

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

ELANE SOARES ARAÚJO

DESCRIÇÃO E REVISÃO DE COLEÓPTEROS (CURCULIONOIDEA) DA FORMAÇÃO CRATO, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL

CRATO/CE

ELANE SOARES ARAÚJO

DESCRIÇÃO E REVISÃO DE COLEÓPTEROS (CURCULIONOIDEA) DA FORMAÇÃO CRATO, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, da Universidade Regional do Cariri-URCA, como exigência para obtenção do grau de Mestre, na linha de pesquisa em Taxonomia, Sistemática e Evolução da Diversidade.

Orientadora: Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima Coorientadora: Dra. Arianny Pimentel Storari

CRATO/CE

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

Araújo, Elane Soares

A663dd DESCRIÇÃO E REVISÃO DE COLEÓPTEROS (CURCULIONOIDEA) DA FORMAÇÃO CRATO, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL / Elane Soares Araújo. Crato-CE, 2024.

68p. il.

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

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

Coorientador(a): Prof. Dr. Arianny Pimentel Storari

1.Gorgulhos, 2.Fósseis, 3.Konservat-Lagerstätte; I.Título.

CDD: 577

ELANE SOARES ARAÚJO

DESCRIÇÃO E REVISÃO DE COLEÓPTEROS (CURCULIONOIDEA) DA FORMAÇÃO CRATO, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL. Defesa de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, da Universidade Regional do Cariri – URCA.

APROVADA EM: 31 / 10 / 24

BANCA EXAMINADORA

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

Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Arianny Pimentel Storari (Coorientadora)

Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (Membro Interno)

Universidade Regional do Cariri

Profa. Dra. Ludmila Alves Cadeira do Prado (Membro Externo)

Universidade Regional do Cariri

Dedico à memória da minha mãe, Maria Madalena. Embora sua passagem pela Terra tenha sido breve, deixou marcas profundas que jamais serão esquecidas.

AGRADECIMENTOS

A Deus pela força e coragem que me foram concedidas para não desistir.

À minha orientadora Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima por toda orientação científica e, principalmente, pelo acolhimento e palavras de incentivo que, em muitos momentos, foram o que me fizeram seguir em frente.

À minha coorientadora Dra. Arianny Pimentel Storari, por todo conhecimento compartilhado e pela constante disposição em me ajudar.

Aos colegas de laboratório Thatiany, Edilson, Artur pela parceria e recepção. A Gustavo, que foi incentivo para seguir nos estudos da paleoentomologia, sempre disposto a esclarecer minhas dúvidas e me auxiliar. A Eugênio, pela parceria nos trabalhos e estudos, principalmente pelo auxílio com sua meticulosidade no corte das rochas.

As minhas amigas de Pós, Ednalva e Aline, pelo consolo nos momentos difíceis e pela leveza nos momentos de descontração, a caminhada tornou-se mais fácil por tê-las ao meu lado.

À Profa. Dra. Naiara Cipriano, pelo processamento das imagens no MEV e por sempre me receber com gentileza e acolhimento.

Aos amigos professores Brena, Elinaldo e Erasmo, que me incentivaram, mostrando que eu era capaz, além de me fazer sentir inspiração para outras pessoas e apoio constante.

À minha amiga Bia Santos, por todo apoio e paciência, ajudando desde a edição de fotos até o conserto do computador que, por muitas vezes, se recusava a funcionar.

À minha família que tanto me encorajou e me acolheu nesse período, em especial às minhas irmãs Emili e Fernanda, meus padrinhos e meu pai.

Ao Laboratório de Paleontologia da URCA pela disposição de materiais e ambiente para realização da minha pesquisa, também ao Prof. Dr. Álamo Feitosa Saraiva e ao Prof. Dr Renan Bantim pelo acolhimento no laboratório.

Ao Laboratório de Tomografia Computadorizada da Universidade Federal de Pernambuco, pelo processamento das tomografias do material de estudo, bem como das imagens em 3D. Ao American Museum of Natural History e Staatlliches Museum für Naturkunde pela disponibilização das fotos dos espécimes depositados em seus acervos.

Ao Programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, pela oportunidade ofertada para ampliar meus conhecimentos e minha formação.

À secretária do Programa, Francy Brito de Abreu, pela disposição e gentileza em todos os momentos em que eu e meus colegas precisamos de auxílio ou esclarecimentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, que contribuiu financeiramente para o desenvolvimento da minha pesquisa.

"Em algum lugar, alguma coisa incrível está esperando para ser descoberta." Carl Sagan

RESUMO

Curculionoidea é uma superfamília da ordem Coleoptera, com abundante diversidade e quantidade de representantes. Conhecidos como gorgulhos, esses insetos possuem potencial econômico e ecológico. Apesar de serem consideradas pragas para a agricultura, seu hábito fitófago é de grande relevância para evolução das relações ecológicas desses besouros com os grupos vegetais. As famílias Nemonychidae, Belidae, Brentidae, Eccoptarthridae e Curculionidae são representantes do grupo com registros fósseis na Formação Crato, Bacia do Araripe. No presente estudo, foi realizada uma análise e descrição de novos espécimes de Curculionoidea da Formação Crato. Os fósseis foram preparados mecanicamente e submetidos à análise por microscopia eletrônica de varredura e microtomografia computadorizada, para investigação de microestruturas preservadas. As descrições foram realizadas a partir da comparação com espécies de Curculionoidea da Bacia do Araripe. As análises evidenciam quatro novos representantes do grupo: duas novas espécies de Nemonychidae, uma família mais primitiva, e duas novas espécies de Curculionidae, uma família mais recente. O presente trabalho contribui para ampliação dos estudos de Curculionoidea da Bacia do Araripe, além de destacar sua diversidade e importância ecológica.

Palavras-chave: Gorgulhos. Fósseis. Konservat-Lagerstätte.

ABSTRACT

Curculionoidea is a superfamily of Coleoptera, with abundant diversity and quantity of representatives. Known as weevils, these insects have economic and ecological potential. Although they are considered pests for agriculture, their phytophagous habit is of great relevance for the evolution of the ecological relationships of these beetles with plant groups. The families Nemonychidae, Belidae, Brentidae, Eccoptarthridae and Curculionidae are representatives of the group with fossil records in the Crato Formation, Araripe Basin. In the present study, an analysis and description of new specimens of Curculionoidea from the Crato Formation were performed. The fossils were mechanically prepared and subjected to analysis by scanning electron microscopy and computed microtomography, to investigate preserved microstructures. The descriptions were made from the comparison with species of Curculionoidea from the Araripe Basin. The analyses revealed four new representatives of the group: two new species of Nemonychidae, a more primitive family, and two new species of Curculionidae, a more recent family. This work contributes to the expansion of studies on Curculionoidea in the Araripe Basin, in addition to highlighting its diversity and ecological importance.

Keywords: Weevils. Fossils. Konservat-Lagerstätte.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 11: tomógrafo computadorizado de raio X (XT H 225 ST)34

LISTA DE TABELA

Tabela 1	. Espécies	formalmente	descritas	de	Curculionoidea	da	Formação	Crato,
Bacia do	Araripe							23

LISTA DE ABREVIAÇÕES E SIGLAS

Abreviações

ant	Antena
art	Artículos
cx1	coxa anterior
el	Élitro
esc	Escutelo
fl	Flagerômeros
fm1	fêmur anterior
fm2	fêmur médio
fm3	fêmur posterior
fnt	Fronte
md	Mandíbula
msp	Mesepímero
mst	Mesosterno
mtp	Metepímero
mtt	Metasterno
rt	Rostro
ol	Olho
prn	Pronoto
prt	Prosterno
scb	Escrobo
tb1	tíbia anterior
tb2	tíbia média
tct1	trocânter anterior
ts1	tarso anterior

Siglas institucionais

AMNH	American Museum of Natural History
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
LPU	Laboratório de Paleontologia da URCA
MN	Nacional Museu Nacional
SMNS	Staatlliches Museum für Naturkunde
UFPE	Universidade Federal do Pernambuco
URCA	Universidade Regional do Cariri

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO
2. OBJETIVOS
2.1 Objetivo geral17
2.2 Objetivos específicos17
3. REVISÃO DE LITERATURA
3.1 Contexto geológico18
3.2 Coleoptera
3.3 Gorgulhos Fósseis da Formação Crato20
3.4 Interação entre besouros e vegetais29
4. MATERIAIS E MÉTODOS
4.1 Material31
4.2 Métodos
4.2.1 Preparação mecânica32
4.2.2 Microscopia eletrônica de varredura33
4.2.3 Microtomografia computadorizada342
5. RESULTADOS
6. DISCUSSÃO
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS61
8. REFERÊNCIAS

1. INTRODUÇÃO

A Bacia do Araripe está localizada entre os estados do Piauí, Pernambuco e Ceará, sendo mundialmente reconhecida por apresentar um jazigo fossilífero Cretáceo considerado *Konservat-Lagerstätte* (Lima *et al.*, 2012). É constituída pelas formações Cariri, Brejo Santo, Missão Velha, Abaiara, Barbalha, Crato, Ipubi, Romualdo, Araripina e Exu (Arai; Assine, 2020). A Formação Crato, do Cretáceo Inferior, que faz parte do Grupo Santana, é a unidade mais complexa e estudada da Bacia do Araripe (Storari, 2020). Seus fósseis são geralmente bem preservados, incluindo importantes registros notáveis de tecidos moles (Saraiva *et al.*, 2021).

A Formação Crato é reconhecida mundialmente pelo seu potencial fossilífero, destacando-se pela diversidade e excelente preservação de insetos fósseis, incluindo registros da ordem megadiversa Coleoptera (Martins-Neto, 2006). No contexto mundial, Coleoptera é a ordem mais descrita de insetos para o Cretáceo Inferior, figurando como um dos grupos predominantes em outras unidades geológicas ricas em insetos fósseis (Moura-Junior et al., 2018). No entanto, apesar da Bacia do Araripe ser extremamente rica em insetos fósseis em geral, o mesmo não se aplica para representantes de Coleoptera. Existem treze espécies dessa ordem descritas para a Formação Crato. Isso representa uma riqueza comparativamente inferior ao contexto mundial de fósseis desta ordem, que somam cerca de 526 espécies descritas (Moura-Junior et al., 2018). Além do mais, as poucas descrições do grupo foram realizadas em sua maioria por pesquisadores estrangeiros, e a maior parte dos espécimes está atualmente depositada em coleções estrangeiras. É necessário ressaltar a riqueza fossilífera da Bacia do Araripe e desenvolver estudos mais abrangentes sobre Coleoptera, principalmente através de análise dos espécimes tombados nos acervos nacionais.

