



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**MARIA EDENILCE PEIXOTO BATISTA**

**PALEOFLORA DA BACIA DO ARARIPE (APTIANO/ALBIANO): NOVAS  
PERSPECTIVAS SOBRE A TAXONOMIA E PALEOECOLOGIA DE CONÍFERAS**

**FORTALEZA**

**2019**

MARIA EDENILCE PEIXOTO BATISTA

PALEOFLORA DA BACIA DO ARARIPE (APTIANO/ALBIANO): NOVAS  
PERSPECTIVAS SOBRE A TAXONOMIA E PALEOECOLOGIA DE CONÍFERAS

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria Iracema Bezerra  
Loiola

Coorientador: Prof. Dr. Artur Agostinho de  
Abreu e Sá

FORTALEZA

2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

B337p Batista, Maria Edenilce Peixoto.  
Paleoflora da Bacia do Araripe (Aptiano/Albiano): novas perspectivas sobre a taxonomia e paleoecologia de coníferas / Maria Edenilce Peixoto Batista. – 2019.  
177 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-graduação em Engenharia Civil, Fortaleza, 2019.

Orientação: Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra Loliola.

Coorientação: Prof. Dr. Artur Agostinho de Abreu e Sá.

1. Araucariaceae. 2. Cheirolepidiaceae. 3. Estresse ambiental. 4. Adaptação. I. Título.

CDD 600

---

MARIA EDENILCE PEIXOTO BATISTA

PALEOFLORA DA BACIA DO ARARIPE (APTIANO/ALBIANO): NOVAS  
PERSPECTIVAS SOBRE A TAXONOMIA E PALEOECOLOGIA DE CONÍFERAS

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Avaliado em: 15/03/2019

BANCA EXAMINADORA

---

Prof(a). Dr(a). Maria Iracema Bezerra Loiola (Orientadora)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Roberto Iannuzzi (Examinador)  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

---

Prof(a). Dr(a). Andrea Pereira Silveira (Examinadora)  
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

---

Prof(a). Dr(a). Arlete Aparecida Soares (Examinadora)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Luiz Drude de Lacerda (Examinador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Ceará e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela oportunidade de cursar o doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-CAPES e ao Programa de Doutorado Sanduiche no Exterior-PDSE, pela concessão da bolsa no país e no exterior.

À Funcap, pelo suporte e apoio ao programa de pós graduação ao qual pertencço.

À Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, por todo suporte durante o período no exterior.

À Unidade de Microscopia Eletrônica da UTAD e a Lis Fernandes, pelas análises em MEV em Portugal.

Ao Laboratório de Geologia da UTAD, especialmente a Tito e Márcio, pelo auxílio durante a confecção das lâminas.

À Central Analítica e seus técnicos, João e Marlos, pelo excelente atendimento durante as análises em MEV.

Ao Museu Geológico de Lisboa, pelo acesso à coleção paleobotânica.

Ao Museo Geominero de Madrid, Instituto Geologico e Minero de Madrid e a Eleuterio Baeza, pela oportunidade de fazer o curso de réplica de fósseis.

À minha orientadora, