PL 812

Descrição: Ramos finos, estriados longitudinalmente, com ramificação oposta nos nós 2-3, entrenós do ramo principal longos e menores nos ramos de 2ª ordem, com aproximadamente 22 URMs, das quais 20 estão preservadas somente como impressão. As URMs são longas (Fig. 17), terminais aos ramos, estreitas ovaladas, podendo conter numerosos pares de brácteas devido ao tamanho alongado. Preservado juntamente com o espécime, na porção mediana da placa tem-se um pequeno peixe do gênero *Dastilbe*.



Figura 17. Detalhes das URMs alongadas. Barra de escala: 2cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

Parátipo: MPSC PL 1489

Descrição: Ramos finos e estriados longitudinalmente. Ramificação oposta partindo dos nós 2-3, sendo os entrenós do ramo principal longos. URMs são pequenas, terminais aos ramos, mas apenas duas delas estão preservadas tridimensionalmente

(Fig. 18), com formato elipsoide, com aproximadamente 4-5 pares de brácteas diretamente conectadas aos ramos. Crescimento simpodial.



Figura 18. URM's tridimensionais. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

Parátipo: MPSC PL 2121

Descrição: Ramos finos, com largura 1.2–1.5 mm aproximadamente, levemente estriadas em eixo longitudinal. Ramificações partindo dos nós de forma oposta 2-3, entrenós longos, com 51.3 mm de comprimento. Os nós são discretos a levemente inchados e os ramos que portam terminalmente as URM's são delicados. Estas estruturas reprodutivas têm tamanho semelhante ao que é observado não apenas nas que estão em melhor preservação, mas também nas impressões (com 7.56 mm de comprimento). As URM's são alongadas e têm formato elipsoide, provavelmente com 4 pares de brácteas (Fig. 19). Devido à má preservação dessas estruturas não foi possível quantificar com exatidão o número de brácteas bem como as URM's. Estariam presentes 20-25 URM's.

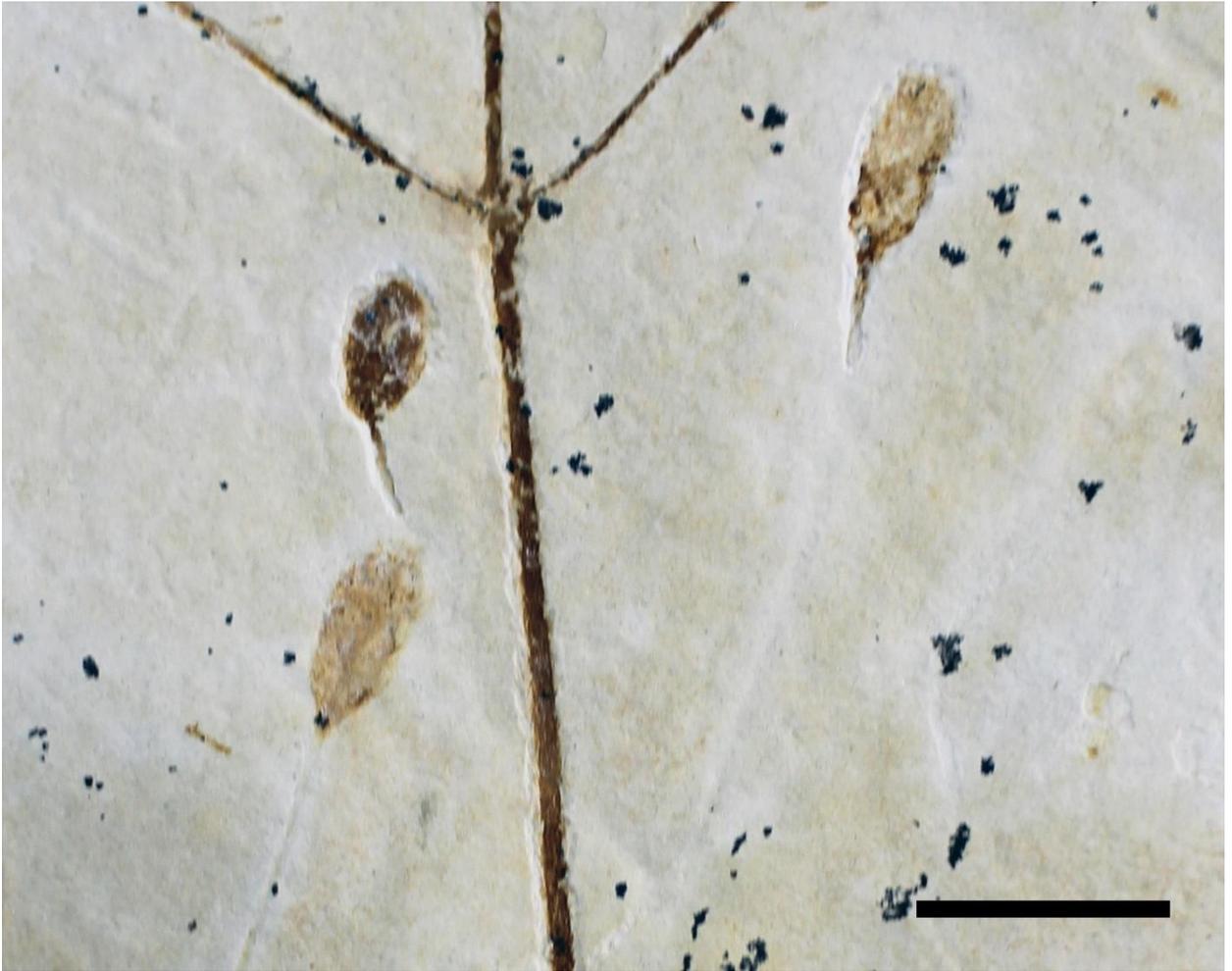


Figura 19. URM's elipsoides. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

Parátipo: MPSC PL 5251

Descrição: Ramos finos, partindo de nó discreto em número de três, carregando URM's terminais, únicas, elípticas (com 8.7 mm de comprimento), com ápice oblongo-ovalado e 5-8 brácteas pequenas. Por estar preservado em duas placas é possível observar o eixo central de umas das URM's e identificar que as brácteas estão dispostas provavelmente opostas no eixo, assim como os ramos que também apresentam esse tipo de filotaxia em relação ao nó (Fig. 20).



Figura 20. Brácteas opostas ao eixo das URMs. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

Parátipo: MPSC PL 5252

Descrição: Ramos finos, longitudinalmente estriados, partindo de nó discreto em filotaxia oposta, 2 ramos pequenos preservados, carregando URMs terminais, únicas, elípticas com diferenças de tamanho, 8.1mm e 6.5mm, o que pode estar ligado a maturação das mesmas, com ápice obtuso a oblongo-ovalado, 5-8 brácteas (Fig. 21). Preservado junto ao espécime em questão tem-se o que parece ser uma folha jovem de *Lindleycladus*, visto pelo formato alongado e fino e com ápice agudo.



Figura 21. Detalhe das URMs e brácteas. Barra de escala: 2cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

Parátipo: MPSC PL 5253

Descrição: O espécime está preservado apenas como impressão de difícil visualização dos ramos, os quais seriam aparentemente finos. Nos pequenos fragmentos em que é possível observá-los pode-se notar a presença de finas estrias longitudinalmente dispostas. A impressão do nó mais basal do espécime mostra que o mesmo seria entumecido, bem evidente, do qual partem 3 ramos em filotaxia oposta, que se trifurcam (Fig. 22). Cada um carrega apenas 1 URM, terminal, elípticas de ápice oblongo-ovalado, com mais de 8 pares de brácteas dispostas de forma opostas ao eixo das estruturas reprodutivas, não é possível determinar com exatidão a quantidade de pares de brácteas devido a preservação das URMs.

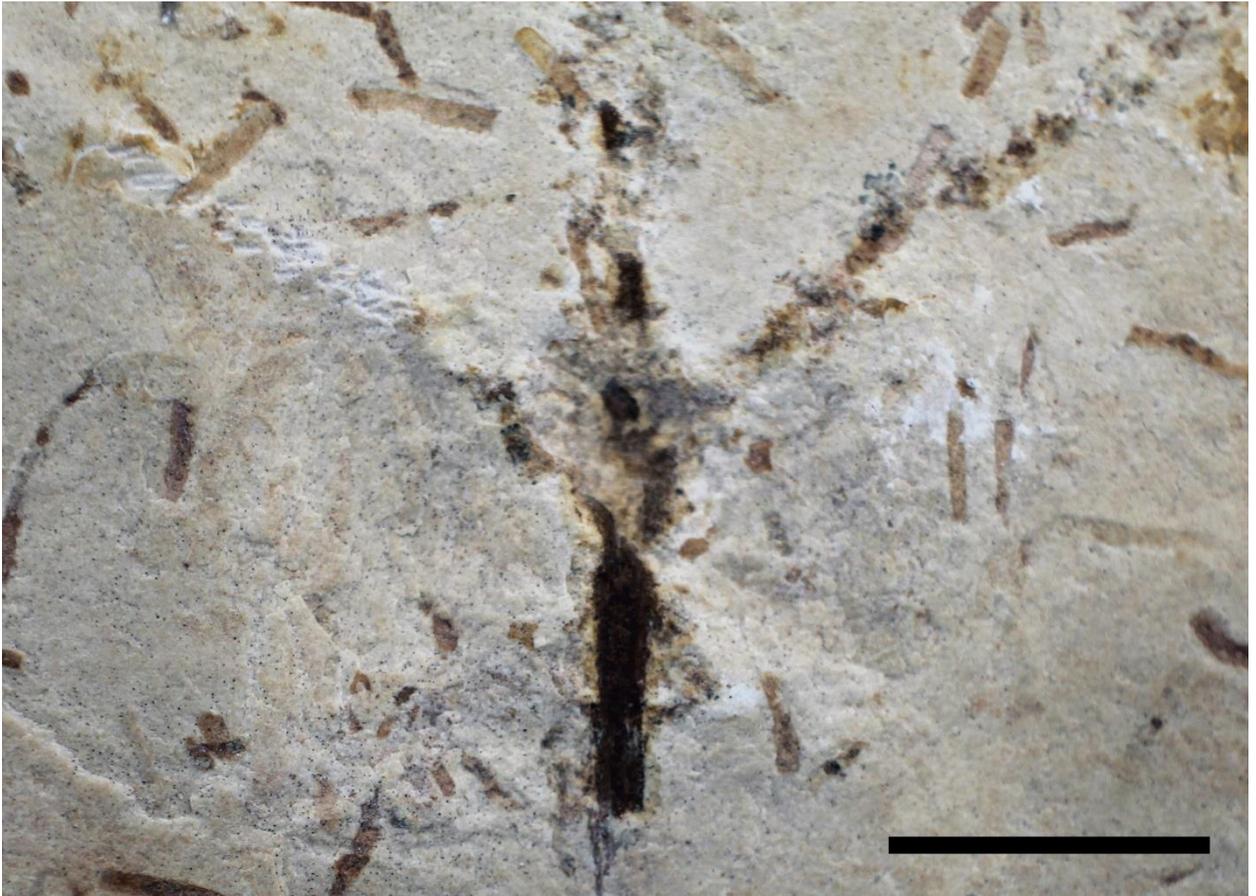


Figura 22. Detalhe da impressão do nó da haste principal. Barra de escala: 1cm. **Fonte:** Elaborada pela autora.

6. DISCUSSÃO

As Ephedraceas apresentam uma a três sementes, incluídas em cones de formato ovoides a elipsoides que podem ser terminais ou axilares. Os cones femininos apresentam brácteas dispostas em 2 a 20 pares ou espirais de três e destes apenas os superiores são férteis. As brácteas são membranosas, coriáceas ou mesmo carnosas na maturidade. A superfície da semente é lisa ou esculpida em diferentes espécies. O tubo micropilar é reto, curvo ou torcido (YANG *et al.*, 2005).

Ephedra archaeorhytidosperma (YANG *et al.*, 2005) apresenta ramos reprodutivos férteis, dicasiais, cilíndricos, eretos ou suberetos, opostos nos nós, articulados e ramificados, entrenós estriados longitudinalmente, delgados. Uma folha isolada, preservada perto dos nós dos ramos reprodutivos, incompleta e caducifólia, triangular e aguda com duas veias paralelas, quase todos os ramos têm um cone feminino terminal, os óvulos/sementes número 1-2 por ramo, são ovoides a alongados-ovoides, têm base arredondada e ápice cuspidado, possivelmente imaturos e ornamentados com pequenas protuberâncias transversais ondulantes. Bráctea longa e elíptica estendendo-se até um pouco abaixo do meio do óvulo. O tubo micropilar é cumprido, reto, ou às vezes ligeiramente curvado no topo (YANG *et al.*, 2005). *E. archaeorhytidosperma* é semelhante aos espécimes MPSC PL 3863 e MPSC PL 4216cp em morfologia vegetativa, porém suas estruturas reprodutivas diferem destes por apresentarem ornamentações formadas por pequenas protuberâncias transversais ondulantes, além da presença de uma folha próximo aos ramos que foi relacionada aos mesmos.

Drewria potomacensis (CRANE *et al.*, 1987) possui caules com folhas opostas e decussadas, ramificação monopodial e ramos surgindo nas axilas das folhas. Possui folhas simples, oblongas, com margem inteira e venação foliar de duas ordens de nervuras distintas. Estruturas reprodutivas terminais ou na axila das folhas, consistindo de espigas curtas e soltas sustentadas em grupos dicasiais de três. Unidades reprodutivas das espigas laterais em um dicásio contendo sementes, cada uma cercada por pelo menos um par de brácteas amplamente elípticas a amplamente ovadas. *D. potomacensis* e MPSC PL 3863 diferem nos caracteres vegetativos e reprodutivos por apresentar folhas e hastes aparentemente não estriadas e estruturas reprodutivas terminais e axilares com tubo micropilar preservado e brácteas estriadas longitudinalmente, estas diferenças vegetativas também são vistas quando *D. potomacensis* é comparada ao espécime MPSC PL 4216cp. Já em relação as

unidades reprodutivas apresentam-se, no último, terminais aos ramos e sem tubo micropilar aparente ou brácteas estriadas.

Como se sabe, as Gnetófitas da Formação Crato podem ser encontradas como macro e microfósseis. Kerkhoff & Dutra (2007) descreveram um táxon efedróide que designaram como *Ephedra paleoamericana* (KERKHOFF & DUTRA, 2007) com ramo articulado fértil, com ramificação dicasial, áfilo, com estriações longitudinais, estrutura reprodutiva dotada de oito a dez brácteas lenhosas, de disposição verticilada e não conata (KERKHOFF & DUTRA, 2007). *E. paleoamericana* difere de MPSC PL 3863 em relação a suas estruturas reprodutivas com numerosas brácteas verticiladas, quanto ao MPSC PL 4216cp embora o mesmo possua um número superior a dois pares de brácteas em volta dos cones estas não são lenhosas e suas partes vegetativas apresentam pequenas projeções semiesféricas.

Itajuba yansanae (RICARDI-BRANCO *et al.*, 2013), também da Formação Crato é uma planta com sistema de ramos portadores de cones femininos terminais, caule principal lenhoso estriado nos entrenós, com nós inchados. *I. yansanae* apresenta semelhanças vegetativas com os espécimes MPSC PL 3863 e MPSC PL 4216cp ao possuir ramos estriados longitudinalmente, porém com mais ramos partindo dos nós 3-4, e diferindo completamente destes em relação a suas estruturas reprodutivas femininas com brácteas pontiagudas conadas na base e tubo micropilar curto e reto. *I. yansanae* possui semente ovada com superfície ornamentada com projeções aparentes, enquanto MPSC PL 4216cp apresenta cones masculinos, elípticos, e MPSC PL 3863 cones femininos oblongo-ovalados com brácteas em formato de taça e semente alongada.