A abundância desse grupo está relacionada a capacidade de colonizar os mais diversos ambientes, exceto o mar aberto, e sua diversidade é resultado de um conjunto de adaptações e especializações ecológicas (Grimaldi; Engel, 2005; Legalov, 2020a). A grande diversidade de Coleoptera está associada a diversidade de angiospermas, com ambos os grupos apresentando datas de aparecimento e diversificação no período Cretáceo (Asar *et al.*, 2022). Além disso, evidências diretas já foram relatadas, como, por exemplo, no estudo de Bao *et al.* (2019), no qual os autores descrevem um besouro de âmbar birmanês (Cretáceo Superior) com peças

bucais especializadas na alimentação de pólen, além de grãos de pólen zoófilos associados ao mesmo espécime. Apesar de evidências como essa, no geral, os representantes de Coleoptera não são polinizadores especializados e são considerados bastante destrutivos em suas interações com flores, sendo poucas as angiospermas polinizadas pelo grupo. Apesar disso, existem diversos casos de oligofilia e monofilia entre besouros cantarófilos e algumas espécies de plantas. Por exemplo, espécies da família Curculionidae, são visitantes comuns de flores e inflorescências (Maia, 2006).

Por serem insetos fitófagos, esse grupo está intrinsecamente relacionado aos vegetais, alimentando-se de todas as partes das plantas, até mesmo de material vegetal em decomposição (Legalov, 2020b). Também apresentam a cabeça com anatomia alongada chamada rostro, considerada uma adaptação inovadora para o grupo, que permite explorar estruturas polínicas de gimnospermas e angiospermas (Oberprieler *et al.*, 2007).

Os Curculionoidea são importantes representantes da ordem Coleoptera e seus representantes mais antigos datam do Jurássico Médio da China e Jurássico Médio do Cazaquistão, mas as principais famílias só apareceram no Cretáceo (Legalov, 2020a). Dentre as descrições de Coleoptera para a Formação Crato, quase metade das espécies pertencem a Curculionoidea.

Durante o Cretáceo, houve um aumento notório na diversidade do grupo Curculionoidea (popularmente conhecidos como gorgulhos), em paralelo com a diversidade de angiospermas (Oberprieler *et al.*, 2007), da mesma forma que o grupo Coleoptera, de forma geral. O estudo de fósseis de gorgulho da Formação Crato pode, portanto, auxiliar no entendimento da associação desse grupo com angiospermas e outros grupos vegetais, elucidando uma possível relação na radiação de ambos os grupos com o estudo da evolução das espécies de gorgulhos presentes na Formação Crato, seja como seres fitófagos e/ou polinizadores diretos de gimnospermas e angiospermas.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Descrever a morfologia de novos espécimes de Curculionoidea para a Formação Crato, Bacia do Araripe, identificar novas estruturas para definição de novas espécies além de investigar e hipotetizar associações vegetais a partir dos novos táxons descritos.

2.2 Objetivos específicos

- Identificar e revisar taxonomicamente os fósseis de Curculionoidea depositados na coleção do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri;
- Investigar putativos vestígios de pólen preservados em representantes de Curculionoidea fossilizados através de análise microscópica de varredura;
- Investigar a fidelidade de preservação de microestruturas dos Curculionoidea da Formação Crato através de análise microscópica de varredura e microtomografia computadorizada;
- Examinar os tipos de relações de associação entre grupos vegetais e Curculionoidea atuais, para hipotetizar a ecologia e habitat dos gorgulhos fósseis da Bacia do Araripe.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 Contexto geológico

A Bacia do Araripe (Fig. 1) é a maior bacia sedimentar do interior do Nordeste do Brasil, destacando-se pela sua amplitude estratigráfica e por possuir o registro geológico mais completo (Assine, 2007; Fambrini, 2020; Fambrini, 2011; Paula Freitas; Borghi, 2011). Com cerca de 12.000 km², está situada entre os estados do Piauí, Pernambuco e Ceará, abrangendo toda a Chapada do Araripe e expandindo-se pelo Vale do Cariri (Fambrini, 2020; Saraiva *et al.*, 2007). É mundialmente reconhecida pelo seu registro fossilífero, com diversidade de fósseis da fauna e flora em excelente estado de preservação, incluindo peixes, insetos, crustáceos, aracnídeos, testudines, lagartos, dinossauros, pterossauros e vegetais (Barling *et al.*, 2014; Fambrini *et al.*, 2023; Lima *et al.*, 2012). Encontra-se implantada no Domínio de Zona Transversal da Província Borborema, entre as zonas de cisalhamento de Patos e Pernambuco (Assine, 2007; Fambrini, 2011). Sua formação está associada a fragmentação da Gondwana e a abertura do Atlântico Sul, com sedimentação paleozoica, pré-rift, rift e pós-rift (Assine *et al.*, 2014; Lúcio *et al.*, 2016).

O Grupo Santana corresponde a megassequência pós-rift I da Bacia do Araripe, constituído, da base para o topo, pelas Formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo, que cronoestratigraficamente pertencem ao Andar Alagoas (Aptiano Superior e Albiano Inferior), com afloramentos no sopé da Chapada do Araripe (Assine, 2007; Assine *et al.*, 2014).

A Formação Crato é formada por calcários laminados micríticos intercalados por argilitos, siltitos e arenitos (Cabral *et al.*, 2019). É conhecida mundialmente pela excepcional qualidade de preservação dos fósseis, principalmente pela exímia diversidade de insetos fósseis (Martill; Bechly, 2007). Além disso, sua idade, Aptiano Superior (Cretáceo Inferior), está correlacionada com a expansão das angiospermas e, consequentemente, com suas relações com os insetos, principalmente os polinizadores que contribuíram para sua evolução (Barling *et al.*, 2014)



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

3.2 Coleoptera

Coleoptera é a maior ordem de insetos viventes em termos de abundância e diversidade, com aproximadamente trezentos e cinquenta mil espécies descritas (Grimaldi; Engel, 2005). No entanto, esse número é apenas uma estimativa, visto que ainda existem espécies pouco estudadas (Bouchard *et al.*, 2009). Alguns fatores são considerados importantes para explicar a grande diversidade de besouros, como as asas anteriores esclerotizadas cobrindo as asas membranosas de voo e o abdômen, que também confere proteção contra predadores e estresse ambiental (Bouchard *et al.*, 2009).

A ordem Coleoptera é dividida em quatro subordens: Archostemata, Myxophaga, Adephaga e Polyphaga (Bouchard *et al.*, 2009). Polyphaga é a maior delas e está dividida em cinco séries e dezesseis superfamílias, dentre as quais está a superfamília Curculionoidea, considerado um dos grupos de besouros mais diversos do mundo (Bouchard *et al.*, 2009; Lawrence; Newton, 1995). No catálogo publicado por Alonso-Zarazaga e Lyal (1999) são apresentadas vinte e uma famílias, fósseis e viventes: Nemonychidae; Anthribidae; †Eobelidae; Belidae; Eccoptarthridae; Oxycorinidae; †Obrienidae; †Ulyanidae; Rhynchitidae; Attelabidae; Ithyceridae; Brentidae; Eurhynchidae; Apionidae; Nanophyidae; Brachyceridae; Dryophthoridae; Erirhinidae; Raymondionymidae; Cryptolaryngidae; Curculionidae (Vanin; Ide, 2002). Dessas, cinco possuem registros na Formação Crato Nemonychidae, Belidae, Eccoptarthridae, Brentidae e Curculionidae.

3.3 Gorgulhos fósseis da Formação Crato

A família Nemonychidae tem os caracteres mais primitivos, portanto é o grupo mais basal dentre os gorgulhos, possuindo apenas 76 espécies viventes conhecidas, mas seu registro fossilífero é bastante rico com cerca de 60 espécies descritas para o Jurássico Superior e Cretáceo Inferior (Gratshev; Legalov, 2014; Oberprieler *et al.*, 2007). Esses insetos são predominantemente associados a coníferas, sendo que apenas dois gêneros viventes possuem associação com angiospermas. Presume-se que esta família mantém o estilo de vida ancestral dos gorgulhos. Os adultos alimentam-se principalmente de pólen e as fêmeas depositam seus ovos nos cones das coníferas, utilizando o rostro para depositar os ovos (Oberprieler *et al.*, 2007; McKenna *et al.*, 2009).

Belidae é outra pequena família de gorgulhos considerada também uma relíquia do grupo, com cerca de 365 espécies viventes descritas (Oberprieler *et al.*, 2007; Yu *et al.*, 2019). Há um estudo sobre datação molecular calibrada, realizada por McKenna *et al.* (2009) que afirma a origem de Belidae para o Jurássico Superior, porém existe o registro da espécie *Sinoeuglypheus daohugouensis* do Jurássico Médio, Formação Jioulangshan, nordeste da China (Yu *et al.*, 2019). As larvas dessa família se desenvolvem principalmente em caules de coníferas, mas também em angiospermas (Oberprieler *et al.*, 2007). Algumas subfamílias desenvolvem suas larvas em órgãos reprodutivos, tanto de gimnospermas como de angiospermas, usando seu rostro em conjunto com o labro e o clípeo como uma importante ferramenta para deposição dos ovos nos tecidos vegetais (Oberprieler *et al.*, 2007).

A família Brentidae é bastante diversa e cosmopolita, com aproximadamente 4.000 espécies descritas. É um grupo quase exclusivamente associado às angiospermas, sendo que apenas a subfamília Apioninae ocorre em coníferas. Esta família aparece no registro fóssil somente a partir do Cretáceo (Oberprieler *et al.*, 2007).

Com aproximadamente 51.000 espécies descritas, Curculionidae é uma família de magnitude maior que qualquer outra de gorgulhos, compreendendo 80% de todas as espécies do grupo. Os Curculionidae são cosmopolitas e se alimentam de todos os tipos de plantas, principalmente de angiospermas. Suas larvas possuem vida endófita, vivem dentro de todas as partes das plantas, sendo muitos de seus representantes referidos como gorgulhos de flores (Oberprieler *et al.*, 2007).

O principal caractere diagnóstico de Curculionidae que difere esta família das demais é a presença de uma antena geniculada, tem um pedicelo longo e forma de joelho, formando um ângulo de noventa graus entre o pedicelo e os flagerômeros (Fig. 2D, E). Nas demais famílias (Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Caridae, and Brentidae) são geralmente do tipo reta com o escapo curto, com clava solta ou alongada (Fig. 2A, B, C) (Marvaldi; Lanteri, 2005).



Figura 2. Tipos de antenas de Curculionoidea. (A) Reta com clava articulada. Escala 1 mm. (B) Reta com clava articulada. Escala 1 mm. (C) Reta com clava alongada formada pelos flagerômeros 10-11. Escala 0,5 mm. (D) Geniculada com clava compacta. Escala 1 mm. (E) Geniculada com clava truncadacônica. Escala 1 mm. Modificado de Marvaldi e Lanteri (2005).

As famílias Nemonychidae, Belidae, Brentidae e Curculionidae têm registros de espécies fósseis descritas da Formação Crato, sendo Nemonychidae: Cratomacer ephippiger Zherichin e Gratshev, 2004 (Fig. 3D, 5A-C); Cratomacer immersus Zherichin e Gratshev, 2004 (Fig. 3E, 4A-D); Cratonemonyx martinsnetoi Gratshev e Legalov, 2014 (Fig. 7); e Brasilnemonyx zherichini Legalov, 2009 (Fig. 3B, 6); Belidae: Davidibelus cearenses Zherichin e Gratshev, 2004 (Fig. 3g); Preclarusbelus vanini Santos et al., 2007; Brentidae: Axelrodiellus ruptus Zherichin e Gratshev, 2004 (Fig. 3C); Eccoptarthridae ?: Martinsnetoa dubia Zherichin e Gratshev, 2004 (Fig. 3F); Curculionidae: Arariperhinus monnei Santos et al., 2011 (Fig. 3A, 8). Dessas descrições, apenas os holótipos de Arariperhinus monnei (Santos et al., 2011) e Preclarusbelus vanini (Santos et al., 2007) encontram-se depositados em acervo nacional, no Museu Nacional do Rio de Janeiro. No entanto, devido ao incêndio ocorrido no ano de 2018 no Museu (Souza, 2021), a coleção de paleoinvertebrados está atualmente em processo de recuperação. Portanto, não se sabe se os holótipos foram recuperados, segundo Dr. Sandro Scheffler (comunicação pessoal, 30 de novembro de 2023). Os holótipos das demais espécies estão depositados no

American Museum of Natural History (Estados Unidos) e Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Alemanha).

Na tabela 1 estão as informações sobre os acervos em que as espécies de Curculionoidea da Formação Crato estão depositadas.

Tabela 1. Espécies formalmente descritas de Curculionoidea da Formação Crato, Bacia do Araripe.

Família	Táxon	Tombo	Autores	
	Cratomacer ephippiger	(AMNH 73630)	Zherikhin; Gratshev, 2004	
Nemonychidae	Cratomacer immersus	(AMNH 43313)	Zherikhin; Gratshev, 2004	
	Brasilnemonyx zherichini	(AMNH 43316)	Legalov, 2009	
	Cratonemonyx martinsnetoi	(SMNS 66553)	Gratshev; Legalov, 2014	
Belidae	Davidibelus cearensis	(AMNH 73628)	Zherikhin; Gratshev, 2004	
	Preclarusbelus vanini	(MN 7731-1)	Santos <i>et al.</i> , 2007	
Eccoptarthridae ?	Martinsnetoa dubia	(AMNH 43315)	Zherikhin; Gratshev, 2004	
Brentidae	Axelrodiellus ruptus	(AMNH 43312)	Zherikhin; Gratshev, 2004	
Curculionidae	Arariperhinus monnei	(MN 8199-1)	Santos <i>et al.</i> , 2011	



Figura 3: Desenhos esquemáticos de algumas das espécies de Curculionoidea da Formação Crato. (A) *Araripehinus monnei* (Curculionidae); (B) *Brasilnemonyx zherichini* (Nemonychidae); (C) *Axelrodiellus ruptus* (Brentidae); (D) *Cratomacer ephippiger* (Nemonychidae); (E) *Cratomacer immersus* (Nemonychidae); (F) *Martinsnetoa dubia* (Eccoptarthridae ?); (F) *Davidibelus cearensis* (Belidae). Escalas: 1 mm. Fonte: Santos *et al.*, 2011; Zherikhin e Gratshev, 2004.

Zherikhin e Gratshev (2004) conduziram um estudo com 14 besouros curculionídeos da coleção do American Museum of Natural History (AMNH), nos Estados Unidos. Nesse estudo, foram descritas novas espécies e gêneros das famílias Nemonychidae, Belidae, Brentidae e Eccoptarthridae? para a Formação Crato (Fig. 3). O curador do AMNH, foi contactado para disponibilização de fotos dos holótipos e parátipos descritos, porém alguns espécimes da coleção foram emprestados para pesquisadores russos. Os espécimes ainda depositados na coleção incluem três parátipos de *C. immersus* (Fig. 4A, B, C), o holótipo e dois parátipo de *C. ephippiger* (Fig. 5A, B, C, D) e o holótipo de *Brasilnemonyx zherichini* (Fig. 6).



Figura 4: *Cratomacer immersus*, Zherikhin e Gratshev, 2004. (A) Holótipo, AMNH 43313, vista dorsal geral. (B) Espécime AMNH 44150, parátipo, vista lateral geral. (B) Espécime AMNH 43311, parátipo, vista lateral geral. (D) Espécime AMNH 73631, parátipo, vista lateral geral. Escalas 1 mm. Fonte (Fig. 4A): Gratshev e Legalov, 2014.



Figura 5: *Cratomacer ephipiger*, Zherikhin e Gratshev, 2004. (A) Holótipo, AMNH 73630, vista lateral geral. (B) Espécime AMNH 73629, parátipo, vista dorsal lateral. (C) Espécime AMNH 43317, parátipo, vista lateral geral. Escalas 1 mm.



Figura 6: *Brasilnemonyx zherichini*, Legalov, 2009, holótipo, AMNH 43316, vista lateral geral. Escala 1 mm.

Gratshev e Legalov (2014) em uma revisão dos Nemonychidae do Cenozoico descreveram a espécie *Cratonemoxyx martinsnetoi*. No estudo não é disponibilizada foto do holótipo. O espécime SMNS 66553 (Fig. 7A, B, C) é mencionado como da mesma espécie. São evidenciadas as características diagnósticas como antenas inseridas próximo a base do rostro (Fig. 7B) e tarsos bilobados (Fig. 7C).



Figura 7: *Cratonemoxyx martinsnetoi,* Gratshev; Legalov, 2014, holótipo, SMNS 66553. (A) Vista ventral geral. (B) Detalhes da antena. (C) Detalhes dos tarsitos. Escalas 1 mm.



Figura 8: *Arariperhinus monnei* Santos *et al, 2011,* holótipo MN 8199-1, vista geral lateral. Escala 1 mm. Modificado de Santos *et al.*, 2011.

3.5 Interação entre besouros e vegetais

As evidências diretas de associação de besouros e plantas fósseis podem ser encontradas na preservação de pólen nas vísceras de insetos, como ocorre em Hypoperlida, uma ordem extinta, ou em coprólitos (Labandeira, 2007; Rasnitsyn; Krassilov, 1996). Essas evidências diretas não foram encontradas em besouros fósseis, porém existem dois registros de pólen anexado externamente em espécimes de Coleoptera. Em Angimordella burmitina (Mordellidae), um besouro preservado em âmbar birmanês (Cretáceo Superior), há o registro de grãos de pólen de angiospermas anexados externamente ao seu corpo (Bao et al., 2019). Existem também as evidências indiretas que podem indicar relação de polinização, como peças bucais e a forma do corpo, assim como a comparação com os representantes atuais do grupo, que são especializados na polinização de angiospermas (Bao et al., 2019). A polinização especializada por besouros em plantas do grado ANITA (Amborella, Nymphaeales, Illiciales, Trimeniaceae, Austrobaileyaceae) ocorre com menos frequência. Apenas três gêneros de Nymphaeaceae possuem besouros (Chrysomelidae e Scarabaeidae) como principais ou exclusivos polinizadores (Thien et al., 2009).

Os gorgulhos são geralmente apresentados como antagonistas das plantas, e por isso não são frequentemente reconhecidos como importantes polinizadores (Haran *et al.*, 2023). Existem os polinizadores de locais de criação, em que estabelecem uma relação mutualística entre a planta hospedeira e o inseto, na qual a planta fornece o local para acasalamento e desenvolvimento dos estágios larvais e, em troca, o inseto promove a polinização da mesma (Permana *et al.*, 2021). Apesar de três famílias de gorgulhos, com linhagens de polinizadores de locais de criação (Brentidae, Belidae e Curculionidae), possuírem uma diversidade maior do que as abelhas, estas últimas são mais conhecidas como importantes polinizadoras do que as famílias de gorgulhos (Haran *et al.*, 2023). Os primeiros gorgulhos apresentavam um rostro longo e fino, palpos labiais e maxilares longos, sugerindo que os gorgulhos ancestrais se alimentavam de pólen (Kuschel, 2003).