Cearania heterophylla (KUNZMANN *et al.*, 2009) caracterizada por apresentar ramos vegetativos e férteis de uma planta com semente, semelhante a um arbusto da Formação Crato é considerada como sendo uma possível gimnosperma com afinidades gnetaleanas, com folhas coriáceas, lanceoladas, de forma ovalada a cuneiforme ou quase circular e margem inteira variando em tamanho. As nervuras são paralelas ou ligeiramente convergentes no ápice e o estróbilo terminal é cercado por numerosas brácteas (KUNZMANN *et al.*, 2009). *C. heterophylla* e os espécimes MPSC PL 3863 e MPSC PL 4216cp têm em comum apenas a disposição das estruturas reprodutivas terminais aos ramos e hábito semelhante a um arbusto, porém suas partes vegetativas em nada se parecem com os espécimes aqui apresentados. Além de que *C. heterophylla* é considerada como uma possível gimnosperma e sua

sistemática paleobotânica não a atribui a uma ordem ou família.

Friedsellowia gracilifolia (LÖWE *et al.*, 2013) consiste em vários espécimes quase completos, incluindo plantas jovens e adultas, que se encontram preservados com raízes, ramos, folhas e órgãos reprodutivos, exibindo um hábito gnetaliano articulado com caules longos e finos e folhas geralmente presas em espiral de quatro, nos ramos laterais inferiores, os órgãos reprodutivos terminais consistem em cones (LÖWE *et al.*, 2013). Diferente do que observamos nos espécimes MPSC PL 3863 e MPSC PL 4216cp que não apresentam folhas e raízes preservadas, e apresentam diferenças nas suas estruturas reprodutivas em relação a *F. gracilifolia* onde na base destas observa-se estruturas similares a folhas longas e finas com unidades reprodutivas maiores e mais robustas.

MPSC PL 3863 e demais parátipos femininos (morfotipo 1) apresentam receptáculo entumecido que conecta URFs aos ramos, assim como observado em *Ephedra multinervia* Yang e Lin, porém diferem na ausência de folhas em MPSC PL 3863 e URFs terminais solitárias. Enquanto que *E. multinervia* tem folhas opostas nos nós, longas e em forma de alça, com múltiplas nervuras paralelas e URFs geralmente opostas nos nós e/ou raramente solitárias nos nós ou terminais (YANG *et al.* 2015). O formato do receptáculo alargado visto em MPSC PL 3863 pode estar relacionado à dispersão de sementes por animais, assim como ocorre em relação aos tipos de brácteas observados para espécies relacionadas a *Ephedra* sp., que possuem três tipos de agentes dispersores conhecidos. Atualmente em *Ephedra* sp., as brácteas membranosas de asas secas estão relacionadas à dispersão pelo vento, enquanto as brácteas do tipo coriácea são distribuídas por mamíferos coletores de sementes de roedores, e as brácteas do tipo carnudas são dispersas por aves frugívoras (HOLLANDER e WALL, 2009; 2010).

Assim como receptáculo alargado observado em MPSC PL 3863 e *E. multinervia*, brácteas carnosas foram encontradas em *Ephedra carnosa* Yang e Wang, 2013 (Formação Yixian, Nordeste da China), onde as brácteas provavelmente estão relacionadas à dispersão precoce por aves (YANG e WANG, 2013). Observando as camadas fossilíferas da Formação Crato (Cretáceo Inferior/Aptiano), notamos uma estreita semelhança entre a fauna de pterossauros (principalmente Tapejaridae) e algumas formas de plantas (principalmente gnetales e angiospermas), com a Formação Yixian (MOHR *et al.*, 2007; WANG *et al.*, 2011; LIMA *et al.*, 2014). A semelhança morfológica entre os pterossauros *Sinopterus* sp. e *Tupandactylus* sp.

também as aves *Yixianornis* sp. e *Kaririavis* sp. é notável (Fig. 23), sendo este último um possível candidato à dispersão vegetal no Aptiano da Formação Crato. No geral, os pterossauros se assemelhavam aos pássaros em seu metabolismo, fisiologia sensorial e capacidade de voo (FLEMING e LIPS, 1991); a frugivoria evoluiu nos outros dois grupos de vertebrados voadores (pássaros e morcegos) e é provável que tenha evoluído em pterossauros com oportunidade evolutiva suficiente (FLEMING e LIPS, 1991). Além disso, brácteas e receptáculos carnosos podem estar relacionados à dispersão de sementes em Ephedrales, o que pode ter resultado na distribuição cosmopolita de Ephedraceae no Cretáceo Inferior.

MPSC PL 4216cp possui ramos com pequenas projeções semiesféricas que se assemelham a lenticelas, essas estruturas são relatadas em plantas gnetófitas, no Brasil, para espécie *Gnetum nodiflorum* Brongn 1829, família Gnetaceae (MOTA e GIULIETTI, 2016). DeVaux (1900) relata a presença de lenticelas para uma espécie de Ephedra, afirma que as lenticelas são encontradas apenas nas raízes, sendo este possivelmente o primeiro relato de lenticelas nas partes vegetativas aéreas da planta.

Os morfotipos 1 e 2 possuem hábitos vegetativos muito semelhantes entre si, com hastes finas a levemente delgadas, estriadas longitudinalmente, nós e entrenós presentes, podendo ser interpretadas como arbusto ou subarbusto e dos nós partem as ramificações em número de 2-3. Estruturas reprodutivas/cones são terminais aos ramos, solitárias. Tem suas diferenças pontuadas em relação aos seus caracteres reprodutivos em que os espécimes do morfotipo 1, femininos, possuem URF com formato oblongo-ovalado e ápice aparentemente obtuso, os cones apresentando receptáculo entumescido, 1-2 pares de brácteas em formato de taça que abrigam a semente de formato alongado, enquanto as plantas masculinas no morfotipo 2, possuem estruturas reprodutivas alongadas, em formato elipsoide, com numerosos pares de brácteas, 5 ou mais.

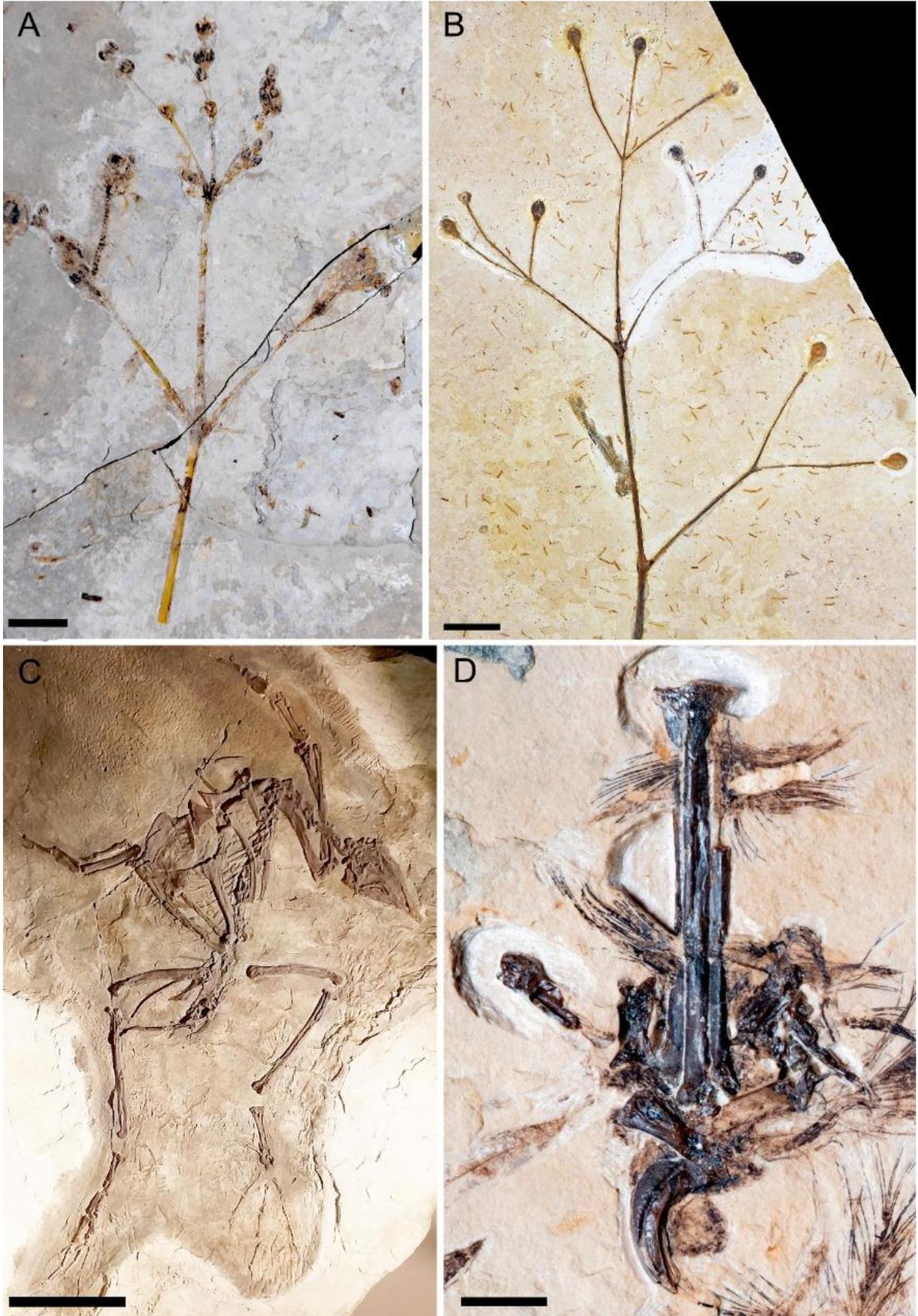


Figura 23. Ephedrales e aves dos Grupos Jehol e Santana. **a** *Ephedra multinervia* da Formação Yixian (Modificado de Yang et al., 2015). Barra de escala: 2 cm. **b** Espécime MPSC PL 3863 da Formação

Crato. Barra de escala: 2 cm. **c** *Yixianornis grabau* da Formação Jiufotang (Fornecido por RAM Bantim). Barra de escala: 5 cm. **d** *Kaririavis mater* da Formação Crato (Modificado de Carvalho et al., 2021). Barra de escala: 5 cm.

7. CONCLUSÃO

Baseando-se na análise das estruturas vegetativas e reprodutivas dos morfotipos 1 e 2 (espécimes holótipos MPSC PL 3863 e MPSC PL 4216cp) classifica-se estes na família Ephedraceae, por compartilhar várias características com a mesma, como, por exemplo, se apresentando como planta dioica, de pequeno porte como arbusto ou subarbusto, hastes estriadas longitudinalmente, ramificadas, estruturas reprodutivas terminais aos ramos, ramificação opostas nos nós, presença de clamidospermas e pólen efedroide, confirmam que os espécimes aqui analisados representam exemplares desta família para o Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe.

Por apresentarem diferenças entre todos os espécimes existentes na literatura designou-se um novo gênero e uma nova espécie para os espécimes de ambos morfotipos apresentados. Devido à ausência de folhas preservadas nos espécimes o que pode estar relacionado a aspectos tafonômicos do modo de preservação, ao fato das Ephedraceas apresentarem folhas diminutas, escamiformes, dificultando assim a sua preservação no registro fóssilífero, ou mesmo como caracteres de adaptação a ambientes áridos, podendo ser consideradas como arbustos ou subarbustos, provavelmente, ter vivido em habitats áridos e ensolarados como a maioria das Ephedraceas atuais. Dessa forma, sua ocorrência corrobora assim com as condições paleoambientais vigentes durante a deposição da Formação Crato. A descrição destas novas espécies contribui para ampliar o conhecimento sobre esse grupo de plantas tão pouco estudadas para no Cretáceo do Brasil.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, F.F.M.; HASUI, Y.; NEVES, B.B.B.; FUCK, R.A. (1977) Províncias Estruturais Brasileiras. In: Simpósio de Geociências do Nordeste, 8, Campina Grande. Atas Campina Grande. SBG. 363-391 p.
- ARBER, E.A.N & PARKIN, J. (1908) The relationship of the angiosperms to the Gnetales. *Ann Bot* 22:489-515.
- ASSINE, M.L. (2007). Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências*. Petrobras, Rio de Janeiro, 15(2): 371-389.
- BATISTA, M.E.P.; SILVA, D.C.; SALES, M.A.F.; SÁ, A.A.; SARAIVA, A.Á.F. & LOIOLA, M.I.B. (2017). 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, e0173090, 3. doi:10.1371/journal.pone.0173090.
- BATISTA, M.E.P.; KUNZMANN, L.; SÁ, A.A.; SARAIVA, A.Á. & LOIOLA, M.I.A. (2020). New Species of *Brachyphyllum* from the Crato Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Brazil. *Ameghiniana*, 57(6): 519-533
- BELL, P.R. (1992). *Green plants: their origin and diversity*. Cambridge, University Press, 315p.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; LIMA, M.R. & PONS, D. (1993). Folhas de Araucariaceae da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste Brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 65, p. 329–330, 1993.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; DILCHER, D.L.; MANDARIM-DE-LACERDA, A.F. & PONS, D. (1999). Registro Aptiano-Albiano de Welwitschiaceae na Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, 1999, Crato (CE). *Boletim de Resumos*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1999, p. 25-26.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; DILCHER, D.L.; MANDARIM-DE-LACERDA, A.F.; PONS, D.; & RICARDIBRANCO, F. (2000). Gnetalean macrofossils of the Crato Member, Santana Formation, Late Aptian-Early Albian, Chapada do Araripe, Brazil. In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 30, 2000, Rio de Janeiro. Rio de

Janeiro: International Union of Geological Sciences and Geological Survey of Brazil, 2000, CD-ROM.

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

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; MOHR, B.A.R.; PONS, D.; LOVERIDGE, R.; RICARDI-BRANCO, F. & CASTRO-FERNANDES, M.C. (2006) Schizaeacean ferns from the Early Cretaceous Crato Formation, Northeast Brazil. In: 7TH EUROPEAN. PALAEOBOTANY-PALYNOLOGY CONFERENCE, 2006, PRAGUE. Program and Abstracts. Prague: National Museum, 2006. p. 14.

BIERHORST, D.W. (1971). Morphology of Vascular Plants. New York: MacMillan Company, 1–560.

BOWE, L.M.; COAT, G. & DE PAMPHILIS, C.W. (2000). Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97: 4092–4097.

CARLQUIST, S. (1989) Wood and bark anatomy of the new world species of Ephedra. Aliso. 12: 441-483.

CARLQUIST, S. (1996) Wood, bark and stem anatomy of Gnetales: a summary. International Journal of Plant Sciences. 157 (6 Supplement): S58-S76.

CHAW, S.M.; PARKINSON, C.L.; CHENG, Y.; VINCENT, T.M. & PALMER, J.D. (2000). Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 97, p. 4086-4091.

CHAMBERLAIN, C.J. (1957). Gymnosperms, Structure and Evolution. New York: Johnson Reprint Corporation, 1–484.

CLEAL, C.J. & THOMAS, B.A. (1999). Plant fossils. The history of land vegetation.

Woodbridge: The Boydell Press. 188p.

COIFFARD, C., KARDJILOV, N., MANKE, I. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. (2019). Fossil evidence of core monocots in the Early Cretaceous. *Nat. Plants* **5**, 691–696. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0468-y>

CRANE, P.R. (1985). Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **72**: 716–793.