Estudos com experimentos de polinização realizados em cicadáceas sulafricanas (*Encephalartos friderici-guilielmi*) mostram que *Porthetes hispidus* (Curculionoidea) é um dos representantes polinizadores dessas plantas (Suinyuy *et al.*, 2009). Em outro estudo envolvendo também cicadáceas sul-africanas, foram observados representantes de gorgulhos (Anthribidae e Curculionidae) como visitantes nos cones, mas estes não foram classificados como polinizadores (Proches; Johnson, 2009). Os Derelomini, pertencem ao grupo de polinizadores de local de criação, também são conhecidos como "besouros da flor de palmeira", foram relatados como polinizadores de mais de vinte e três gêneros de palmeiras (Haran *et al.*, 2022). Estudos apontam a importância de *Elaeidobius kamerunicus* (Curculionidae) como polinizador da palmeira de óleo *Elaeis guineensis* (Araceae). Famílias de magnoliídeos têm algumas famílias de besouros como polinizadores especialistas e têm maior chance de serem dominadas pelos Curculionidae (Thien *et al.*, 2009).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Material

Foram utilizados para estudo quatro espécimes LPU 1495 (Figs. 12, 13, 14), LPU 4648 (Figs. 15, 16, 17), LPU 1897 (Figs. 18 e 19) e LPU 1899 (Figs. 20, 21, 22 e 23) de curculionídeos, depositados no Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (LPU), Crato-CE. Foi realizada uma visita à coleção científica ao Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens, em Santana do Cariri-CE, porém não foram encontrados exemplares de Curculionoidea em seu acervo. Os holótipos de *Araripehinus monnei* e *Preclarusbelus vanini* não puderam ser utilizados para análise, pois a coleção de Paleoinvertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional, localizado no Rio de Janeiro-RJ, está passando por um processo de recuperação de seu acervo, devido ao incêndio ocorrido. Também não foi possível acessar a imagem da espécie *Preclarusbelus vanini*.

4.2 Métodos

4.2.1 Preparação mecânica

Para a visualização morfológica dos espécimes, foi necessária a realização da preparação mecânica dos espécimes estudados aqui, pois estavam cobertos de sedimento, impedindo a visualização de algumas estruturas. Para isso, foi utilizado uma lupa binocular para visualização dos espécimes, além de agulhas adaptadas para preparação de insetos fósseis, alternando o tamanho da agulha de acordo com a necessidade e dificuldade encontrada. Foram utilizadas agulhas de costura adaptadas para preparação de insetos fósseis, assim como um inalador compressor e uma seringa de insulina com diâmetro de 13 mm. Este último possibilitou a remoção do

sedimento de partes bastante frágeis, utilizando-se apenas compressão do ar. Essa técnica foi escolhida devido ao menor risco de comprometimento dos fósseis. Não foi utilizado resina acrílica paralóide nos espécimes, a fim de preservar a qualidade das imagens, principalmente no Microscópio Eletrônico de Varredura. As imagens do material deste trabalho foram feitas a partir da utilização de uma câmera Nikon, Microscopia Eletrônica de Varredura e Microtomografia Computadorizada. As medições foram realizadas com a utilização do programa Image J e todas as figuras foram preparadas com o Adobe Photoshop 2021.



Figura 9: Materiais utilizados para preparação mecânica dos fósseis.

4.2.2 Microscopia Eletrônica de Varredura

As imagens de microscopia eletrônica de varredura foram obtidas em um microscópio SU3500 (Hitachi, Tóquio, Japão) pertence a Universidade Regional do

Cariri (URCA) (Fig. 10), adquirido com apoio da Financiadora de Estudos e Projetos (Finep). Os fósseis foram fixados em stubs de alumínio com fita de carbono. As imagens dos fósseis foram adquiridas em baixo vácuo, com uma pressão na câmara do microscópio de 100 Pa, utilizando um detector de elétrons retroespalhados (BSE-3D) e uma tensão de aceleração do feixe de elétrons de 20 kV.



Figura 10: Microscópio Eletrônico de Varredura SU3500 (Hitachi, Tóquio, Japão) utilizado para obtenção das imagens deste estudo. Fonte: URCA.

4.2.3 Microtomografia Computadorizada

Os espécimes foram submetidos à análise por microtomografia computadorizada no Laboratório de Tomografia Computadorizada da Universidade Federal do Pernambuco, Departamento de Energia Nuclear em um tomógrafo computadorizado de raio X (XT H 225 ST) (Fig. 11). Para análise foi necessário diminuir a largura da rocha matriz de todas as amostras, utilizando um motor de corte. As imagens foram digitalizadas utilizando os mesmos parâmetros: resolução 25, magnificação 6x, diferença de potencial 125 kV. Foram utilizados para processamento das imagens os softwares Inspect-X (aquisição de imagem), CT Pro 3D (reconstrução), VGSTUDIO MAX (processamento).



Figura 11: tomógrafo computadorizado de raio X (XT H 225 ST).

5. RESULTADOS

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Ordem Coleoptera Linnaeus, 1758

Subordem Polyphaga Emery, 1886

Superfamília Curculionoidea Latreille, 1802

Família Nemonychidae Bedel, 1882

? Subfamília Eobelinae Arnoldi, 1977

Gênero Cratomacer Zherikhin & Gratshev, 2004

Espécime: LPU 1495 (Figs. 12, 13 e 14).

Localidade: Ceará, Nordeste do Brasil.

Idade e horizonte: Aptiano, Cretáceo Inferior, Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Diagnose: Corpo de tamanho menor, variando com 3,1 mm, olhos fortemente convexos, fronte fortemente convexa, rostro quase cilíndrico na base, élitros arredondados apicalmente, não possui pronoto em forma de sela, corpo curto com olhos grandes e pronoto com carena lateral marcada fracamente.

Generalidades: Besouro pequeno de 3,1 mm de comprimento sem o rostro, fortemente esclerotizado e parcialmente completo (Figs. 12 e 13). Preservado em

posição lateral, lado esquerdo. Antena esquerda ausente. Primeira e segunda perna esquerda ausentes; tíbia e os tarsos da terceira perna esquerda estão cobertos por sedimento. Presumivelmente um macho.



Figura 12: LPU 4648 (Nemonychidae). Besouro completo em vista lateral dorsal. Escala 1 mm.

Descrição: *Cabeça.* Rostro suavemente curvado, mesmo comprimento que o pronoto, seis vezes mais longo do que largo, em vista lateral tem a mesma largura do ápice à base e mesma largura da tíbia dianteira (Fig. 14D). Mandíbulas (Figs. 13C, 14D) localizadas próximo ao ápice do rostro, de tamanho reduzido, com dois dentes. Apenas uma parte da mandíbula esquerda visível. Possui um sulco que marca a inserção da antena, localizada 0,4 mm do ápice e apenas 0,1 mm distante apicalmente do meio do rostro (Figs. 13A, B). Antena direita estendendo-se até a metade do pronoto (Fig. 13A, B, E). O escapo encontra-se coberto pelo rostro, a parte apical do primeiro flagelômero é 0,01 mm mais larga que a parte basal do segundo. Todos os flagelômeros são mais alargados apicalmente (Fig. 13B). Os flagelômeros 2–4 não estão completamente preservados, mas são, provavelmente, da mesma largura e comprimento, com base na impressão deixada no sedimento. O quinto flagelômero é um pouco mais largo e com o mesmo comprimento que o quarto. O sexto flagelômero

é mais comprido e tem a mesma largura que o quinto. O sétimo flagelômero tem a mesma largura e é mais curto que o sexto. Clava com os três artículos em formato ovalado, tão comprida quanto os quatro últimos flagelômeros juntos. Os três artículos da clava são da mesma largura e tamanho, estando os dois últimos incompletos (Fig. 13B). Flagerômeros com perfurações das sensilas preservadas (Fig. 13D). A cabeça é mais longa do que larga. Com aspecto granulado, assim como o pronoto. A fronte (Fig. 13A) é provavelmente estreita. Os olhos são convexos e redondos, o olho esquerdo não foi preservado, mas com análise das fotos com microtomografia foi possível ver o olho direito (Figs. 13A, B, 14A, B, C).

Tórax. Pronoto mais largo do que comprido (Fig. 13A). A margem anterior é da largura da cabeça e a posterior é mais larga que a anterior, com carenas marcadas fracamente nas margens laterais, anterior e posterior. Bastante granulado, apresentando as margens laterais arredondadas e convexas. Escutelo danificado, mas aparentemente retangular. O élitro é mais longo que o pronoto (Fig. 13A). A base do élitro é mais larga, um pouco arredondada na margem lateral, com a mesma largura até o terceiro ventrito, a partir do quarto ventrito é mais estreito com o ápice arredondado. Estrias elitrais 1–4 são curvadas para fora da sutura, as perfurações das estrias 1–8 possuem o mesmo comprimento e espaçamento entre si, as perfurações das estrias 9-10 são mais profundas e largas que as demais (Fig. 13A).

Pernas. As coxas e trocânteres (Fig. 13A, E) do primeiro e segundo par de pernas esquerdas estão desarticulados dos fêmures, que não foram preservados. Os fêmures são arredondados, um pouco granulados e puncionados. O fêmur anterior atinge até um terço do rostro. O fêmur posterior atinge o ápice do esternito anal. As tíbias e os tarsos não podem ser visualizados, pois não foram preservados.

Abdome. Metasterno levemente granulado, com granulações menos marcantes em relação ao pronoto (Fig. 13A). O primeiro ventrito é 1,25 vezes mais comprido que o segundo, o terceiro é do mesmo comprimento do segundo. O quarto é 1,05 vezes menor que o segundo e terceiro e o quinto é 0,02 vezes menor que o quarto.

Observações: O espécime pertence à superfamília Curculionoidea, pois possui a cabeça prolongada formando um rostro, mandíbulas reduzidas e procoxas globulares (Fig. 13E) (Marvaldi; Lanteri, 2005). Foi alocado em Nemonychidae, pois possui rostro subcilíndrico, delgado e curvado formando um ângulo obtuso em relação a cabeça,

não mais curto que que o pronoto; inserção das antenas quase na metade do comprimento do rostro atrás das cavidades mandibulares, do tipo reta e com clava frouxamente articulada, clava distinta, solta, com três articulações (Fig. 13A, B); olhos grandes, redondos e em posição anterolateral, corpo pequeno a médio (0,7 - 10,2 mm) (Gratshev; Legalov, 2014); pronoto com margens laterais arredondadas, élitros na bases ligeiramente mais larga que a base do pronoto, amplamente arredondado no ápice, estrias elitrais distintas e regulares, fêmures com largura máxima no comprimento médio. O espécime possui características da subfamília Eobelinae como procoxas localizadas na parte basal do protórax (Fig. 13E) e pronoto com carena lateral (Gratshev; Legalov, 2014). Porém, os olhos no espécime LPU 1495 são convexos, enquanto em Eobelinae são fracamente convexos ou não convexos. Difere das outras subfamílias Cretonemonichynae, Paleocartinae e Rhynorhynchinae por possuir antena fixada submedialmente. Outras famílias não possuem carena lateral, sendo assim, a nova espécie é classificada como Eobelinae?

É alocado no gênero *Cratomacer*, pois possui fronte fortemente convexa, rostro quase cilíndrico na base, élitros suavizados posteriormente, corpo curto com olhos grandes e pronoto com carena lateral marcada fracamente (Zherikhin; Gratshev, 2004; Gratshev; Legalov, 2014). Difere de *C. immersus* por ter o corpo menor (3,1 mm), variando de 3,8 a 4,3 mm em *C. immersus* e olhos fortemente convexos (fracamente convexos em *C. immersus*) e não possui sulcos basais no rostro. Não pertence a espécie *C. ephipigger* por não possuir pronoto em forma de sela (Zherikhin; Gratshev, 2004). Assim, sugerimos uma nova espécie para o gênero *Cratomacer*.



Figura 13: LPU 1495 (Nemonychidae). (A) Corpo inteiro em vista lateral esquerda. (B) Detalhes da antena, olho e inserção da antena. (C) Detalhes da mandíbula. (D) Detalhes das inserções das sensilas no flagerômero 5. (E) Detalhes da coxa anterior esquerda. Abreviações: Cabeça: mandíbula *md*, inserção antenal *ia*, rostro *rt*, olho *ol*, fronte *fnt*, antena *ant*; flagerômeros 1-7 *fl*, artículos 1-3 *art*; Tórax: pronoto *prn*, escutelo *esc*, élitro *el*; Pernas: coxa anterior *cx1*, trocânter anterior *tct1*, fêmur anterior *fm1*, tíbia anterior *tb1*; Abdômen: metasterno *mt*, ventritos I-V. Imagens obtidas por microscopia eletrônica de varredura (MEV). Parâmetros: (A) MAG 18x, DT 7 mm, escala 1 mm; (B) MAG 100x, DT 7 mm, escala 200 μm; (C) MAG 350x, DT 7 mm, escala 100 μm; (D) MAG 1000x, DT 7 mm, escala 50 μm; (E) MAG 70x, DT 7 mm, escala 500 μm.



Figura 14: LPU 1495 (Curculionidae). (A) Corpo inteiro em vista lateral esquerda. (B) Corpo inteiro em vista lateral direita. (C) Detalhes do olho direito, vista ventral do rostro, pronoto e fêmur anterior e médio. (D) Detalhes do ápice do rostro. Imagens obtidas por microtomografia de raio X (Micro-CT). Escala 1 mm.

Espécime: LPU 4648 (Figs. 15, 16 e 17).

Localidade: Ceará, Nordeste do Brasil.

Idade e horizonte: Aptiano, Cretáceo Inferior, Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Diagnose: fronte ligeiramente convexa, rostro suavemente curvado, 4,5 vezes mais longo que largo, 1 vez mais longo que o pronoto, quase cilíndrico na base e mais estreito em direção ao ápice. Élitros quase retangulares (em vista lateral).

Generalidades: Besouro pequeno com 3,6 mm de comprimento sem o rostro, fortemente esclerotizado e parcialmente incompleto (Figs. 15, 16 e 17). Rostro, cabeça e pronoto preservados em posição lateral, lado direito, élitro preservado em posição dorsal. Primeira perna direita parcialmente completa, segunda perna direita ausente e a terceira perna direita parcialmente coberta por sedimento.



Figura 15: LPU 4648 (Nemonychidae). Besouro completo em vista lateral dorsal. Escala 1 mm.

Descrição: *Cabeça*. O rostro é suavemente curvado, 4,5 vezes mais longo que largo, 1,0 mais longo que o pronoto, quase cilíndrico na base e mais estreito em direção ao ápice (Fig. 16A, B). Possui uma protuberância que marca a inserção da antena, localizada a 0,4 mm do ápice e 0,14 mm distante apicalmente do meio do rostro (Fig. 17A, B). Das antenas, apenas um fragmento da antena foi preservado, provavelmente os três últimos artículos (Fig. 17C). O primeiro artículo visível, tem 0,1 mm de comprimento, é mais largo no ápice, o segundo tem o mesmo comprimento, com um formato mais arredondado, o terceiro tem o mesmo formato do segundo, mas 0,5 vezes menor (Fig. 17A, B, C). Os olhos não foram preservados (Fig. 17A, B).

Tórax. O pronoto é 0,3 mm mais largo que o comprimento, a margem anterior tem a mesma largura da cabeça, a margem posterior é o dobro de largura da margem anterior, possui margens laterais retas e bastante granulado com perfurações

redondas (Fig. 17A, B). O escutelo está parcialmente coberto, mas aparentemente retangular. O élitro é 2,5 vezes mais longo e 0,6 mais largo que o pronoto, um pouco mais alargado da base em direção aos ombros, quase paralelo até o terço apical e arredondado no ápice, quase retangulares (Fig. 17A). O prosterno possui pontuações grosseiras (Fig. 17A, B). As estrias elitrais não estão totalmente visíveis, uma parte está danificada e outras cobertas por sedimento (Fig. 17A). Estrias 1–4 são curvadas para fora da sutura, as estrias 5–10 não foram preservadas, as perfurações visíveis são arredondadas e possuem o mesmo diâmetro.

Pernas. Apenas os fêmures anterior e posterior das pernas direitas estão visíveis (Fig. 17A), o fêmur posterior é 0,6 vezes mais longo que o fêmur anterior e possuem a mesma largura média. Ficaram as marcas da tíbia e tarso dianteiros, o tarso tem metade do comprimento da tíbia. Os tarsômeros não estão bem preservados, porém verifica-se que são mais estreitos que a tíbia.

Observações: O espécime pertence à superfamília Curculionoidea pois possui a cabeça prolongada formando um rostro e mandíbulas reduzidas (Marvaldi; Lanteri, 2005). Foi alocado em Nemonychidae, por apresentar rostro subcilíndrico e curvado formando um ângulo obtuso em relação à cabeça; inserção das antenas quase na metade do comprimento do rostro e corpo pequeno (0,7 - 10,2 mm) (Gratshev; Legalov, 2014). É classificado na subfamília Eobelinae com ressalvas, os olhos do espécime não foram preservados (Gratshev; Legalov, 2014). É alocada em Eobelinae por possuir as procoxas localizadas próximo à margem basal do protórax e antenas inseridas submedialmente, diferentemente das outras subfamílias, porém, os olhos do espécime não foram preservados para análise (Figs. 16A, B, 16A, B) (Gratshev; Legalov, 2014). Não pertence a Rhinorhynchinae e Idiomacerinae pela posição medial da inserção da antena, o espécime possui estrias elitrais diferentes de Idiomacerinae e Nemonychinae. Sendo assim a espécie, no momento, é classificada na subfamília Eobelinae.

Comparando com as tribos de Eobelinae, a subfamília pode pertencer a tribo Oxycorinoidini pois possui rostro e corpo pequeno (2,1 - 7,1 mm), o que difere das tribos Eobelini e Probelini. Difere da tribo Karataucarini por possuir tarsômeros não dilatados, mais estreitos que as tíbias. Apesar de possuir fronte ligeiramente convexa, élitros quase retangulares em vista lateral, o espécime LPU 4648 não possui o rostro dilatado na base como no gênero *Oxycorynoides* e *Khetoxycorynoides*. Difere-se dos gêneros de *Cratomacer* e *Microprobelus* por possuir os élitros quase retangulares. Portanto, sugerimos um novo gênero e uma nova espécie para a tribo Oxycorinoidini.



Figura 16: LPU 4648 (Nemonychidae). (A) Corpo inteiro em vista lateral direita. (B) Corpo inteiro em vista lateral esquerda (parte coberta por rocha). Imagens obtidas por microtomografia de raio X (Micro-CT). Escala: 1 mm.



Figura 17: LPU 4648 (Nemonychidae). (A) Corpo inteiro em vista lateral dorsal direita. B) Detalhes da cabeça, rostro, perna anterior e antena. (C) Detalhes dos artículos da antena. Abreviações: artículos 1-*art*. Abreviações: Cabeça: inserção antenal *ia*, rostro *rt*, fronte *fnt*, antena *ant*; Tórax: pronoto *prn*, élitro *el*, prosterno *prt*; Pernas: coxa anterior *cx1*, fêmur anterior *fm1*, tíbia anterior *tb1*, tarso anterior *ts1*, fêmur posterior *fm3*. Imagens obtidas por microscopia eletrônica de varredura (MEV). Parâmetros: (A) MAG 23x, DT 16 mm, escala 1 mm; (B) MAG 50x, DT 11 mm, escala 1 mm; (C) MAG 120x, DT 11 mm, escala 400 µm.

Família **Curculionidae** Latreille, 1802 Subfamília **Conoderinae** Schoenherr, 1833 Supertribo **Conoderitae** Schoenherr, 1833 Tribo *incertae sedis*

Diagnose: Olhos grandes, bastante convexos, e alongados subcontíguos com fronte estreita no tamanho do corpo, as medidas de comprimento da metade dos olhos ao ápice do élitro são 5,83 mm, o comprimento do ápice do rostro a margem anterior dos olhos é 1,85 mm, não possui tubérculos nas margens internas dos olhos. Cabeça pequena, escapo antenal longo, com comprimento além da margem do olho, antena inserida próximo a base do rostro.

Espécime: LPU 1897 (Figs. 18, 19).

Localidade: Ceará, Nordeste do Brasil.

Idade e horizonte: Aptiano, Cretáceo Inferior, Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Generalidades: Besouro pequeno, medindo 5,83 mm de comprimento, sem o rostro, fortemente esclerotizado (Figs. 18, 19). Preservado em posição dorsal. Antenas e as pernas dianteiras e do meio incompletas e pernas traseiras não preservadas. Élitro quase completamente danificado e mal preservado.



Figura 18: LPU 1897 (Curculionidae). Besouro completo em vista dorsal. Escala 2 mm.

Descrição: *Cabeça*. Rostro em posição reta em vista dorsal, base um pouco mais larga que o ápice. Antena inserida próximo à base, distante basalmente 0,5 mm do meio do rostro e 0,4 mm distante da base (Fig. 19A, C). Antena apenas com o escapo direito preservado, com 1 mm de comprimento (Fig. 19C). Olhos subcontíguos (Fig. 19A).