CRANE, P.R. & UPCHURCH, G.R.J. (1987). *Drewria potomacensis* gen. et sp. nov., an Early Cretaceous member of Gnetales from the Potomac Group of Virginia. *Amer J Bot*, **74**: 1722–1736.

CRANE, P.R. & HULT, C.M. (1988) The Gnetales: botanical remnants from the age of dinosaurs. *Field Mus Bull* **59**:21-29.

CRANE, P.R. & LIDGARD, S. (1989). Angiosperm diversification and palaeolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science*, **246**:675-678.

CRANE, P.R. & MAISEY, J. (1991). Fossil plants. In: MAISEY, J. G. (Ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, NJ: T.F.H. Publications. p. 414 – 419.

CRANE, P.R. (1996). The fossil history of the Gnetales. *International Journal of Plant Sciences, Supplement*, n. 6, v. 157, p. 50-57, 1996.

CRANE, P.R. (1997). The origin and early diversification of angiosperms. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, II (no especial): 229.

DEVAUX, H. (1900). Recherches Sur Les Lenticelles. *In Ann. Sei. Nat. Bot.*, s. 2, t. 12, p. 1-240, pi. 1-6.

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

DOYLE, J.A, & DONOGHUE M.J. (1986) Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach. *Bot. Rev.* **52**, 321–431. doi:10.

1007/Bf02861082.

DOYLE, J.A. (1996). Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *International Journal of Plant Science* 157: 3–39.

— 1998. Phylogeny of vascular plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 567–599.

DUARTE, L. (1985). Vegetais fosseis da Chapada do Araripe. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia*, v. 27, p. 585–617.

DUARTE, L. (1989). Remains of the Lower Cretaceous plants of North-East of Brazil. In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 1989, CURITIBA. *Anais. Curitiba: Sociedade Brasileira de Paleontologia*, 1989. p. 219–233.

DUARTE, L. (1993). Restos de araucariáceas da Formação Santana-Membro Crato (Aptiano), NE do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 65, n. 4, p. 357–362.

FANTON, J.C.M.; RICARDI-BRANCO, F.; DILCHER, D.L. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. (2006c). New gymnosperm related with Gnetales from the Crato Palaeoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil). In: UNESP- Rio Claro, Simp. Cretáceo Brasil, 7 e Simp. Terc. Brasil, 1, *Boletim*, p. 51.

FANTON, J.C.M.; RICARDI-BRANCO, F. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA. (2007). Novas Gimnospermas e possível Angiosperma da Paleoflora Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Dissertação (Mestrado). Instituto de Geociências. Universidade Estadual de Campinas.*

FLEMIN, G.T.H. & LIPS, K.R. (1991). Angiosperm Endozoochory: Were Pterosaurs Cretaceous Seed Dispersers? *Am. Nat.*, 138(4), 1058–1065. doi:10.1086/285269

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

FRIIS E.M.; CRANE, P.R.; PEDERSEN, K.R.; BENGTON, S.; DONOGHUE, P.C.J.; GRIMM, G.W. & STAMPANONI, M. (2007). Phase-contrast x-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature* 450:549–552.

FRIIS, E.M.; CRANE, P.R. & PEDERSEN, K. R. (2011). *Early flowers and Angiosperm evolution*. Cambridge University Press, 585 p. 11. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906p.

GOBO, W.V.; KUNZMANN, L.; IANNUZZI, R.; BACHELIER, J.B. & COIFFARD, C. (2022). First evidence of ranunculids in Early Cretaceous tropics. *Scientific Reports*. 12:5040. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07920-y>

GOREMYKIN, V.; BOBROVA, V.; PAHNKE, J.; TROITSKY, A.; ANTONOV, A. & MARTIN, W. (1996). Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to *rbcl* data do not support gnetalean affinities of angiosperms. *Molecular Biology and Evolution*, 13(2), 383–396. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a025597

GUGERLI, F.; C. SPERISEN, U.; BÜCHLER, I.; BRUNNER, S.; BRODBECK, J. D.; PALMER, & QIU, Y. L. (2001). The evolutionary split of Pinaceae from other conifers: evidence from an intron loss and a multigene phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 167–175.

HOLLANDER, J.L. & WALL, S.B.V. (2009). Dispersal syndromes in North American *Ephedra*. *Int. J. Plant. Sci.*, 170: 323–330.

HOLLANDER, J.L.; WALL S.B.V. & BAGULEY J.G. (2010). Evolution of seed dispersal in North American *Ephedra*. *Evol. Ecol.*, 24: 333–345.

HUANG, J. & PRICE, R.A. (2003). Estimation of the age of extant *Ephedra* using chloroplast *rbcl* sequence data. *Mol Biol Evol*, 20: 435–440.

ICKERT-BOND, S.M. & RENNER, S.S., (2016). The Gnetales: recent insights on their morphology, reproductive biology, chromosome numbers, biogeography, and divergence times. *Journal of Systematics and Evolution* 54, 1e16.

KENRICK, P. & CRANE, R. (1997). *The origin and early evolution of plants on land*.

Nature, Vol. 389: 33-39.

KERKHOFF, H.L.M. & DUTRA, L.T. Uma nova Ephedraceae (Gnetales) da bacia do Araripe, Cretáceo Inferior, Brasil. (2007). 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.

KUNZMANN, L.; MOHR, B.A.R. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. (2004). Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). I. Araucariaceae and Lindleycladus (incertae sedis). *Fossil Record*, v. 7, n. 1, p. 155–174, 1. doi:10.1002/mmng.20040070109.

KUNZMANN, L.; MOHR, B.A.R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; WILDE, V. (2006). Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. *Fossil Record*, v. 9, n. 2, p. 213–225, 8. doi:10.1002/mmng.200600009.

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

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

KUNZMANN, L.; MOHR, B.A.R.; WILDE, V. & BERNARDES-DE OLIVEIRA, M.E.C. (2011). 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.

KUBITZKI, K. (1990). Gnetatae—with the single order Gnetales. Pp. 378–391 in: Kramer, K.U. & Green, P.S. (eds.) *The Family and Genera of Vascular Plants*, vol. 1, *Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer, Berlin.

LEME, E.M.C.; BROWN, G.K.; DILCHER, D., BERNARDES DE OLIVEIRA, M.E.C.;

SIQUEIRA, J.A. & SALES, A.M.F. (2005). Protananaceae, a new fossil monocot family from the Lower Cretaceous, Santana Formation, northeastern Brazil. In: Botany Conference of Austin, Texas, 13–17/08/ 2005 – CD-ROM.

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

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

LIMA, F.J.; PIRES, E.F.; JASPER, A.; UHL, D.; SARAIVA, A.A.F. & SAYÃO, J.M. (2019). Fire in the paradise: evidence of repeated palaeo-wildfires from the Araripe Fossil Lagerstätte (Araripe Basin, Aptian-Albian), northeast Brazil. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 99, 367–378, doi: 0.1007/s12549-018-0359-7.

LIMA, F.J.; SAYÃO, J.M.; PONCIANO, L.C.M.O.P.; WEINSCHÜTZ, L.C.; FIGUEIREDO, R.G.; RODRIGUES, T.; BANTIM, R.A.M.; SARAIVA, A.A.F.; JASPER, A.; UHL, D. & KELLNER, A.W.A. (2021). Wildfires in the Campanian of James Ross Island: a new macro-charcoal record for the Antarctic Peninsula. *Polar Research*, 40, 5487, <http://dx.doi.org/10.33265/polar.v40.5487>.

LIMA, F.J.; ALVES, A.M.S. & RIBEIRO, A.M.N. (2021). Plantas. In: Saraiva, A.A.F.; Lima, F.J.; Barros, O.A.; Bantim, R.A.M. (eds). *Guia de fósseis da Bacia do Araripe*. 1° ed. p. 45-88. Crato-Ceará. Governo do Estado do Ceará.

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

MAGALLON, S. & SANDERSON, M.J. (2002). Relationship among seed plants inferred from highly conserved genes: sorting conflicting phylogenetic signals among ancient lineages. *American Journal of Botany* 89: 1991–2006.

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

MAISEY, J.G. (1993). Tectonics, the Santana Lagerstätten, and the Implications for Late Gondwanan Biogeography. *In: P. Goldblatt (ed.) Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven and London, pp.: 435- 454.

MARTILL, D.M. (1990). The significance of the Santana Biota. *In: SBP, Simp. sobre a Bacia do Araripe e Bacias Inter. Nordeste, 1, Atas*, p. 253-264.

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

MARTILL, D.M.; LOVERIDGE, R.F.; DE ANDRADE, J.A.F.G. & CARDOSO, A.H. (2005). An usual occurrence of amber in laminated limestones: The Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. *Palaeontology*, 48(6):1399-1408.

MARTILL, D.M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R.F. (2007). *The Crato Fossil Beds of Brazil – Window into an Ancient World*. Cambridge University Press. 625p.

MEYEN, S.V. (1984). Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *Botanical Review*, 50: 1–112.

MOHR, B.A.R. & FRISS, E.M. (2000). Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato formation (Brazil): a preliminar report. *International Journal of Plant Science*, v. 161, p. S155-S167.

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

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

MOHR, B. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. (2004). *Endressinia brasiliana*, a

Magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil).
International Journal of Plant Sciences 165, 1121–1133.

MOHR, B.; BERNARDES DE OLIVEIRA, M.E.C.; BARALE, G. & OUAJA, M. (2006).
Palaeogeographic distribution and ecology of Klitzschophyllites, and early
Cretaceous angiosperm in Southern Laurasia and Northern Gondwana. Cretaceous
Research 27, 464-472.

MOHR, B.; KUNZMANN, L. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. (2006).
Reconstruction of the Crato Flora (Northeastern Brazil), a Lower Cretaceous
vegetation from Northern Gondwana. In: Second Palaeontological Congress, Beijing.
Abstracts of the Second Palaeontological Congress, Ancient Life and Modern
Approaches, p. 13–18.

MOHR, B.; BERNARDES DE OLIVEIRA, M.E.C. & LOVERIDGE, R.F., (2007). The
macrophyte flora of the Crato Formation. In: Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R.F.
(Eds.), The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World. Cambridge
University Press, Cambridge, pp. 537e565.

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

MOHR, B.A.R.; COIFFARD, C. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. (2013).
Schenkeriphyllum glanduliferum, a new magnolialean angiosperm from the Early
Cretaceous of Northern Gondwana and its relationships to fossil and modern
Magnoliales. Review of palaeobotany and palynology, v. 189, p. 57–72, 2.
doi:10.1016/j.revpalbo.2012.08.004.

MOHR, B.A.R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; LOVERIDGE, R.; PONS, D.;
SUCERQUIA, P.A. & CASTRO-FERNANDES, M.C. (2015). Ruffordia goeppertii
(Schizaeales, Anemiaceae) – a common fern from the Lower Cretaceous Crato
Formation of northeast Brazil. Cretaceous Research, v. 54, p. 17–26, 5.
doi:10.1016/j.cretres.2014.11.006.

MOTA, N.F.O. & GIULIETTI, A.M. (2016). **Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Gnetaceae** *Flora of the cangas of the Serra dos Carajás, Pará, Brazil: Gnetaceae*. *Rodriguesia* 67, n. 5 (Especial): 1191-1194. 2016

<http://rodriguesia.jbrj.gov.br> DOI: 10.1590/2175-7860201667516

NABORS, M.W. (2012). *Introdução À Botânica*. São Paulo: Roca. p 500. ISBN 978-85-7288-985-8.

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

OLIVEIRA-BABINSKI, M.E. & LIMA, M.R. (1991). Pteridophyte remains from the lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. In: 12o CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 1991, SÃO PAULO. *Boletim de Resumos*. São Paulo: Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 491.

OSBORN, J.M., (2000). Pollen morphology and ultrastructure of gymnospermous anthophytes. In: Harley, M.M., Morton, C.M., Blackmore, S. (Eds.), *Pollen and spores: morphology and biology*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp. 163e185

PONS, D.; OLIVEIRA-BABINSKY, M.E.; & LIMA, M.R. DE. (1992). Les Ephédrales de la Formation Santana, Crétacé inférieur du bassin d'Araripe (Brésil). In: CONFERENCE DE L'ORGANISATION INTERNATIONALE DE PALÉOBOTANIQUE, 4, Paris. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, n. 125.

PRICE, R. (1996) Systematics of the Gnetales: a review of morphological and molecular evidence. *International Journal of Plant Sciences*. 157 (6 Supplement): S40-S49.

PUEBLA, G.G.; IGLESIAS, A.; GÓMEZ, M.A. & PRÁMPARO, M.B. (2017). Fossil record of *Ephedra* in the Lower Cretaceous (Aptian), Argentina. *J Plant Res* 130:975–988 DOI 10.1007/s10265-017-0953-1.

QIU, Y.L.; LEE, D.E.; BERNASCONI-QUADRONI, P.S.; SOLTIS, M.; SOLTIS, E.A.; ZANIS, Z.; ZIMER, Z.D.; CHEN, V.; SAVOLAINEN, & CHASE, M.W. (1999). The

earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404–407.

QIU, Y.; LI, L.; WANG, B.; CHEN, Z.; DOMBROVSKA, O.; LEE, J.; KENT, L.; LI, R.; JOBSON, R.W.; HENDRY, T.A.; TAYLOR, D.W.; TESTA, C.M. & AMBROSY, M. (2007). *A Nonflowering Land Plant Phylogeny Inferred from Nucleotide Sequences of Seven Chloroplast, Mitochondrial, and Nuclear Genes. International Journal of Plant Sciences*, 168(5), 691–708. doi:10.1086/513474

RAN, J.H.; SHEN, T.T.; WANG, M.M. & WANG, X.Q. (2018). Phylogenomics resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms. *Proc. R. Soc. B* 285: 20181012. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.1012>

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. (2007). *Biologia vegetal*. 7th ed. Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906p.

RICARDI-BRANCO, F.; TORRES, M.; TAVARES, S.S.; CARVALHO, I.S.; TAVARES, P.G.E. & CAMPOS, A.C.A. (2013). *Itajuba yansanae* Gen and SP NOV of Gnetales, Araripe Basin (Albian-Aptian) in Northeast Brazil <http://dx.doi.org/10.5772/55704>

RYDIN, C.; K ALLERSJO, M. & FRIIS, E.M. (2002). Seed plant relationships and the systematic position of Gnetales based on nuclear and chloroplast DNA: Conflicting data, rooting problems, and the monophyly of Conifers. *International Journal of Plant Science* 163: 197–214.

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

RYDIN, C.; PEDERSEN, K.R.; CRANE, P.R. & FRIIS, E.M. (2006). Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): Evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Ann Bot*, 98: 123–140.

SANTOS, D.Y.A.C. & CHOW, F. (2014). A conquista do ambiente terrestre pelas plantas, a diversidade das plantas terrestres avasculares e a origem das plantas

vasculares. In: *Diversidade e evolução das plantas* [S.l: s.n.], p49. Disponível em: <https://repositorio.usp.br/item/002680322>

— 2014. Gimnospermas: caracterização, diversidade e distribuição geográfica. In: *Diversidade e evolução das plantas* [S.l: s.n.], 2014. p169. Disponível em: <https://repositorio.usp.br/item/002680373>

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

SARAIVA, A.A.F.; LIMA, F.J. ALCÂNTARA, O.A.B. & BANTIM, R.A.M. (2021). Guia de fósseis da Bacia do Araripe. 1º ed. Crato-Ceará. Governo do Estado do Ceará.

SELDEN, P.A. & NUDDS, J.R. (2005). *Evolution of Fossil Ecosystems*. Manson Publishing, Ltd., London. 192p.

STEWART, W.N. & ROTHWELL, G.W. (1993). *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge: Cambridge University Press. 521p.

TAYLOR, T.N. & TAYLOR, E.L. (1993). *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 544 p.