Tórax. Pronoto bastante convexo lateralmente, mais largo do que longo. Margem posterior 0,5 vezes mais larga que a anterior. O escutelo está danificado. Os élitros são bastante compridos, 3 vezes mais longos que o pronoto e 1,2 vezes mais largos (Fig. 19A). Não foram bem preservados, mas as partes visíveis mostram que não estão totalmente em repouso, algumas perfurações pouco grosseiras, portanto não possuem estrias elitrais. Foram preservados um pouco abertos. A base é mais estreita que o ápice, com laterais arredondadas próximo ao ápice. Largura máxima a partir do ventrito I, a partir do ventrito IV mais estreita e arredondada até a base. Algumas venações da asa membranosa visíveis (Fig. 19B).

Abdome. Mesosterno e metasterno não podem ser visualizados devido à posição de preservação do espécime. As impressões dos ventritos estão visíveis devido à falta de preservação de parte dos élitros. Os ventritos I e V (Fig. 18A) apresentam o mesmo comprimento e são mais longos que os ventritos II e III. Último ventrito arredondado. Ventrito V coberto pelo élitro.

Observações: O gorgulho descrito pode ser considerado da família Curculionidae por possuir antena geniculada (Marvaldi; Lanteri, 2005). Apesar da preservação se limitar à impressão do corpo, o formato do pronoto evidencia que o corpo é bastante convexo lateralmente, uma característica comum em Curculionidae (Santos et al., 2011). Tem semelhança com Conoderinae por possuir olhos dorsalmente subcontíguos e grandes separados por uma fronte estreita (Legalov, 2018). Em Conoderinae as tíbias posteriores têm uncus bem desenvolvido, porém as tíbias não estão presentes no fóssil, portanto foi alocado em Conoderinae, mas com algumas ressalvas pois caracteres diagnósticos para a subfamília não estão visíveis. Foi alocado na supertribo Conoderitae por possuir olhos grandes e subcontíguos separados por uma fronte estreita. Não pode pertencer a outras supertribos por possuir olhos grandes. As características para determinar a tribo não podem ser observadas por causa da má preservação do espécime, como fêmures e tíbias, e por causa da posição dorsal de preservação que impediu a visualização das coxas e outros caracteres ventrais. Difere em alguns caracteres de Araripehinus monnei, o formato dos olhos (arredondados e pequenos em A. monnei), no tamanho do corpo, as medidas de comprimento da metade dos olhos ao ápice do élitro são 1,1 mm menor em LPU 1897, o comprimento do ápice do rostro a margem anterior dos olhos é maior 0,33 mm em LPU 1897, não possui tubérculos nas margens internas dos olhos. Portanto, é sugerido um novo gênero e nova espécie.



Figura 19: LPU 1897 (Curculionidae). (A) Corpo inteiro em vista dorsal. (B) Detalhes das venações das asas membranosas. (C) Detalhes do escapo da antena. Abreviações: Cabeça: inserção antenal *ia*, rostro *rt*, antena *ant*, fronte *fnt*, olho *ol*; Tórax: pronoto *prn*, élitro *el*. Pernas: fêmur anterior *fm1*, fêmur médio *fm2*, tíbia média *tb2*, posterior *fm3*. Imagens obtidas por microscopia eletrônica de varredura (MEV). Parâmetros: (A) MAG 23x, DT 19,2 mm, escala 2 mm; (B) MAG 23x, DT 20 mm, escala 2 mm; (C) MAG 100x, DT 15 mm, escala 500 μm.

Subfamília Curculioninae Latreille, 1802

Supertribo Anthonomini Thomson, 1859

Material tipo: Espécime LPU 1899 (Figs. 20, 21, 22, 23).

Localidade: Ceará, Nordeste do Brasil.

Idade e horizonte: Aptiano, Cretáceo Inferior, Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Diagnose: Olhos grandes e proeminentes, sem tubérculo interno na margem do olho. Olhos distantes do pronoto.

Generalidades: besouro pequeno, medindo 3,38 mm, sem o rostro, fortemente esclerotizado (Figs. 20, 21, 22, 23). Corpo quase totalmente preservado, em posição lateral esquerda, bastante convexo, densamente perfurado e achatado lateralmente provavelmente devido ao soterramento. Élitros em posição de repouso, antena apenas com a clava preservada. Pernas desarticuladas, apenas as coxas foram preservadas, impressão do fêmur e tíbia anterior, as impressões dos demais apêndices não podem ser identificados.



Figura 20: LPU 1899 (Curculionidae). Besouro completo em vista lateral. Escala 1 mm.

Descrição: *Cabeça*. O rostro é curvado e quase o mesmo comprimento da base ao ápice, alargando ligeiramente no ápice (Figs. 21B, 23B). Inserção da antena próximo ao meio do rostro apicalmente, 0,25 mm distante do ápice e 0,15 mm distante do meio. Apenas a clava da antena foi preservada. Escobro estendido na superfície lateral do rostro (Fig. 21B). Antena geniculada com clava compacta (Fig. 21B). Cápsula cefálica aparentemente esférica, fronte com largura da metade do tamanho do olho. Olhos grandes, redondos e convexos, posicionados mais próximos ao rostro (Fig. 23A). Não foram totalmente preservados, mas possuem a porção externa de omatídeos preservada Fig. 21C).

Tórax. Pronoto densamente perfurado, comprimento igual a largura, comprimento médio 1,2 vezes maior que o comprimento das laterais. O escutelo é pequeno, com formato de trapézio, com margem anterior mais curta que a posterior (Fig. 21A). Élitros 2,6 vezes mais compridos que o pronoto, 3,2 vezes mais compridos que largos. Margens laterais com formato ondulado, alargado da base aos ombros, formando uma

curva nas margens laterais afinando no comprimento médio (no comprimento do ventrito I), alargando novamente até o comprimento do final do ventrito II e afinando novamente com ápice em formato de triângulo. Estrias elitrais bem delimitadas, marcadas da base ao ápice do élitro, estrias 1-2 não estão visíveis pela posição de preservação do espécime, estrias 3-7 bem marcadas, o espaçamento entre as perfurações com o dobro do seu diâmetro, maior que as estrias 8-10 que possuem espaçamento igual seu diâmetro entre as perfurações. Intervalos com o triplo da largura das estrias.

Pernas. As coxas são globosas, o fêmur anterior atinge a margem anterior da cabeça, antes do rostro (Fig. 21A). As tíbias e os tarsos não podem ser analisados, assim como os fêmures médio e posterior, pois não foram preservados.

Abdome. Mesepímero não ascendente (não visível entre os ângulos basais do pronoto e élitros) e metepímero coberto pelos élitros (Fig. 22). Metasterno com perfurações mais densas e metepisterno finamente perfurados. Apenas ventritos I-II visíveis em vista lateral, ventrito I 1,2 vezes mais comprido que o ventrito II (Fig. 22). Pigídio coberto pelo ápice elitral.



Figura 21: LPU 1899 (Curculionidae). (A) Corpo inteiro em vista lateral. (B) Detalhes do escrobo (rostro) e da clava da antena. (C) Detalhes dos omatídeos dos olhos compostos. Abreviações: Cabeça: rostro *rt*, escrobo *scb*, antena *ant*, fronte *fnt*, olho *ol;* Tórax: pronoto *prn*, escutelo *esc*, élitro *el*. Pernas: fêmur anterior *fm1*, fêmur médio *fm2*, fêmur posterior *fm3*. Abdome: mesosterno *mst*, mesepímero *msp*, metasterno *mtt*, metepímero *mtp*. Imagens obtidas por microscopia eletrônica de varredura (MEV). Parâmetros: (A) MAG 30x, DT 11 mm, escala 1 mm; (B) MAG 65x, DT 8,5 mm, escala500 µm; (C) MAG 140x, DT 10,6 mm, escala 200 µm.



Figura 22: LPU 1899 (Curculionidae). Detalhes dos élitros, abdome e coxas. Imagens obtidas por microscopia eletrônica de varredura (MEV). Parâmetros: (A) MAG 30x, DT 11 mm, escala 1 mm.



Figura 23: LPU 1899 (Curculionidae). (A) Detalhes do lado oposto de preservação. (B) Detalhes do rostro e cápsula cefálica em vista anterior. Imagens obtidas por microtomografia de raio X (Micro-CT). Escala: 1 mm.

Observações: o espécime pertence à família Curculionidae por possuir o corpo fortemente convexo e antenas geniculadas com clava compacta (Marvaldi; Lanteri, 2005). Difere-se de Araripehinus monnei pois possui os olhos grandes e proeminentes, o tamanho do corpo (sem o rostro) é 2 vezes menor, não possui tubérculo na margem interna dos olhos (Santos et al., 2011). Difere do espécime LPU 1897 por possuir os olhos arredondados e posicionados próximo ao rostro e mais distante do pronoto (próximo a margem anterior do pronoto e alongados em LPU 1897), o tamanho do corpo é 1,72 vezes menor (sem o rostro). Pronoto bastante convexo e bem arredondado com margem anterior com metade do tamanho da margem posterior, embora apresentem mesma largura as margens laterais são mais retas. Pode ser alocado na subfamília Curculioninae por possuir os olhos arredondados e alocado na tribo Anthonomini por possuir olhos proeminentes e difere de outras tribos pelo conjunto de vários caracteres (olhos não proeminentes em Derelomini, rostro muito longo e fino em Curculionini e olhos latero-ventrais em Smicronychini) (Marvaldi; Lanteri, 2005). Difere do espécime LPU 1897 principalmente pelo tamanho do corpo, LPU 1899 1,7 vezes menor, a posição da inserção da antena e o formato dos olhos, são subcontíguos e alongados em LPU 1897. Sendo assim, é sugerido um novo gênero e nova espécie.

6. DISCUSSÃO

Atualmente, existem nove espécies de Curculionoidea descritas da Formação Crato, na Bacia do Araripe, distribuídas entre as famílias Nemonychidae, Belidae, Brentidae, Eccoptarthridae? e Curculionidae. As subfamílias representantes de Nemonychidae são Brenthorrhininae, Eobelinae e Paleocartinae, de Belidae são as subfamílias Pachyurinae e Belinae, de Brentidae a subfamília Eurhynchinae e de Curculionidae a subfamília Curculioninae. A espécie da família Eccoptarthridae não foi alocada em nenhuma subfamília. A maioria dessas espécies descritas não possuem fotos publicadas, apenas com desenhos esquemáticos, sem muitos detalhes, o que limita a realização de comparações para a descrição de novas espécies. Os novos registros de Nemonychidae são alocados nas subfamílias Eobelinae (LPU 1495 e LPU 4648), e da família Curculionidae são as subfamílias Conoderinae (LPU 1897) e Curculioninae (LPU 1899), sendo LPU1897 o primeiro registro da subfamília Conoderinae da Bacia do Araripe.

Inicialmente, as espécies *Cratomacer ephippiger* e *Cratomacer immersus* (Nemonychidae) foram descritas por Zherikhin e Gratshev (2005), alocadas na subfamília Rhinorhynchinae e na tribo Rhinorhynchini. No entanto, em um estudo posterior sobre a família Nemonychidae do Mesozóico, realizado por Gratshev e Legalov (2014), essas espécies foram redescritas e realocadas na subfamília Eobelinae e tribo Oxycorynoidini. A característica diagnóstica para essa mudança é a posição da inserção das antenas dessa subfamília. Nas chaves elaboradas no artigo de descrição de Gratshev e Legalov (2014), as antenas fixadas submedialmente são características de Eobelinae, como apresentado nas espécies de *Cratomacer*. Em Rhinorhynchinae, as antenas estão inseridas subapicalmente, o que não confere com *Cratomacer*.

Os espécimes LPU 1495 e LPU 4648 se assemelham com *C. ephippiger* e *C. immersus*, especialmente na posição de inserção submedial da antena. Porém o LPU 1495 não possui o caráter diagnóstico de *C. ephippiger*, que é o pronoto em forma de sela.

Brasilnemonyx zherichinni (Nemonychidae) é uma espécie descrita por Legalov (2009). O espécime AMNH nº 43316 foi analisado no mesmo artigo de descrição de Zherikhin e Gratshev (2005). No entanto, no referido artigo, o espécime é brevemente descrito como um possível representante de Belidae. Apesar de ser semelhante no tamanho do corpo com *Davidibelus cearensis* (Belidae), foi considerado um espécime indeterminado devido a características que não estavam presentes em *D. cearensis* e pela falta de uma melhor preservação. Legalov (2009) posteriormente descreveu esse espécime como Nemonychidae, subfamília Paleocartinae. O metatórax convexo é uma característica diagnóstica desse gênero.

Cratonemonyx martinsnetoi (Nemonychidae) Gratshev e Legalov, 2014, é a única espécie da subfamília Brenthorrhininae proveniente da Bacia do Araripe. A figura para análise do espécime mencionada no artigo de descrição está disponível em Martill e Bechly (2007). Gratshev e Legalov (2014) erroneamente mencionaram o número de tombo como ISEA nº 2013/1, quando na verdade trata-se do espécime SMNS 66553. A figura 5 do holótipo de *C. martinsnetoi* foi cedida por colaboradores.

As espécies Arariperhinus monnei (Curculionidae) e Preclarusbelus vanini (Belidae) foram mencionadas em McKenna *et al.* (2018) e José Ricardo M. Mermudes, coautor da descrição das espécies, durante o Encontro Internacional de Gorgulhos de 2016 (McKenna *et al.*, 2018). Durante o evento, Mermudes discutiu os estudos de gorgulhos da Bacia do Araripe e apresentou novas observações sobre as espécies. *A. monnei*, anteriormente interpretado como Curculioninae, agora pode ser considerado Brachycerinae, enquanto e *P. vanini*, antes classificado como Belidae, agora pode ser atribuído à família Nemonychidae (McKenna *et al.*, 2018). No entanto, não foram fornecidas informações sobre as observações realizadas para essa nova classificação.

Considerando que não é possível afirmar que os holótipos foram recuperados do incêndio ao Museu Nacional, não foi possível realizar novas análises dos espécimes para novas interpretações, apenas com as imagens disponíveis nos trabalhos de descrição

Os representantes de Curculionoidea são bastante importantes para história evolutiva de relação ecológica com as plantas, os curculionídeos mais basais evoluíram a partir da interação com proangiospermas e depois angiospermas durante o Cretáceo (Legalov, 2009). Os primeiros curculionídeos desenvolveram-se a partir da interação em coníferas (gimnospermas) como hospedeiras, e supõe-se que esse hábito de vida tenha evoluído para as angiospermas que se diversificaram e substituíram as coníferas (Oberprieler *et al.*, 2007; McKenna *et al.*, 2009).

O registro mais antigo de gorgulhos é Obrieniidae, uma família extinta, que aparece no Triássico Médio (Gratshev; Zherinkhin, 2003). Apesar de não ser o registro mais antigo, Nemonychidae é o grupo considerado mais primitivo, os primeiros registros fósseis aparecem no Jurássico Superior, Karatau, além de ter o registro antigo, apresentam caracteres que são plesiomórficos, como tamanho médio do rostro, antenas inseridas no meio, coxas médias abertas e corpo fracamente esclerotizado (Zherikhin; Gratshev, 2014). Essa família tem um importante registro fóssil do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior, com a maior parte sendo do Hemisfério Norte (Oberprieler *et al.*, 2007). A família Nemonychidae desaparece do registro fóssil a partir do Cretáceo Inferior (Gratshev; Zherinkhin, 2003).

Atualmente a fauna dos Nemonychidae viventes é encontrada no Hemisfério Sul e Norte, principalmente nas regiões temperadas e ocorrem também nos trópicos, com menos espécies (Oberprieler et al., 2007). Oberprieler (2007) afirma que são mais diversos nas regiões australianas e neotropicais. Apesar do número considerável de espécies na Austrália, a família que predomina com 89% dos representantes de curculionídeos é Curculionidae (Pullen et al., 2014). Esse grupo é principalmente associado a coníferas, com prevalência para as famílias Araucareaceae e Pinaceae (Oberprieler 2007). nemoníqueos et al., Os atuais se desenvolvem predominantemente em estruturas reprodutivas de coníferas e acredita-se que essa interação tenha sido herdada de seus ancestrais primitivos (MCKenna et al., 2009).

Curculionidae é o grupo mais recente dos curculionídeos e aparecem no registro fóssil a partir do Cretáceo Inferior, em paralelo com a diversificação das angiospermas (Oberprieler *et al.*, 2007). Esta família desenvolveu-se primeiro em monocotiledôneas e a sua diversificação aconteceu com a associação com dicotiledôneas (MCKenna *et al.*, 2009). Se alimentam de uma grande variedade de plantas, principalmente de angiospermas (Oberprieler *et al.*, 2007). Algumas Linhagens de Curculionidae, os Curculioninae, são conhecidas como "gorgulhos de flores", pois seus representantes visitam flores quando se alimentam ou ovipositam em brotos (Haran *et al.*, 2023). Três espécies de Conoderinae (Curculionidae) são polinizadoras de Orchidaceae (angiosperma) (Haran, *et al.*, 2023).

Curculioninae e Conoderinae (Curculionidae) estão agrupadas no clado CCCMS (Conoderinae, Cossoninae, Curculioninae, Molytinae, Scolytinae), os representantes deste grupo são considerados polinizadores de local de criação (MCKenna *et al.*, 2009). O espécime LPU 1897 é o primeiro registro da subfamília Conoderinae e o espécime LPU 1899 é um novo registro da tribo Anthonomini (Curculioninae) na Bacia do Araripe. A ocorrência dessas subfamílias pode estar relacionada a rica flora da Formação Crato.

Embora o registro da paleoflora da Bacia do Araripe seja dominado por coníferas, há registros de plantas com flores como *Endressinia brasiliana* (Formação Crato) (Lima *et al.*, 2012; Mohr; Bernardes de Oliveira, 2004). Os novos registros de Curculionoidea comprovam a diversidade do grupo na Bacia do Araripe, ampliando a quantidade de táxons para a Formação Crato. Sua diversidade pode ser relacionada a seus hábitos fitófagos, sustentada pelas associações mutualísticas entre os grupos vegetais, tanto gimnospermas como angiospermas da Formação Crato.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O registro de quatro novas espécies da Formação Crato evidencia a diversidade de Curculionoidea na Bacia do Araripe, consolidando este grupo como o mais abundante entre os Coleoptera nela. Esses novos representantes, aqui descritos, pertencem às mesmas famílias com registro na Bacia do Araripe, o que pode contribuir significativamente sobre o entendimento das relações das famílias e subfamílias no Cretáceo Inferior do Brasil, além de facilitar a comparação entre os gorgulhos ancestrais e os grupos atuais.

Com os novos registros, Nemonychidae e Curculionidae se tornam as duas famílias com mais registros na Formação Crato. Em vista disso, a fauna de gorgulhos do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe era dominada pela família mais primitiva e a mais recente. Podemos inferir que os Nemonychidae estavam estabelecidos e os Curculionidae estavam estabelecendo sua diversificação.

A presença de diversidade de curculionídeos na Formação Crato evidencia que no Cretáceo esse grupo estava em diversificação. Todas as espécies descritas do grupo fazem parte de coleções, portanto podemos supor que mais registros podem ser descobertos para estudo. Apesar da grande diversidade do grupo, não há muitos estudos de gorgulhos fósseis da Bacia do Araripe e a Formação Crato é a única unidade geológica com registro do grupo até o momento.

8. REFERÊNCIAS

ALONSO-ZARAZAGA, M. A.; LYAL, C. H. C. **A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera)**. Entomopraxis, 1999, 316 p.

ARAI, M.; ASSINE, M. L. Chronostratigraphic Constraints and Paleoenvironmental Interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) Based on Palynology. **Cretaceous Research**, 2020. 116. 13 p. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104610. Acesso em: 10 dez. 2020.

ASAR, Y.; HO, S. Y. W.; SAUQUET, H. Early Diversifications of Angiosperms and Their Insect Pollinators: were they unlinked?. **Trends in Plant Science**, v. 20. 13 p. 2022.

ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **B. Geoci. Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.

ASSINE, M. L. Sequências Deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **B. Geoci. Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 22, n. 1, p. 3-28, jan./jun. 2014.