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

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

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

- WANG, X. & ZHENG, S.L. (2010). Whole fossil plants of *Ephedra* and their implications on the morphology, ecology and evolution of Ephedraceae (Gnetales). *Chinese Sci Bull*, 55: 1511–1519, doi: 10.1007/s11434-010-3069-8.
- WILLIS, K.J. & MCELWAIN, J.C. (2002). *The Evolution of Plants*. Oxford: University Press. 378p.
- WING, S.L. & SUES, H.D. (1992). Cretaceous biotas: Cretaceous biota-Mesozoic and Early Cenozoic terrestrial ecosystems. *In*: A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. Dimichele, R. Potts, H.D. Sues, S.L. Wing (eds.) *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp.: 360-371.
- WINTER, K.U.; BECKER, A.T.; MUNSTER, J.T.; KIM, H.; SAEDLER, & THEISSEN, G. (1999). MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 7342–7347.
- YANG, Y. (2001). Ontogeny and metamorphic patterns of female reproductive organs of *Ephedra sinica* Stapf (Ephedraceae). *Acta Bot Sin* 2001. 43:1011–1017.
- YANG, Y.; GENG, B-Y.; DILCHER, D.L.; CHEN, Z-D. & LOTT, T.A. (2005). Morphology and affinities of an early Cretaceous *Ephedra* (Ephedraceae) from China. *American Journal of Botany*. 92(2): 231–241.
- YANG, Y. (2007) Asymmetrical development of biovulate cones resulting in uniovulate cones in *Ephedra rhytidosperma* (Ephedraceae). *Plant Syst Evol* 264:175–182.
- YANG, Y. (2010). A review on Gnetalean megafossils: problems and perspectives. *Taiwania* 55: 346–354.
- YANG, Y.; WANG, Q. (2013). The Earliest Fleshy Cone of *Ephedra* from the Early Cretaceous Yixian Formation of Northeast China. *PLoS ONE* 8(1): e53652. doi:10.1371/journal.pone.0053652.

YANG, Y. (2014) A systematic classification of Ephedraceae: living and fossil. *Phytotaxa*, v. 158, n.3,p. 283-290.

YANG, Y.; LIN, L.; FERGUSON, D.K. (2015). Parallel evolution of leaf morphology in gnetophytes. *Org. Divers. Evol.*, 15(4), 651–662. doi:10.1007/s13127-015-0226-6.

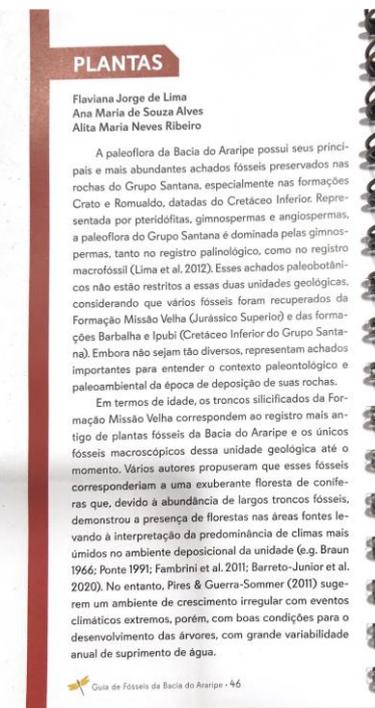
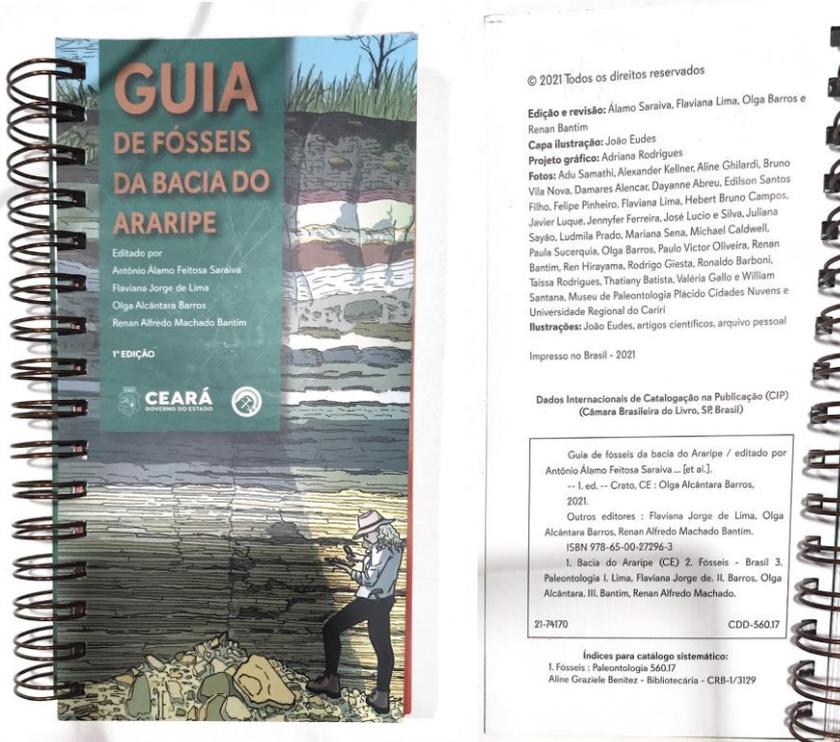
YANG, Y.; WANG, Z.H. & XU, X.T. (2017). *Taxonomy and distribution of global gymnosperms*. Shanghai: Shanghai Science & Technology Press.

YANG, Y.; WANG, Y. & FERGUSON, D.K. (2020). A new macrofossil ephedroid plant with unusual bract morphology from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of northeastern China. *BMC Evolutionary Biology*. doi: <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1569-y>

YANG, Y.; FERGUSON, D.K.; LIU, B.; MAO, K-S.; GAO, L-M.; ZHANG, S-Z.; WAN, TAO.; RUSHFORTH, K. & ZHANG, Z-X. (2022). Recent advances on phylogenomics of gymnosperms and a new classification, *Plant Diversity*, Volume 44, Issue 4, Pages 340-350, ISSN 2468-2659, <https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.05.003>.

ANEXOS

1. Capítulo sobre Plantas fósseis no Guia de fósseis da Bacia do Araripe



2. Resumo apresentado 27º Congresso Brasileiro de Paleontologia.

Cidade: Cuiabá / Mato Grosso Local: Universidade Federal de Mato Grosso



3. Artigo 01: *Arlenea delicata* gen. et sp. nov., a new ephedroid plant from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil.

Plant Diversity

***Arlenea delicata* gen. et sp. nov., a new ephedroid plant from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil**

Manuscript Number:	
Article Type:	Research paper
Keywords:	Early Cretaceous, Gnetophytes, <i>Arlenea delicata</i> , Ephedrales, Crato Formation.
Corresponding Author:	Flaviana Lima, PhD Federal University of Pernambuco Recife, Pernambuco BRAZIL
First Author:	Alita Maria Neves Ribeiro
Order of Authors:	Alita Maria Neves Ribeiro Yong Yang Antônio Álamo Feitosa Saraiva Renan Alfredo Machado Bantim João Tavares Calixto Junior Flaviana Lima, PhD
Abstract:	Ephedroid macrofossils have been widely documented in Cretaceous deposits and numerous were reported from the Lower Cretaceous Yixian Formation of NE China, though rarely from the South America. Herein, we describe a new plant of the family Ephedraceae, <i>Arlenea delicata</i> gen. et sp. nov., from the Lower Cretaceous Crato Formation of the Araripe Basin, Northeast Brazil, based on the vegetative and reproductive structures. It has the typical morphological characteristics of ephedroid plants, such fertile reproductive branches, terminal female cones, sympodial branchingsystem, longitudinally striated internodes, and swollen nodes. Solitary and terminal reproductive structures with oblong-oval to ovoid shape and apparently obtuse to cuspidate apex, show swollen receptacle, two pairs of bracts surrounding two ovals inner chlamydosperms. Our new finding is unusual for presenting inner chlamydosperms subtended by two pairs of bracts, reproductive units connected to branches through swollen receptacle and smooth seed surface, constituting a new ephedroid taxon for the Crato Formation, increasing the diversity of this group for the Lower Cretaceous. The general morphology (enlarged receptacle) of our new plant may be related to seed dispersal by animals like pterosaur (mainly the Tapejaridae) and birds (Enantiornithes and Ornituomorpha). Fleshy bracts and receptacles may berelated to seed dispersal in Ephedrales, which may have resulted in the cosmopolitan distribution of Ephedraceae in the Lower Cretaceous.
Suggested Reviewers:	Xin Wang xinwang@nigpas.ac .cn Andre Jasper ajasper@univates.br Dieter Uhl dieter.uhl@senckenberg.de Catarina Rydin catarina.rydin@su .se
Opposed Reviewers:	

--Manuscript Draft--

Highlights

Highlights

- *Arlenea delicata* represents a dioecious plant with specimens bearing female reproductive units, with vegetative and reproductive characters that include them in the Ephedraceae family.
- The macro and micromorphology of *Arlenea delicata* suggest that it developed in places that present water deficit.
- The shape of the enlarged receptacle may be related to seed dispersal by animals, as well as the types of bracts observed for species related to genus *Ephedra*, which have three types of known dispersal agents.

Title Page (with Author Details)

***Arlenea delicata* gen. et sp. nov., a new ephedroid plant from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil**

Alita Maria Neves Ribeiro ^{a,c}, Yong Yang ^b, Antônio Álamo Feitosa Saraiva ^{a,c}, Renan Alfredo Machado Bantim ^{a,c}, João Tavares Calixto Junior ^{c,d}, Flaviana Jorge de Lima ^{a,e*}

^a Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, Pimenta, 63105-160, Crato, Ceará, Brasil; alitamarianr@gmail.com

^b Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Biology and the Environment, 159 Longpan Road, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; yangyong@njfu.edu.cn

^c Laboratório de Paleontologia, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, Pimenta, 63105-160, Crato, Ceará, Brazil; alamocariri@yahoo.com.br; renanbantimbiologo@gmail.com

^d Laboratório de Estudos da Flora Regional, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, Pimenta, 63105-160, Crato, Ceará, Brazil; joaojrbio@gmail.com

^e Gondwanan Plants Lab, Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, Rua do Alto Reservatório s/n, Bela Vista, 55608-680, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brazil;

flaviana.jorge@ufpe.br

*Correspondence author:

Flaviana Jorge de Lima, Gondwanan Plants Lab, Universidade
Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, Rua do Alto
Reservatório s/n, Bela Vista, 55608-680, Vitória de Santo Antão,
Pernambuco, Brazil; *flaviana.jorge@ufpe.br*

ORCID numbers

AMNR 0000-0002-6730-7539

YY 0000-0001-7763-5133

AAFS 0000-0003-0127-8912

RAMB 0000-0003-4576-0989

JTCJ 0000-0002-7491-6324

FJL 0000-0001-8602-6508

Manuscript File
[here to view linked References](#)

[Click](#)



***Arlenea delicata* gen. et sp. nov., a new ephedroid plant from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil**

Alita Maria Neves Ribeiro ^{a,c}, Yong Yang ^b, Antônio Álamo Feitosa Saraiva ^{a,c}, Renan Alfredo Machado Bantim ^{a,c}, João Tavares Calixto Junior ^{c,d}, Flaviana Jorge de Lima ^{a,e*}

^a Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, Pimenta, 63105-160, Crato, Ceará, Brasil; alitamarianr@gmail.com

^b Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Biology and the Environment, 159 Longpan Road, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; yangyong@njfu.edu.cn

^c Laboratório de Paleontologia, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, Pimenta, 63105-160, Crato, Ceará, Brazil; alamocariri@yahoo.com.br, renanbantimbiologo@gmail.com

^d Laboratório de Estudos da Flora Regional, Universidade Regional do Cariri, Rua Carolino Sucupira, Pimenta, 63105-160, Crato, Ceará, Brazil; joaojrbio@gmail.com

^e Gondwanan Plants Lab, Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, Rua do Alto Reservatório s/n, Bela Vista, 55608-680, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brazil;

flaviana.jorge@ufpe.br

*Correspondence author:

Flaviana Jorge de Lima, Gondwanan Plants Lab, Universidade
Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, Rua do Alto
Reservatório s/n, Bela Vista, 55608-680, Vitória de Santo Antão,
Pernambuco, Brazil; *flaviana.jorge@ufpe.br*

ORCID numbers

AMNR 0000-0002-6730-7539

YY 0000-0001-7763-5133

AAFS 0000-0003-0127-8912

RAMB 0000-0003-4576-0989

JTCJ 0000-0002-7491-6324

FJL 0000-0001-8602-6508

ABSTRACT

Ephedroid macrofossils have been widely documented in Cretaceous deposits and numerous were reported from the Lower Cretaceous Yixian Formation of NE China, though rarely from the South America. Herein, we describe a new plant of the family Ephedraceae, *Arlenea delicata* gen. et sp. nov., from the Lower Cretaceous Crato Formation of the Araripe Basin, Northeast Brazil, based on the vegetative and reproductive structures. It has the typical morphological characteristics of ephedroid plants, such fertile reproductive branches, terminal female cones, sympodial branching system, longitudinally striated internodes, and swollen nodes. Solitary and terminal reproductive structures with oblong-oval to ovoid shape and apparently obtuse to cuspidate apex, show swollen receptacle, two pairs of bracts surrounding two ovals inner chlamydosperms. Our new finding is unusual for presenting inner chlamydosperms subtended by two pairs of bracts, reproductive units connected to branches through swollen receptacle and smooth seed surface,

constituting a new ephedroid taxon for the Crato Formation, increasing the diversity of this group for the Lower Cretaceous. The general morphology (enlarged receptacle) of our new plant maybe related to seed dispersal by animals like pterosaur (mainly the Tapejaridae) and birds (Enantiornithes and Ornithomorpha). Fleshy bracts and receptacles may be related to seed dispersal in Ephedrales, which may have resulted in the cosmopolitan distribution of Ephedraceae in the Lower Cretaceous.

Keywords: Early Cretaceous, Gnetophytes, *Arlenea delicata*, Ephedrales, CratoFormation.

Abbreviations:

FRUs - Female reproductive units

LMA-UFPE - Laboratory of Applied Micropaleontology of the Universidade Federal de Pernambuco

LPU - Laboratory of Paleontology of the Universidade Regional do Cariri

MPPCN - Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens

MPSC - Museu de Paleontologia de Santana do Cariri

p/cp - part and counterpart

1. Introduction

Modern gnetophytes consist of three monogeneric families: the Ephedraceae, Gnetaceae and Welwitschiaceae. Although the current diversity of gnetophytes is not very expressive, this reality differs from what is seen through the fossil record, which shows this group reaching its peak of diversity during the Early Cretaceous, with an apparent abrupt decline to near extinction at the end of the Cretaceous (Crane and Lidgard, 1989; Crane, 1996; Osborn et al., 2000; Rydin et al., 2006). The extant Ephedraceae family consists of a single genus (*Ephedra* L.) with 70 species, characterized by presenting itself in the form of shrubs/subshrubs with striated, photosynthetic branches, reduced leaves in the form of scales, as well as female and male strobiles (Price, 1996; Santos and Chow, 2014a; Yang et al., 2005; 2017; 2022). In addition, plants of the family are widely distributed in temperate arid areas of Eurasia, northern Africa, southwestern North America, and western South America (Price, 1996; Yang et al., 2005; Yang, 2007).