BAO, T. *et al.* Pollination of Cretaceous flowers. PNAS, v. 116, p. 24707–24711, dec. 2019. Disponível em: https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1916186116.

BARLING, N. *et al.* High fidelity preservation of fossil insects from the Crato Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. **Cretaceous Research**, p. 1-18, 2014. Disponível em: http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2014.05.007.

BOUCHARD, P. *et al.* Biodiversity of Coleoptera. *In*: FOOTTIT, R. G; ADLER, P. H. (org). **Insect Biodiversity: science and society**. Wiley-Blackwell, 2009, cap. 11, p. 265-290.

CABRAL, *et al.* Microfacies and diagenetic evolution of the limestones of the upper part of the Crato Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 49, n. 1, 1 jan. 2019.

FAMBRINI, G. L. *et al.* Sedimentology and Stratigraphy of Silicified Fossil Trunks Bearing Missão Velha Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), Araripe Basin, Northeastern Brazil: paleoclimatic implications. **Cretaceous Research**, p. 1-5, 2014. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104624.

FAMBRINI, G. L. *et al.* Estratigrafia, Arquitetura Deposicional e Faciologia da Formação Missão Velha (Neojurássico-Eocretáceo) na Área-Tipo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: exemplo de sedimentação de estágio de início de rifte a clímax de rifte. **Geol. USP, Sér. cient**, São Paulo, v. 11, n. 2, p. 55-87, ago. 2011.

FAMBRINI, G. L. *et al.* Estratigrafia da Bacia do Araripe: estado da arte, revisão crítica e resultados novos. **Geol. USP, Sér. cient**., São Paulo, v. 20, n. 4, p. 16-212, 2020.

GRATSHEV, V. G.; LEGALOV, A. A. The Mesozoic Stage of Evolution of the Family Nemonychidae (Coleoptera, Curculionoidea). **Paleontological Journal**, v. 48, p. 851-944, 2014.

GRATSHEV, V. G.; ZHERIKHIN, V. V. The fossil record of weevils and related beetle families (Coleoptera, Curculionoidea). **Acta zoologica cracoviensia**, v. 46, p129-138, 2003.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. **Evolution of the insects**. 1. ed. New York: Cambridge University Press, 2005. 770 p.

HARAN, J.; KERGOAT, G.; MEDEIROS, B. A. S. Most Diverse, Most Neglected: weevils (Coleoptera: Curculionoidea) are ubiquitous specialized brood-site pollinators of tropical flora. **Peer Community Journal**, v. 3, p. 1-34, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.24072/pcjournal.279.

HARAN, J. *et al.* From monocots to dicots: host shifts in Afrotropical derelomine weevils shed light on the evolution of non-obligatory brood pollination mutualism. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 137, 15–30, 2022.

KUSCHEL, G. Nemonychidae, Belidae, Brentidae (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea). Fauna of New Zealand. **Manaaki Whenua Press**, n. 45, 100 p. 2003.

LABANDEIRA, C. C; KVACEK, J.; MOSTOVSKI, M. Pollination Drops, Pollen, and Insect Pollination of Mesozoic Gymnosperms. **Taxon**, v. 56, n. 3, p. 663-695, Aug. 2007.

LAWRENCE, J. F. NEWTON JR, A. F. **Families and subfamilies of Coleoptera** (with selected genera, notes, references and data on family-group names). Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, 1995, 142 p.

LEGALOV, A. A. Contribution to the Knowledge of the Mesozoic Curculionoidea (Coleoptera). **Amurian zoological journal**, v. 4, p. 283-295, 2009.

LEGALOV, A. A. Fossil History of Curculionoidea (Coleoptera) from the Paleogene. **Geosciences**, v. 10, n. 358, p. 1-52, 2020a. Disponível em: https://doi.org/10.3390/geosciences10090358.

LEGALOV, A. A. A Review of the Curculionoidea (Coleoptera) from European Eocene Ambers. **Geosciences**, v. *10*, n. 16, p. 1-77, 2020b. Disponível em: doi:10.3390/geosciences10010016.

LEGALOV, A. Ukrainian Journal of Ecology Ukrainian Journal of Ecology, v. 8, n. 4, p. 494–503, 2018.

LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da Paleoflora das Formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 22, p. 99-115, 2012. LUCIO *et al.* Grau de Maturação dos hidrocarbonetos dos Folhelhos Pirobetuminosos da Formação Ipubi, Bacia do Araripe: um estudo integrado de termogravimetria, cromatografia e espectroscopia na Região do infravermelho. **Estudos Geológicos**, v. 26, p. 81-97, 2016.

MAIA, A. C. D. **Coleópteros associados a flores e inflorescências de** *Annonaceae e Araceae na Região Atlântica em Pernambuco*. 2006. 59 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2006.

MARTILL, D. M. The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of North-East Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. **Cretaceous Research**, v. 28, p. 895-920, 2007. Disponível em: doi:10.1016/j.cretres.2007.01.002.

MARTILL, D. M.; BECHLY, G. Introduction to the Crato Formation. In: MARTIL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. **The Crato Fossil of Beds Brazil: window into an ancient word**. Cambridge University Press, 2007, cap. 1, p. 3-7.

MARTINS-NETO, R. G. Insetos Fósseis como Bioindicadores em Depósitos Sedimentares: um estudo de caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil). **Revista Brasileira de Zoociências**, v.8, p. 155-183, 2006.

MARVALDI, A. E.; LANTERI, A. A. Key to higher taxa of South American weevils based on adult characters (Coleoptera, Curculionoidea). **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 78, p. 65-87, 2005.

MCKENNA, D. D. *et al.* Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. **PNAS**, v. 106, n. 17, p. 7083–7088, 2009.

MCKENNA, D. D. *et al.* Morphological and Molecular Perspectives on the Phylogeny, Evolution, and Classification of Weevils (Coleoptera: Curculionoidea): Proceedings from the 2016 International Weevil Meeting. **Diversity**, v. 10, n. 64, p. 1-33, 2018.

MOHR, B.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. Endressinia brasiliana, a 69 Magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). International Journal of Plant Sciences, v. 165, p. 1121–1133, 2004.

MOURA-JUNIOR, D. A; SCHEFFLER, S. M. & FERNANDES, A. C. S. A Paleoentomofauna Brasileira: cenário atual. **Anuário do Instituto de Geociências-UFRJ**, Rio de Janeiro, v. 41, p. 142-166, 2018

OBERPRIELER, R. G.; MARVALDI, A. E.; ANDERSON, R. S. Weevils, weevils, weevils everywhere. **Zootaxa**, v. 1668, p. 491–520, 2007.

PAULA FREITAS, A. B. L; BORGHI, L. Estratigrafia de Alta Resolução do Intervalo Siliciclástico Aptiano da Bacia do Araripe. Geociências, São Paulo, UNESP, v. 30, n. 4, p. 529-543, 2011.

PERMANA, A. D. *et al.* Elaeidobius kamerunicus (Coleoptera: Curculionoidea): activity on oil palm flower in Central Kalimantan, Indonesia. **Pak. J. Biol. Sci.**, v. 24, p. 1209-1216, 2021.

PROCHES, S.; JOHNSON, S. D. Beetle Pollination of the Fruit-Acented Cones of the South African Cycad *Stangeria Eriopus*. **American Journal of Botany**, v. 96, p. 1722–1730, 2009.

PULLEN, K. R.; JENNINGS, D.; OBERPRIELER, R. G. Annotated catalogue of Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea). **Zootaxa**, v. 3896, n. 1, p. 1, 18 dez. 2014.

RASNITSYN, A. P.; KRASSILOV, V. A. First Find of Pollen Grains in the Gut of Permian Insects. **Paleontological Journal**, v. 30, n. 4, p. 484-490, 1996.

SANTOS, M. F. A. *et al.* A specimen of Curculioninae (Curculionidae, Coleoptera) from the Lower the Cretaceous, Araripe Basin.North-Eastern Brazil. **Paleontology**, v. 54. p. 807-814, 2011.

SANTOS, M. F. A.; MERMUDES, J. R. M.; FONSECA, V. M. M. Description of a new genus and species of Belinae (Belidae, Curculionoidea, Coleoptera) from the Santana Formation (Crato Member, Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Paleontology: Life Scenarios**, v. 1, p. 449–455, 2007

SARAIVA, A. A. F. *et al.* Concreções Calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, v. 17, p. 40-57, 2007.

SARAIVA, A. A. F. *et al.* Guia para trabalhos de campo em paleontologia na bacia do Araripe. 1. ed. Crato, CE, 2021, 378 p.

SOUZA, T. Incêndio no Museu Nacional, completa três anos; relembre. Correio Braziliense, 2021. Disponível em:

https://www.correiobraziliense.com.br/brasil/2021/09/4947344-incendio-no-museu-nacional-no-rio-de-janeiro-completa-tres-anos-relembre.html>. Acesso em: 06 de jun. de 2024.

STORARI, A. P. Systematic and Ecological aspects of fossil mayflies from the Crato Formation, Araripe Basin (Lower Cretaceous, Northeast Brazil). 2020. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade Federal do Espírito Santo, Espírito Santo, 2020.

SUINYUY, T. N.; DONALDSON, J. S.; JOHNSON, S. D. Insect pollination in the African Cycad *Encephalartos* Friderici-guilielmi Lehm. **South African Journal of Botany**, v. 75, p. 682–688, 2009.

THIEN, L. B. *et al.* Pollination Biology of Basal Angiosperms (Anita Grade). **American Journal of Botany**, v. 96, p. 166–182, 2009.

VANIN, S. A.; IDE, S.Classificação comentada de Coleoptera. **Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIBES**. v. 2. p. 193-205, 2002.Disponível em:<http://seaentomologia.org/PDF/M3M_PRIBES_2002/193_206_Vanin.pdf>

YU, Y. *et al.* The earliest fossil record of Belidae and its implications for the early evolution of Curculionoidea (Coleoptera). Journal of Systematic Palaeontology, v. 0, N. 0, p. 1–13, 2019. Disponível em: http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2019.1588401

ZHERIKHIN, V. V.; GRATSHEV, V. G. Fossil Curculionoid Beetles (Coleoptera, Curculionoidea) from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. **Paleontological Journal**, v. 38. p. 58-6, 2004.