Ephedraceae are plants with branches that are often ramified profusely and arranged oppositely or ternately whorled at the nodes (Pearson, 1929; Mussayev, 1978). The branches are cylindrical and articulated, while the internodes have numerous longitudinal striations (Yang et al., 2005). Plants are dioecious or rarely monoecious, have ovoid to ellipsoidal cones that may be terminal or axillary and bear one to three seeds. The female cones bear bracts arranged in 2 to 20 pairs or whorls of three, which only the upper ones are fertile (Stapf, 1889; Cutler, 1939; Stevenson,

1993). The bracts are membranous, leathery, or fleshy at maturity. The seed surface is smooth or carved indistinct species (Yang et al., 2005).

Many fossils related to *Ephedra* sp. from the Early Cretaceous have been reported for Southern Europe, Northeast China, Mongolia, North and South America (e.g., Guo and Wu 2000; Yang et al., 2005; Rydin et al., 2006; Wang and Zheng, 2010). Among these records, we highlight the seeds with *in situ* pollen from Portugal (Figueira da Foz Formation, Early Cretaceous) and North America (Patuxent Formation, Early Cretaceous) (Rydin et al., 2006); reproductive branches in Argentina (Anfiteatro de Ticó Formation, Early Aptian) (Cladera et al., 2007); and China (Yixian Formation, Lower and Upper Cretaceous) (Yang et al., 2005; Rydin et al., 2006; Liu et al., 2008; Rydin and Friis 2010; Wang and Zheng, 2010; Yang, 2010 and many other papers); and a branch probably containing male strobili in Brazil (Crato Formation, Lower Cretaceous) (Kerckhoff and Dutra, 2007). Early ephedroid plants show high species diversity in the Yixian Formation of northeastern China, but they are rare in the Lower Cretaceous Crato Formation of South America.

The number of Early Cretaceous fossil specimens attributed to gnetophytes is steadily increasing, leading to greater knowledge about this currently scarce but rich group in the fossil record. The fossils found in the Crato Formation, Lower Cretaceous of the Araripe Basin, have constituted an important contribution to the understanding of fossil gnetophytes, bringing more information about this group in relation to the geological past, helping to understand the current diversity of this group of plants. This paper presents a new species of fossil plant related to Ephedraceae with information on vegetative and reproductive characters, expanding the knowledge about the diversity of this family in the global fossil record.

1.1. Material and methods *Geological setting*

The Araripe Basin is located at the “Borborema” Structural Province (Assine et al., 2014), which covering practically the entire Northeast of Brazil, with rocks from the Precambrian basement (Valença et al., 2003). This sedimentary basin is located between the meridians 38° 30' and 40° 50' of longitude W of Greenwich and the parallels 7° 05' and 7° 50' of latitude S, occupying part of the states of Piauí, Ceará and Pernambuco (Assine, 2007) (Fig. 1). According to the paleontological context, the main lithostratigraphic unit of the Araripe Basin is the Santana Group (Neumann and Cabrera, 1999) which represents the Barbalha, Crato, Ipubi and Romualdo formations, with Crato and Romualdo standing out for their quality, quantity and preservation of the fossiliferous content found in them, which gives them the title of *fossil-lagerstätten* (Maisey, 1991; Martill et al., 2007).

The Crato Formation outcrops on the northeast flank of the Araripe Basin, constituting an important geological and paleontological site in Brazil (Viana and Neumann, 2002). This formation consists of laminated micritic limestones, with a color ranging from gray to yellow with halite pseudomorphs (Neumann and Cabrera, 1999). Arthropods, fish, amphibians, chelonians, crocodylomorphs, pterosaurs, squamata, ostracods, conchostraceans, birds, as well as pollen, spores and plants can be found in levels from the Crato Formation (Saraiva et al., 2021).

1.2. *Crato Formation Gnetophytes*

Fossil plants from the Crato Formation, Lower Cretaceous of the Araripe Basin, mainly due to their exceptional preservation, represent one of the few floras of northern Gondwana that has been studied continuously for many years and therefore provides a relatively detailed overview of the composition and diversity of flora in this

paleoequatorial area to which it was inserted (Friis et al., 2011).

Gnetophytes from the Crato Formation are very common and diverse. The first records of gnetophytes macrofossils that were provisionally assigned to Ephedraceae and Welwitschiaceae for the Crato Formation were recognized by Pons et al. (1992) and Bernardes-de-Oliveira et al. (1999; 2000). Kerkhoff and Dutra (2007) identified an ephedroid form named *Ephedra paleoamericana* Kerkhoff and Dutra, a branch probably containing male strobili. Ricardi-Branco et al. (2013) described *Itajuba yansanae* Ricardi-Branco et al., that has a branch system containing terminal female cones (Ricardi-Branco et al., 2013). *Cearania heterophylla* Kunzmann et al. considered to be a possible gymnosperm with gnetalean affinities and terminal strobilus surrounded by numerous bracts (Kunzmann et al., 2009). *Friedsellowia gracilifolia* Löwe et al. exhibits a gnetalean habit, terminal reproductive organs consisting of cones (Löwe et al., 2013). The Welwitschiaceae family is represented by some species, such as: *Cratonia cotyledon* Rydin et al. that consist of two large oval cotyledons (Rydin et al., 2003); *Priscowelwitschia austroamericana* Dilcher et al., a welwitschioid vegetative and reproductive structures; isolated leaves of *Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher et al. and male strobiles of *Welwitschiostrobus murili* Dilcher et al. (Dilcher et al., 2005).

1.3. Study Material

The fossils analyzed here consist of impressions and three-dimensional preservation of fragmented fertile reproductive branches from the Crato Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil, deposited in the collection of the Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPPCN), in Santana do Cariri municipality,

Ceará, Brazil. Were analyzed here with four specimens representing the female plant, with vegetative and reproductive structures: MPSC PL 3863, MPSC PL 3862, MPSC PL 5250 (p/cp - part and counterpart) and MPSC PL 635.

The specimens were analyzed at the Laboratory of Paleontology of the Universidade Regional do Cariri (LPU), in Crato, Ceará, where the mechanical preparation was carried out, which consisted of removing the matrix rock until the appearance of the specimen with the greatest number of observable characteristics without compromising its integrity. The specimens were photographed with a Canon EOS 60D Camera -DS126281 and a Fluorescence Stereo Zoom Microscope, Axio Zoom.V16, to photograph details of the female reproductive units of the specimens.

The samples were analyzed in the Scanning Electronic Microscope, bench model Phenom XL, of the Laboratório de Micropaleontologia Aplicada - Universidade Federal de Pernambuco (LMA-UFPE). For this, fragments were removed from various parts of each specimen of reproductive structures and from the branches that were mounted on the stubs.

Here, we follow the work of Yang (2001) to classify the ovulated units of the female cones as “female reproductive units” (FRUs). One of the specimens preserved as a part and counterpart and the others as a part. For systematic classification, we followed the model by Yong et al. (2022) which summarizes new advances in the phylogeny of gymnosperms and proposes an updated classification of extant gymnosperms, in which Ephedraceae are part of the Ephedrales order.

2. Results

2.1. Systematic Palaeontology

Order Ephedrales Dumortier 1829

Family Ephedraceae Dumortier 1829

Fossil Genus *Arlenea* A.M.N. Ribeiro et al., gen. nov.

Etymology. Genus (new) *Arlenea* in honor of a professor and botanist at the Universidade Regional do Cariri, Maria Arlene Pessoa da Silva PhD, for his tireless work in the research and protection of the extant flora of Chapada do Araripe.

Type species. *Arlenea delicata* A.M.N. Ribeiro et al., sp. nov.

Generic diagnosis. Reproductive branches fertile, aphyllous, with terminal female cones, sympodial branching system, internodes longitudinally striated, with swollen nodes, from which 2–3 ramifications depart. Opposite branches of phyllotaxis.

Solitary and terminal reproductive structures with oblong-oval to ovoid shape and apparently obtuse to cuspidate apex, show swollen receptacle, two pairs of bracts surrounding two ovals inner chlamydosperms, possibly longitudinally striated.

Elongated ovoid to oblong-oval seed shape.

Arlenea delicata A.M.N. Ribeiro et al., sp. nov. (Figs. 2-5).

Etymology. The epithet “*delicata*” reflects the delicate terminal branches that contain terminally reproductive structures.

Diagnosis. As the same for the genus.

Holotype. MPSC PL 3863 (Fig. 2)

Paratypes designated here. MPSC PL 3862, MPSC PL 5250 p/cp, MPSC PL 635 (Fig.3)

Repository. Palaeobotanical collection of the Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPPCN), in Santana do Cariri municipality, Ceará, Brazil.

Type locality. Araripe Basin, Northeast Brazil.

Type horizon. Crato Formation, Lower Cretaceous.

Description: Incomplete reproductive branches, longitudinally striated and of opposite phyllotaxis. 2–3 branches depart from the nodes, bifurcate and trifurcate and are visibly swollen, articulated, with fine longitudinal striations (Fig. 2). The internodes are short to long, proportional to the size of the plant. The reproductive units found in *Arlenea delicata* are solely female, possibly bearing seeds, thus, representing a female dioecious plant, with FRUs terminal to branches, solitary, ovoid uni-ovulated and unilocular with two pairs of bracts in apical pattern of dicsial branching, with seed inserted in the axil of the upper bract. The seed has a probably rounded base and oval to cuspidate apex in some FRUs, smooth surface, without transverse and undulating protuberances, with fine longitudinal grooves (Fig. 4c-d), upper surface convex, periclinal walls convex on the face of the outer surface of the seed (Fig. 4c-d). The FRUs are preserved in lateral and dorsal views (Fig. 4e-f). The micropylar tube, the tubular structure of the seed in live gnetophytes resulting from the elongation of the integument of the ovules in the apical portion, seems to be included in our species, seen by the elongated apex observed in the FRUs where the micropylar tube is possibly inserted (Fig. 4g).

The two pairs of bracts, proximal and distal, completely envelop by two internal chlamydosperms (Fig. 4g), ovoid and longitudinally striated. The bracts have a long- acuminate termination and are denser in the median portion than at the base, where they are inserted into a less slender receptacle, but continuous and dilated in relation to the stem axis (4.1 mm x 2.2 mm), with longitudinal grooves.

Starting from the node of the lower portion of the MPSC PL 635 paratype,

there is probably a lateral bud, as a continuation of the shoot projection in possible development for the formation of a new branch, as is also observed in one of the nodes of the upper portion of the specimen (Fig. 5). The branches have abundant tracheids with numerous longitudinally distributed areolated pits and vessel elements with perforation plates and internal areolated pits (Fig. 6a-d).

3. Discussion

The new taxa *Arlenea delicata* represents a dioecious plant with specimens bearing female reproductive units, with vegetative and reproductive characters that include them in the Ephedraceae family, as they present longitudinally striated branches, nodes, and internodes with 2–3 opposite branching, reproductive structures terminal to branches, ovoid to oblong-oval, female reproductive units surrounded 1–2 pairs of bracts with two internal chlamydosperms. In addition, it is a small plant like a shrub or sub-shrub.

Arlenea delicata does not have preserved leaves and, as it has copiously branched and delicate branches, the leaves would probably, if present, be scale-like, tiny and without photosynthetic function, as in current *Ephedra* sp., with photosynthesis being a function of the branches (Santos and Chow, 2014b; Price, 1996).

Arlenea delicata has branches that furcate and trifurcate from the nodes, with thin longitudinally arranged striations and terminal reproductive structures, as seen in *Ephedra archaeorhytidosperra* Yang, Geng, Dilcher, Chen, Lott; described for the Lower Cretaceous of Northeast China which, despite the similarity with the specimens analyzed here, has ovules/seeds ornamented with small undulating

transverse protuberances (Yang et al., 2005).

The ephedroid plants of the Crato Formation, such as *E. paleoamericana*, have reproductive structures bearing numerous whorled bracts (Kerkhoff and Dutra, 2007), while *Arlenea delicata* has 1–2 pairs around the FRUs; *I. yansanae* has striated branches, but with 3–4 branches starting from the nodes and pointed bracts (Ricardi- Branco et al., 2013), different from what was observed in *Arlenea delicata*, which has branches that depart from the nodes in a number of 2–3 and do not have pointed bracts, still having oblong-oval FRUs while *I. yansanae* carry small and pointed reproductive structures like their bracts; Finally, *F. gracilifolia*, which has terminal reproductive organs with structures similar to long leaves at the base of the reproductive structures, in addition to also having branches with leaves in organic connection (Löwe et al., 2013), differs from *Arlenea delicata* in that it does not present leaves and their reproductive structures are exclusively female, while *F. gracilifolia* have both male and female reproductive organs.

The shape of *Ephedra* sp. may vary between species and sometimes within specimens. Seeds seen in longitudinal section may be lanceolate, elliptical, ovate, or oblong and in cross section they are rounded or angled, and angles are sometimes prominent (Ickert-Bond and Rydin, 2011). In single-seeded cones, the adaxial side of the seed is convex at half the length of the ovule/seed, in two-seeded cones it is usually flat, and in three-seeded cones it has a median longitudinal crest (Ickert-Bond and Rydin, 2011). *Arlenea delicata* bears a single seed which is convex in the adaxial region, this is surrounded by two chlamydosperms and has an oblong-oval to ovoid shape, it has an intern median longitudinal crest that goes from the base to the apex of the seed, but it has a single seed and not three as the examples cited in Ickert-Bond and Rydin (2011) for the presence of the longitudinal crest. The seed surface of

Arlenea delicata is smooth, with fine longitudinal grooves, without transverse and undulating protrusions, thus differing from the seeds found in *E. archaeorhytidosperma* (Yang et al., 2005).

The FRU of *Arlenea delicata* shows a one-to-one relationship between the chlamydosperm and its bract, a common feature in ephedroid plants. A chlamydosperm is axillary to a subtended bract and a fertile pair of bracts usually encloses two chlamydosperms in an ovulated cone (Yang et al., 2020). While the *Jianchangia* sp. presents an unusual feature in which the multiple verticillate bracts enclose only two chlamydosperms in an ovulated cone (Yang et al., 2020), different from the rule for the chlamydosperm-bract relationship in Ephedraceae (Yang et al., 2020), our species has standard feature of this family, such as the evident chlamydosperm-bract relationship, with a short proximal bract and a long distal bract involving two ovoid chlamydosperms.

Ickert-Bond and Rydin (2011) gathered different seed shapes in longitudinal contour and surface patterns of the seed envelope of ephedroid species with outer periclinal cell walls ranging from flat to depressed, convex, papillary (*Ephedra sarcocarpa* Aitch and Hemsl 1866; *Ephedra regeliana* Florin 1933; *Ephedra trifurca* Torr. ex S. Watson, 1871; *Ephedra equisetina* Bunge, 1852; respectively) *Arlenea delicata* has periclinal external walls that vary from flat to convex in relation to internal and external faces.

Arlenea delicata differs from *Siphonospermum simplex* Rydin and Friis 2010 in that it does not have reproductive units typical of known ephedra plants, such as ovulated cones, being the chlamydosperms of *S. simplex* pediceled and without bracts/subtended leaves, resembling *Pseudoephedra* sp. Liu and Wang (2016) that although reported as *Incertae sedis* specimen, it may present a relationship with

Siphonospermum in relation to their ephedroid morphologies, also with *pediceled chlamydosperms* and not being associated with a leaf organ. *Jianchangia verticillata* Yang, Wang and Ferguson 2020, as well as *Arlenea delicata* have ovulated cones and an inner pair of chlamydosperms but differs in that *Arlenea delicata* has only two pairs of united bracts that completely surround the chlamydosperms and not multiple pairs of spiral bracts as *J. verticillata* (Yang et al., 2020).

Arlenea delicata is similar to *Ephedra multinervia* Yang and Lin in having internodes finely striated and receptacle connected to female reproductive structures, differing in the absence of leaves in *Arlenea delicata* and solitary terminal FRUs. While *E. multinervia* has leaves opposite at nodes, long and strap-shaped, with multiple parallel veins and URFs usually opposite at nodes or rarely solitary at nodes or terminally (Yang et al. 2015) (Fig. 7).

The branches of *Arlenea delicata*, as in modern Ephedraceae, are branched, articulated, with their opposite ramifications, internodes characteristically with numerous longitudinally arranged striations, terminally carrying their reproductive structures (Yang et al., 2005). The branches of *I. yansanae* (Ricardi-Branco et al., 2013) branch 3–4, oppositely decussate and have abundant tracheids, exceeding the number of vessels seen in cross-section. *Arlenea delicata*, on the other hand, has opposite ramifications of the branches, abundant tracheids with haloed punctuations and vessels with a perforation plate.

The morphological characters found in *Arlenea delicata* allowed us to compare it with Ephedrales and infer the climate conditions in which the fossils flourished, as current *Ephedra* occurs mainly in deserts, semi-deserts or desert steppes and is generally used as an indicator for arid environments along with leafy plants scaly

seeds (Huang and Price, 2003; Deng, 2007). The morphology and macroscopic anatomy of *Arlenea delicata* suggest that it developed in places that present water deficit, the absence of leaves that can be interpreted as a characteristic of adaptation of the plant to reduce the evaporative surface due to the hot and arid climate, in addition to the abundance of tracheids in relation to the vessel elements as observed in *I. yansanae* (Ricardi-Branco et al., 2013), corroborating with paleoclimatic studies carried out in the Araripe Basin (Heimhofer and Hochuli, 2010), where rainfall occurred periodically and sporadically. Some works suggest that the first members of the ephedroids may have occupied more diverse habitats, probably also in humid conditions (Sun et al., 2001; Yang et al., 2005; 2020; Fanton et al., 2006; Wang e Zheng, 2010; Yang, 2010). General morphology of ephedroid plants remains unchanged since Cretaceous, even they have experienced extinction at K/T boundary and twice radiation in the Early Cretaceous and Miocene. The morphological stasis is not alone in Ephedrales, but was also noted in other plant groups, e.g., *Sassafras* sp., *Liriodendron* sp. and others.

3.1. *Biogeography and plant dispersion*

The consumption of flesh or pulp-covered seeds and subsequent dispersal of those seeds by animals, has been an important feature of the reproductive biology of seed plants since Carboniferous (Tiffney, 1984; 1986; Fleming and Lips, 1991). This mutualistic plant-animal interaction is probably the product of diffuse coevolution (Janzen, 1980) in which groups of plants have evolved with groups of animals (Fleming and Lips, 1990). Due to the flourishing forest in the Early Cretaceous in the globe, many vertebrates including birds, dinosaurs, pterosaurs and mammals had become arboreal and/or herbivorous (Wang et al., 2005). Among the flying

vertebrates, birds and pterosaurs were probably the major competitors for niches and food (Wang et al., 2005).

If we look at the general morphology of *Arlenea delicata*, the shape of the enlarged receptacle may be related to seed dispersal by animals, as well as the types of bracts observed for species related to *Ephedra* sp., which have three types of known dispersal agents. Currently in *Ephedra* sp., the dry-winged membranous bracts are related to wind dispersal, while the leathery bract type is distributed by rodent seed-collecting mammals, and the fleshy bract type is dispersed by frugivorous birds (Hollander and Wall, 2009; 2010).

Fleshy bracts were found in *Ephedra carnososa* Yang and Wang, 2013 (Yixian Formation, Northeast China) where the bracts are probably related to early bird dispersal (Yang and Wang, 2013). If we assess the presence of birds and pterosaurs from the Yixian Formation, for example, both *Sinopterus* sp. and the long-tailed bird *Jeholornis* and some enantiornithes birds were possibly arboreal and seed-eaters, occupying a similar niche (Wang and Zhou, 2006), making viable the possibility of dispersion of *Ephedra* sp. seeds from the Yixian Formation, by these flying animals. Like insects and birds, pterosaurs may have played a significant role in the dispersal of plants (Fleming and Lips, 1991).

If we look at the fossiliferous layers of the Crato Formation (Early Cretaceous/Aptian), we notice a close similarity between the pterosaur fauna (mainly the Tapejaridae) and some forms of plants (mainly gnetales and angiosperms), with the Yixian Formation (Mohr et al., 2007; Wang et al., 2011; Lima et al., 2014). The morphological similarity between the pterosaurs *Sinopterus* sp. and *Tupandactylus* sp. also the birds *Yixianornis* sp. and *Kaririavis* sp. is notable (Fig. 7), the latter being a possible candidate for plant dispersal in the Aptian of the Crato Formation.

Overall, pterosaurs resembled birds in their metabolism, sensory physiology, and flight capabilities (Fleming and Lips, 1991); pterosaur adaptive radiation was ecologically more extensive than indicated by the known fossil record (Fleming and Lips, 1991); and frugivory evolved in the other two groups of flying vertebrates (birds and bats) and is likely to have evolved in pterosaurs with sufficient evolutionary opportunity (Fleming and Lips, 1991). In addition, fleshy bracts and receptacles may be related to seed dispersal in Ephedrales, which may have resulted in the cosmopolitan distribution of Ephedraceae in the Lower Cretaceous.

4. Conclusion

The new ephedroid plant is described for the Crato Formation based on the vegetative and reproductive structures, which have longitudinally striated branches, branching, reproductive structures terminal to the branches, carrying two internal ovoid chlamydosperms, subtended by two pairs of bracts. Based on a detailed comparison with fossil and extant ephedroid plants, we assign the present fossils to a new genus and species, *Arlenea delicata* gen. et sp. nov., and place it within the family Ephedraceae.

The occurrence of *Arlenea delicata* again indicates that ephedroids had a wide distribution in Brazil during the Early Cretaceous. The morphological and anatomical characters of *Arlenea delicata* allow us to relate them to Ephedrales, with a characteristic seen in plants of this order in relation to their copiously branching branches, with longitudinally striated internodes, swollen nodes and their FRUs with present chlamydosperms, with details of the micropilar tube and leaves unknown to our species, leading us to designate a new genus and species for the Crato Formation, Lower Cretaceous of the Araripe Basin. The general morphology of our new plant maybe related to seed dispersal by animals, fleshy bracts and receptacles

may be related to seed dispersal in Ephedrales, which may have resulted in the cosmopolitan distribution of Ephedraceae in the Lower Cretaceous.

Author contributions

AMNR and FJL conceived the project. AMNR and RAMB photographed the fossils specimens. AMNR, YY, AAFS, JTCJ, and FJL analyzed and interpreted the results. RAMB formatted the figures. All authors contributed on drafts and approved the final manuscript.

Declaration of competing interest

There is no conflict of interest.

Acknowledgements

We would like to thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES for the financial support grant to A.M.N. Ribeiro (88887520216/2020-00) and the Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico - FUNCAP for the financial support grant to R.A.M. Bantim (#BMD-0124-00302.01.01/19), and A.A.F. Saraiva (#BP3- 013900202.01.00/18). The authors thanks I.L. Aquino for the helping with prepare fossils and E.G. Santana, T.A. Batista and E.B. Santos Filho for suggestions in the manuscript. We sincerely thank to the Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens and J.L Silva for providing the specimens fossils analyzed here. We are very grateful to E.K. Piovesan for providing the space and equipment of the Laboratório de Micropaleontologia Aplicada da Universidade Federal de Pernambuco (LMA-UFPE) and R.M. Melo for the help with samples analyzed in the Scanning Electronic Microscope.

References

- Almeida, F.F.M., Hasui, Y. Neves, B.B.B., et al., 1977. Províncias Estruturais Brasileiras. In: Simpósio de Geociências do Nordeste, 8, Campina Grande, 1977. Atas Campina Grande. SBG. 363-391 p.
- Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. Boletim de Geociências. Petrobras, Rio de Janeiro, 15(2): 371-389.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A.J., Andriolli, M.C., et al., 2014. Sequências Depositionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Boletim de Geociências da Petrobras, 22: 3-28.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Mandarim-de-Lacerda, A.F., et al., 1999. Registro Aptiano-Albiano de Welwitschiaceae na Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 16, 1999, Crato (CE). Boletim de Resumos. Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1999, p.25-26.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Mandarim-de-Lacerda, A.F., et al., 2000. Gnetalean macrofossils of the Crato Member, Santana Formation, Late Aptian- Early Albian, Chapada do Araripe, Brazil. In: International Geological Congress, 30, 2000, Rio de Janeiro. Rio de Janeiro: International Union of Geological Sciences and Geological Survey of Brazil, 2000, CD-ROM.
- Cladera, G., Fueyo, G.M.D., de Seoane, L.V., et al., 2007. Early Cretaceous riparian vegetation in Patagonia, Argentina. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat., N S 9: 49–58.
- Crane, P.R., Lidgard, S., 1989. Angiosperm diversification and palaeolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. Sci., 246:675-678.

- Crane, P.R., 1996. The fossil history of the Gnetales. *International Journal of Plant Sciences*, Supplement, n. 6, v. 157, p. 50-57.
- Christenhusz, M.J.M., Reveal, J.L., Farjon, A., et al., 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* 19, 55-70.
- Cutler, H.C., 1939. Monograph of the north American species of the genus *Ephedra*. *Ann. Missouri. Bot. Gard.*, 26: 373–428.
- Deng, S.H., 2007. Palaeoclimatic implications of main fossil plants of the Mesozoic. *J.Palaeogeogr*, 9, 559-574.
- Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E., Pons, D., et al., 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. *Am. J. Bot.*, v. 92, n. 8, p. 1294-1310.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F., Dilcher, D., et al., 2006. New gymnosperm related with gnetales from the Crato Palaeoflora (Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil): preliminar study. *Geoc.*, 25, 205-210.
- Fleming, T.H., Williams, C.F., 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican dry tropical forest. *J. Trop. Ecol.*, 6:163-178.
- Fleming, T.H., Lips, K.R., 1991. Angiosperm Endozoochory: Were Pterosaurs Cretaceous Seed Dispersers? *Am. Nat.*, 138(4), 1058–1065.
doi:10.1086/285269
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 2011. Early flowers and Angiosperm

- evolution. Cambridge University Press, 585 p. 11. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906p.
- Guo, S.X., Wu, X.W., 2000. *Ephedrites* from Latest Jurassic Yixian Formation in western Liaoning, Northeast China. *Acta Palaeontol. Sin.*, 39: 81–91.
- Heimhofer, U., Hochuli, P.A., 2010. Early Cretaceous angiosperm pollen from a lowlatitude succession (Araripe Basin, NE, Brazil). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 161:105-126. DOI 10.1016/j.revpalbo.2010.03.010.
- Hollander, J.L., Wall, S.B.V., 2009. Dispersal syndromes in North American *Ephedra*. *Int. J. Plant. Sci.*, 170: 323–330.
- Hollander, J.L., Wall S.B.V., Baguley J.G., 2010. Evolution of seed dispersal in North American *Ephedra*. *Evol. Ecol.*, 24: 333–345.
- Huang, J., Price, R.A., 2003. Estimation of the age of extant *Ephedra* using chloroplast *rbcL* sequence data. *Mol. Biol. Evol.*, 20, 435-440.
- Ickert-Bond, S.M., Rydin, C., 2011. Micromorphology Of The Seed Envelope Of *Ephedra* L. (Gnetales) And Its Relevance For The Timing Of Evolutionary Events. *Int. J. Plant Sci.* 172(1):36–48.
- Janzen, D.H., 1980. When is it coevolution? *Evol.*, 34:611-612.
- Kerkhoff, H.L.M., Dutra, L.T., 2007. 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.

- Krassilov, V.A., 1982. Early Cretaceous flora of Mongolia. *Palaeontogr. Abt. B.*, 181:1-43.
- Krassilov, V.A., 2009. Diversity of Mesozoic gnetophytes and the first angiosperms. *Paleontol. J.*, 43: 1272–1280.
- Kunzmann, L., Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., 2009. *Cearania heterophylla* gen. nov. et sp. nov., a fossil gymnosperm with affinities to the Gnetales from the Early Cretaceous of northern Gondwana. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 158, p. 193–212.
- Lima, F.J., Saraiva, A.A.F., Sayão, J.M., 2012. Revisão da Paleoflora das Formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Est. Geol.*, 22, p. 99- 115.
- Lima, F.J., Saraiva, A.A.F., Silva, M.A.D., et al., 2014. A new angiosperm from the Crato Formation (Araripe Basin, Brazil) and comments on the Early Cretaceous Monocotyledons. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 86(4), 1657-1672.
- Liu, H.M., Ferguson, D.K., Hueber, F.M., et al., 2008. Taxonomy and systematics of *Ephedrites cheniae* and *Alloephedra xingxuei* (Ephedraceae). *Taxon*, 57: 577–582.
- Liu, Z.J., Wang, X., 2016. An enigmatic Ephedra-like fossil lacking micropylar tube from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning, China. *Palaeoworld*, 25:67–75. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2015.07.005>
- Löwe, S.A., Mohr, B.A., Coiffard, C., et al., 2013. *Friedsellowia gracilifolia* gen. nov. et sp. nov., a new gnetophyte from the Lower Cretaceous Crato

Formation (Brazil). *Palaeontogr. Abt. B*, p. 139-177.

Lu, Y., Ran, J.H., Guo, D.M., et al., 2014. Phylogeny and divergence times of gymnosperms inferred from single-copy nuclear genes. *PLoS ONE*, 9, e107679.

Maisey, J.G., 1991. *Santana fossils: an illustrated atlas*. Neptune, T.F.C. Publications, 459 p.

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

Mohr, B., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Loveridge, R.F., 2007. The macrophyte flora of the Crato Formation. In: Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R.F. (Eds.), *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 537-565.

Mussayev, I.F., 1978. On geography and phylogeny of some representatives of the genus *Ephedra* L. *Bot. Zh.*, 63: 523–543.

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

Osborn, J.M., 2000. Pollen morphology and ultrastructure of gymnospermous angiosperms. In: Harley, M.M., Morton, C.M., Blackmore, S. (Eds.), *Pollen and spores: morphology and biology*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp. 163-185.

Pearson, H.H.W., 1929. Gnetales. London: Cambridge University Press.

Pons, D., Oliveira-Babinsky, M.E., Lima, M.R., 1992. Les Ephédrales de la Formation Santana, Crétacé inférieur du bassin d'Araripe (Brésil). In: Conference De L'organisation Internationale De Paléobotanique, 4, Paris. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, n. 125.

Price, R., 1996. Systematics of the Gnetales: a review of morphological and molecular evidence. *International Journal of Plant Sciences*. 157 (6 Supplement): S40-S49.

Ran, J.H., Shen, T.T., Wang, M.M., et al., 2018. Phylogenomics resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms. *Proc. Roy. Soc. B Biol. Sci.*, 285, 20181012.

Ricardi-Branco, F., Torres, M., Tavares, S.S., et al., 2013. *Itajuba yansanae* gen. and sp. nov. of Gnetales, Araripe Basin (Albian-Aptian) in Northeast Brazil. In: Zhang, Y., Ray, P. (eds.). *Climate change and regional/local responses*, chapter 7, p. 187-205. DOI: 10.5772/55704.

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.

Rydin, C., Pedersen, K.R., Friis, E.M., 2004. On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 101: 16571– 16576. Rydin, C., Pedersen, K.R., Crane, P.R., et al., 2006. Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): evidence from Early Cretaceous

seeds from Portugal and North America. *Ann Bot* 98: 123–140.

Rydin, C., Wu, S.Q., Friis, E.M., 2006. *Liaoxia* (Gnetales): ephedroids from the Early Cretaceous Yixian Formation in Liaoning, northeastern China. *Pl. Syst. Evol.*, 262:239–265.

Rydin, C., Friis, E.M., 2010. A new Early Cretaceous relative of Gnetales: *Siphonospermum simplex* gen. et sp. nov. from the Yixian Formation of Northeast China. *BMC Evol Biol* 10: 183.

Santos, D.Y.A.C., Chow, F., 2014a. A conquista do ambiente terrestre pelas plantas, a diversidade das plantas terrestres avasculares e a origem das plantas vasculares. In: *Diversidade e evolução das plantas* [S.l: s.n.], p49. Disponível em: <https://repositorio.usp.br/item/002680322>.

Santos, D.Y.A.C., Chow, F., 2014b. Gimnospermas: caracterização, diversidade e distribuição geográfica. In: *Diversidade e evolução das plantas* [S.l: s.n.], 2014.p169. Disponível em: <https://repositorio.usp.br/item/002680373>.

Saraiva, A.A.F., Lima, F.J, Alcântara, O.A.B., et al., 2021. Guia de fósseis da Bacia do Araripe. 1º ed. Crato-Ceará. Governo do Estado do Ceará.

Sun, G., Zheng, S.L., Dilcher, D.L., et al., 2001. Early Angiosperms and Their Associated Plants from Western Liaoning. Shanghai Science Technology Education Publishing House, Shanghai, China (in Chinese with English abstract).

Stapf, O., 1889. Die Arten der Gattung *Ephedra*. *Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien Math. -Naturwiss. Kl.* 56, 1–112.

- Stevenson, D.W., 1993. Ephedraceae. In: Flora of North America Editorial Committee(Ed.), Flora of North America North of Mexico, vol. 2. Oxford University Press, New York, NY, pp. 428–434.
- Stull, G.W., Qu, X.J., Parins-Fukuchi, C., et al., 2021. Gene duplications and phylogenomic conflict underlie major pulses of phenotypic evolution in gymnosperms. *Nat. Plants.*, 7, 1015e1025.
- Tiffney, B.H., 1984. Seed size, dispersal syndromes and the rise of the angiosperms:evidence and hypothesis. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 71:551-576.
- Tiffney, B.H., 1986. Evolution of seed dispersal syndromes according to the fossil record. Pages 273-305 in D.R. Murray, ed. *Seed dispersal*. Academic Press, Sydney.
- Valença, L.M.M., Neumann, V.H., Mabesoone, J.M., 2003. An overview on Calloviane Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record ofthe opening of the southern Atlantic. *Geol Acta*, 1: 261-275.
- Viana, M.S.S., Neumann, V.H.L. 2002. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE, riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Queiroz, E.T.; Winge, M.; Berbert- Born, M.L.C. (Edit.) 2002. *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP) - Brasília 2002; 554pp.
- Wang, X.L., Kellner, A.W.A., Zhou, Z., et al., 2005. Pterosaur diversity and faunal

turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 437:875–879.

Wang, X., Zhou. Z., 2006. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation. *Geological Journal*, 41(3-4), 405–418. doi:10.1002/gj.1046.

Wang., X., Zheng., S.L., 2010. Whole fossil plants of *Ephedra* and their implications on the morphology, ecology and evolution of Ephedraceae (Gnetales). *Chinese Sci. Bull.*, 55: 1511–1519, doi: 10.1007/s11434-010-3069-8.

Wang, X., Kellner, AWA., Jiang, S. et al. 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften*, 99, 249–257 (2012).
<https://doi.org/10.1007/s00114-012-0889-1>.

Yang, Y., 2001. Ontogeny and metamorphic patterns of female reproductive organs of *Ephedra sinica* Stapf (Ephedraceae). *Acta Bot. Sin.*, 43:1011–1017.

Yang, Y., Geng, B-Y., Dilcher, D.L., et al., 2005. Morphology and affinities of an early Cretaceous *Ephedra* (Ephedraceae) from China. *Am. J. Bot.*, 92(2): 231–241.

Yang, Y., 2007. Asymmetrical development of biovulate cones resulting in uniovulate cones in *Ephedra rhytidosperma* (Ephedraceae). *Plant. Syst. Evol.*, 264:175–182.

Yang, Y., 2010. A review on Gnetalean megafossils: problems and perspectives.

Taiwania, 55: 346–354.

- Yang, Y., Lin, L., Ferguson, D.K., 2015. Parallel evolution of leaf morphology in gnetophytes. *Org. Divers. Evol.*, 15(4), 651–662. doi:10.1007/s13127-015-0226-6.
- Yang, Y., Wang, Q. 2013. The Earliest Fleshy Cone of Ephedra from the Early Cretaceous Yixian Formation of Northeast China. *PLoS ONE* 8(1): e53652. doi:10.1371/journal.pone.0053652.
- Yang, Y., Wang, Z.H., Xu, X.T., 2017. Taxonomy and distribution of global gymnosperms. Shanghai: Shanghai Science & Technology Press.
- Yang, Y., Wang, Y., Ferguson, D.K., 2020. A new macrofossil ephedroid plant with unusual bract morphology from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of northeastern China. *BMC Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1569-y>.
- Yang, Y., Ferguson., D.K., Liu., B., et al., 2022. Recent advances on phylogenomics of gymnosperms and an updated classification. *Plant. Divers.*, <https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.05.003>.

Figure legend

Fig. 1 Location of the Araripe Basin in South America, bordering the states of Ceará, Piauí and Pernambuco in northeastern Brazil.

Fig. 2 MPSC PL 3863, the holotype of *Arlenea delicata* gen. et sp. nov. showing the general morphology of the species. Scale bar: 5 cm.

Fig. 3 A, B: Paratype (MPSC PL 5250 p/cp) showing the general morphology, with terminal FRUs. C: Paratype (MPSC PL 3862). D: Paratype (MPSC PL 635). Scale bar: 2 cm.

Fig. 4 A: FRU of MPSC PL 635 showing cuspidate apex (indicated by red arrow). Scale bar: 2 mm; B: FRU of MPSC PL 5250 p/cp showing fragmented seed with a rounded base and oval apex. Scale bar: 1 mm. C: SEM image of MPSC PL 3863 FRU, with convex upper face. Scale bar: 100 µm; D: SEM image of MPSC PL 3863 reveal the convex periclinal walls on the outer surface of the seed. Scale bar: 40 µm; E-F: FRUs examples of *Arlenea delicata* gen. et sp. nov with different preservation sides, lateral and dorsal respectively. Scale bar: 2mm; G: MPSC PL 3863 FRU with two pairs of proximal and distal bracts, the distal pair is long and fused, completely enveloping

by two internal chlamydosperms, oval, and swollen receptacle. Scale bar: 2mm. (Abbreviations: w1 - proximal whorl of bracts; w2 - distal whorl of bracts; c – chlamydosperms).

Fig. 5 MPSC PL 3862 specimen with the side buds, highlighted in red circles. Scalebar: 2cm.

Fig. 6 A: Longitudinally areolated pits distributed within tracheids. Scale bar: 50 μ m; B: Vessel elements with perforation plates and areolated pits seen inside. Scale Bar: 25 μ m; C: Vessel elements with perforation plates and areolated pits seen inside (detailed view). Scale bar: 30 μ m; D: Abundant tracheids seen in vertical section of the basal part of the branch of *Arlenea delicata* holotype. Scale bar: 100 μ m.

Fig. 7 Ephedrales and birds from the Jehol and Santana Groups. A: *Ephedra multinervia* from Yixian Formation (Modified from Yang et al., 2015). Scale bar: 2 cm; B: *Arlenea delicata* gen. et sp. nov. from Crato Formation. Scale bar: 2 cm; C: *Yixianornis grabaui* from Jiufotang Formation (Provided by RAM Bantim). Scale bar: 5 cm. D: *Kaririavis mater* from Crato Formation (Modified from Carvalho et al., 2021). Scale bar: 5 cm.

Highlights

- *Arlenea delicata* represents a dioecious plant with specimens bearing female reproductive units, with vegetative and reproductive characters that include them in the Ephedraceae family.
- The macro and micromorphology of *Arlenea delicata* suggest that it developed in places that present water deficit.
- The shape of the enlarged receptacle may be related to seed dispersal by animals, as well as the types of bracts observed for species related to genus *Ephedra*, which have three types of known dispersal agents.

Figure 1
[access/download;Figure;Figure 1.tif](#)

[Click here to](#)

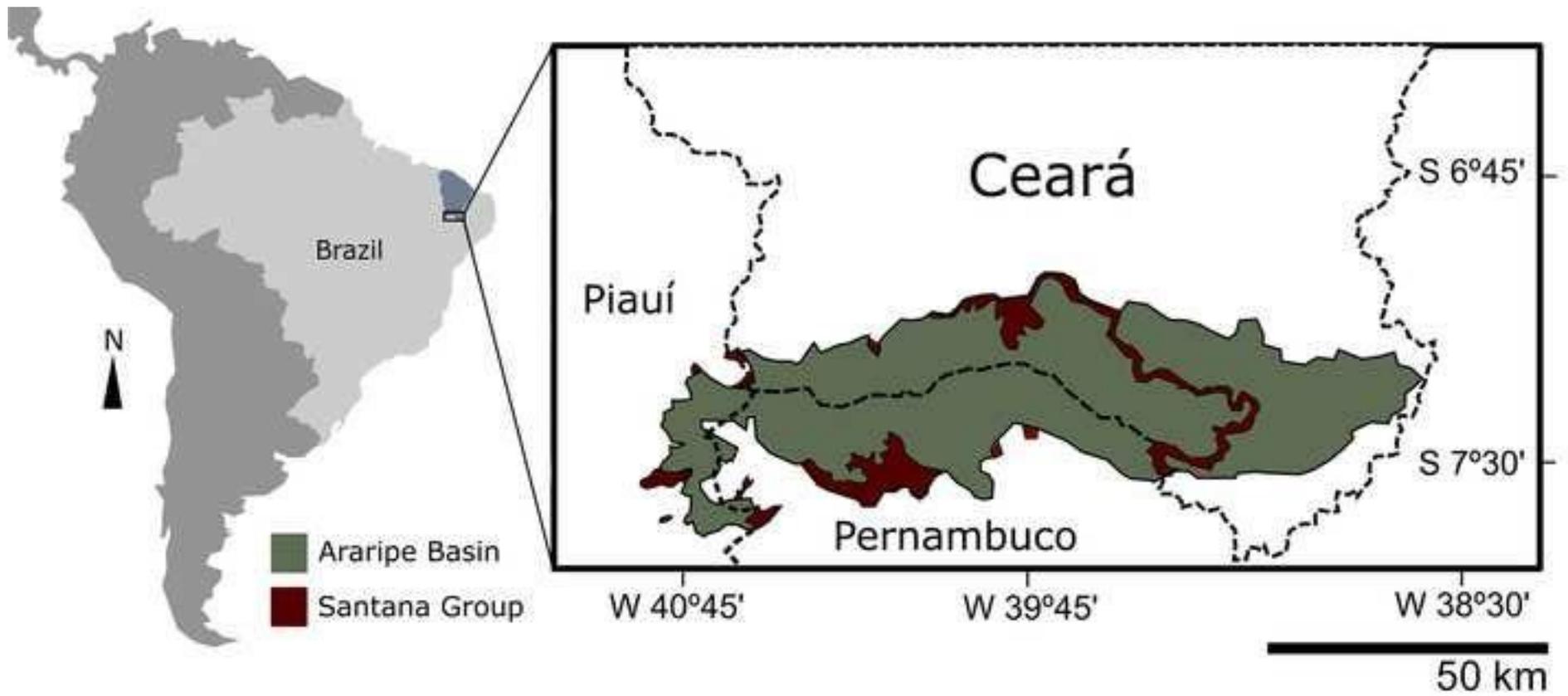


Figure 2



[Click here to access/download;Figure;Figure 2.tif](#)

Figure 3
access/download;Figure;Figure 3.tif

[Click here to](#)

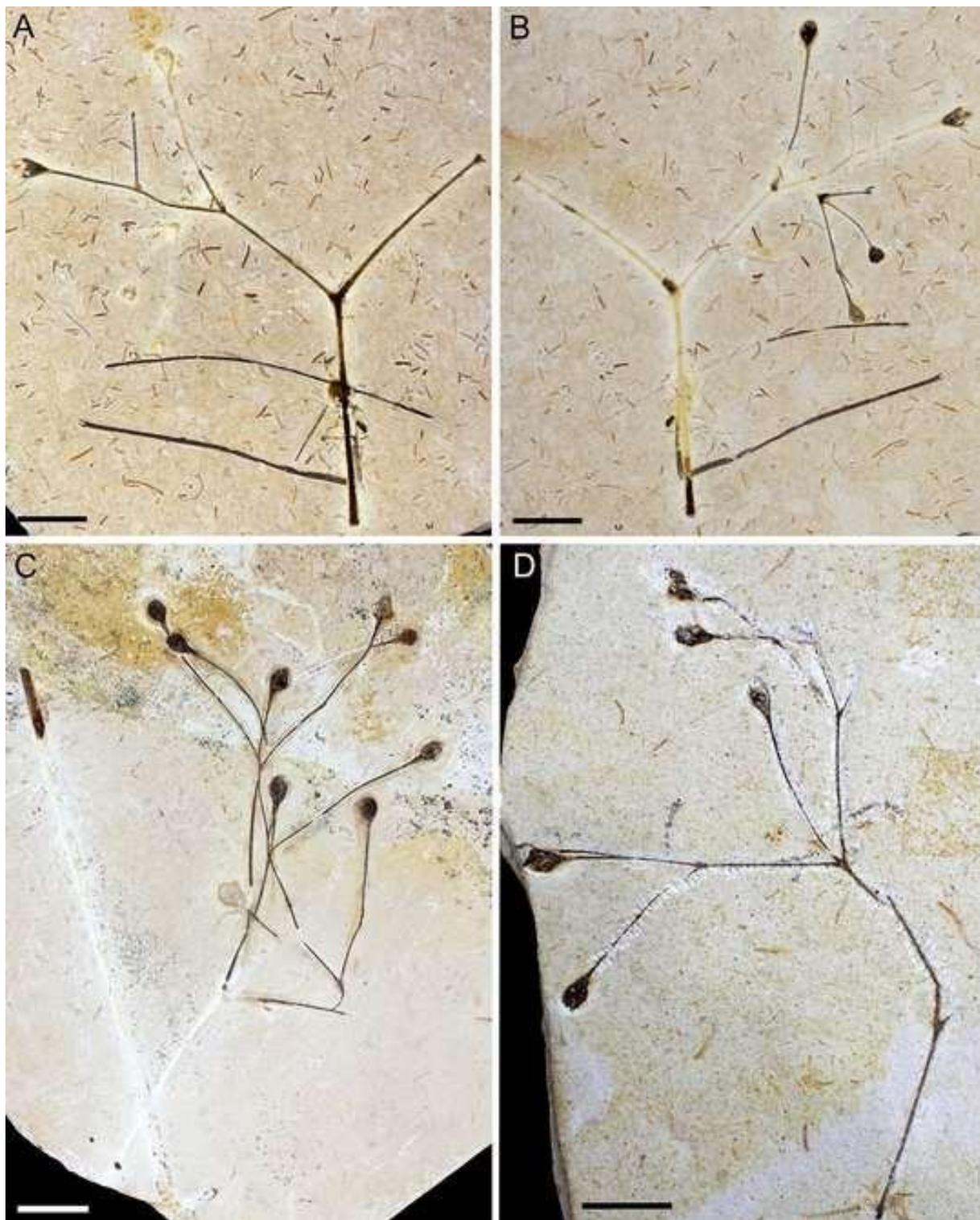


Figure 4
access/download;Figure;Figure 4.tif

[Click here to](#)

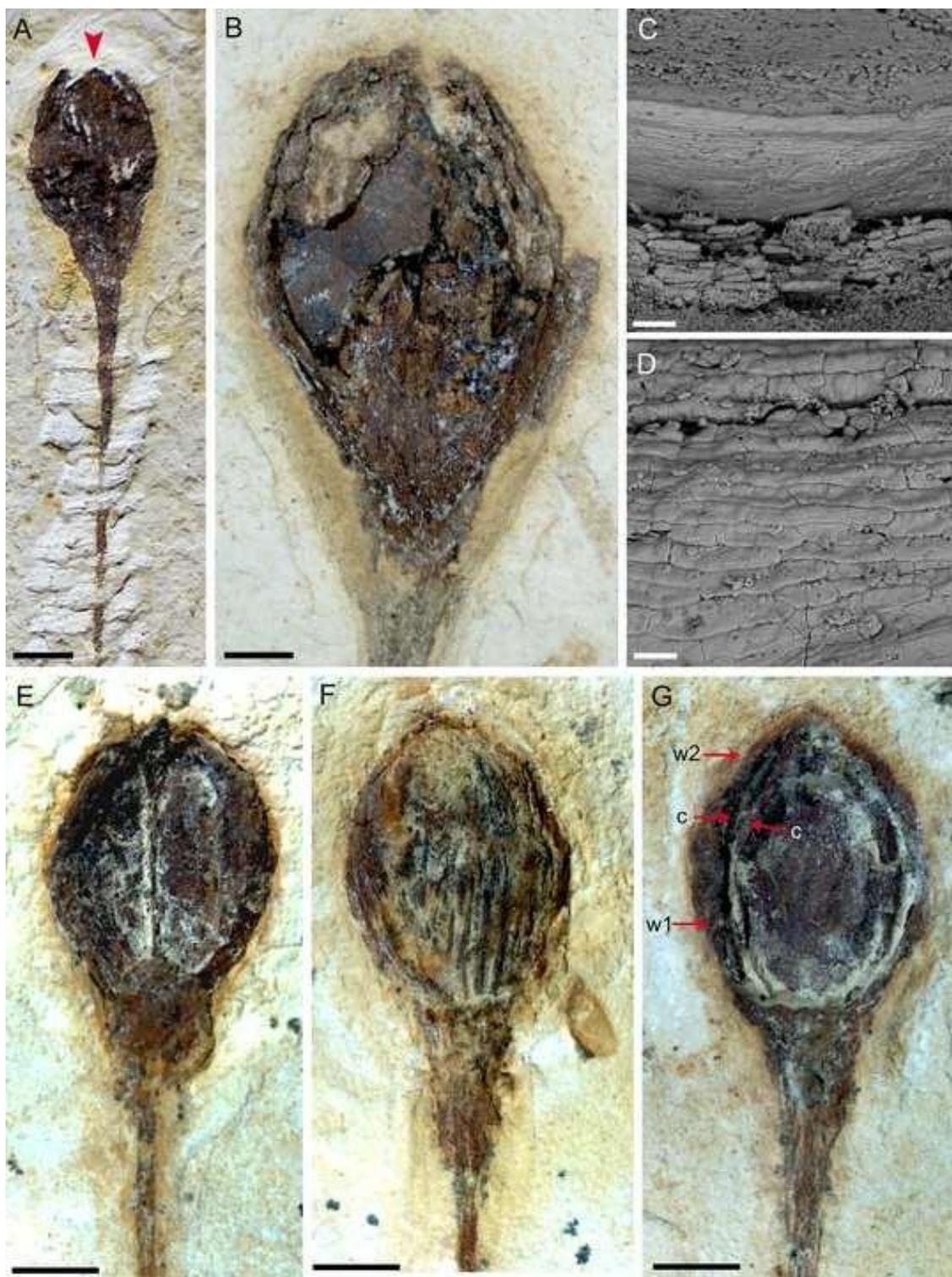


Figure 5
access/download;Figure;Figure 5.tif

[Click here to](#)

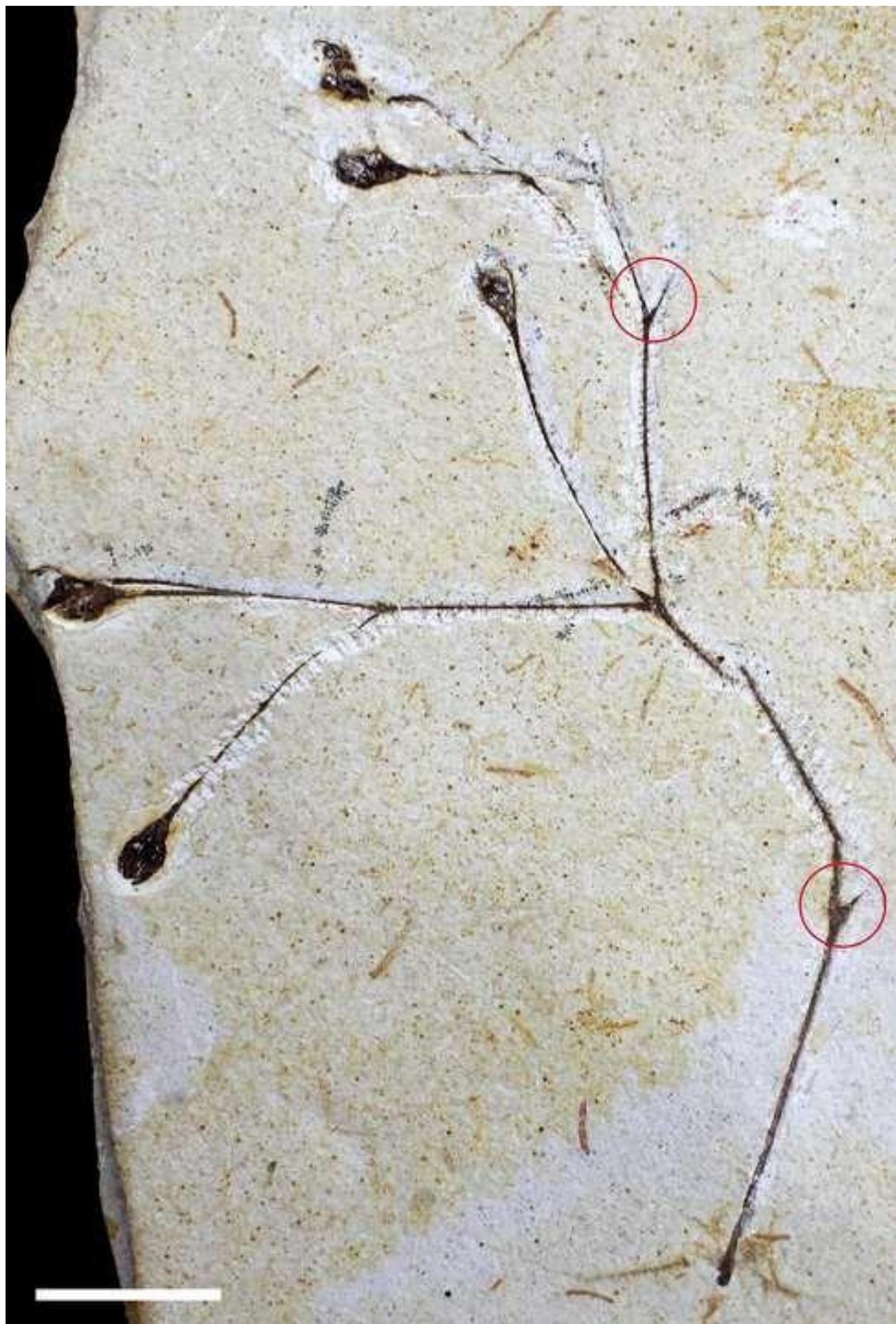


Figure 6
access/download;Figure;Figure 6.tif

[Click here to](#)

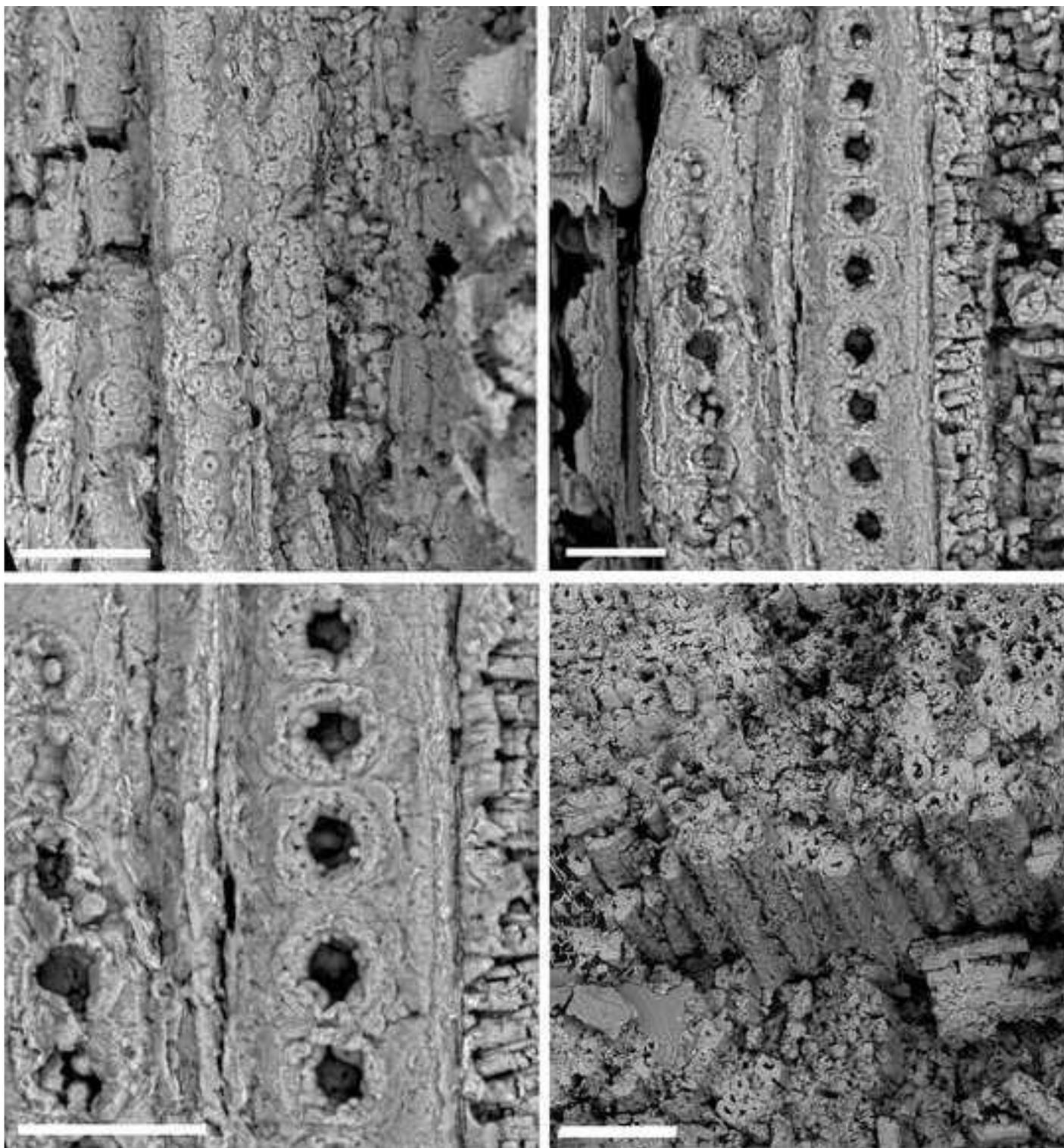
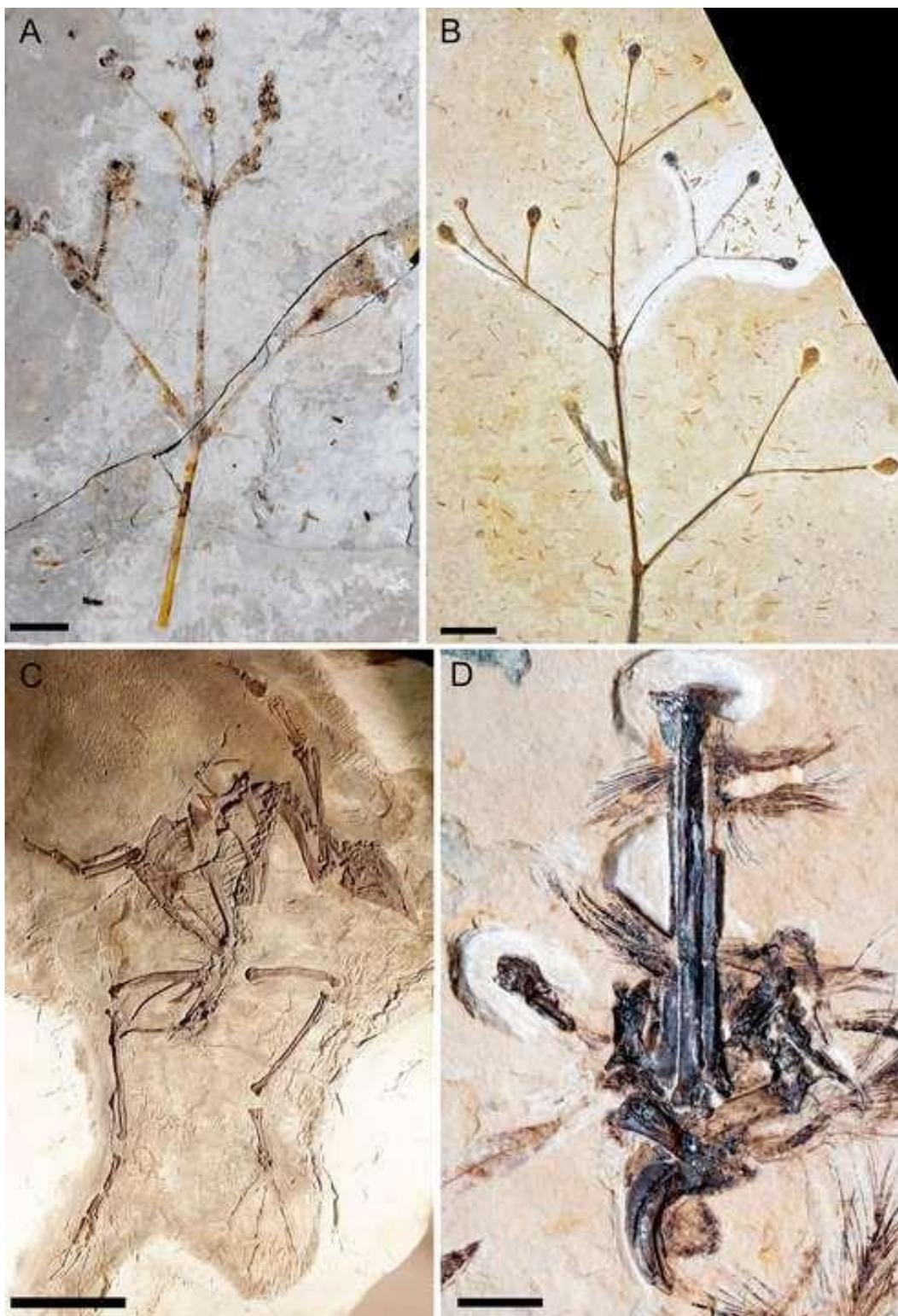


Figure 7
access/download;Figure;Figure 7.tif

[Click here to](#)



Conflict of Interest

Declaration of competing interest

There is no conflict of interest.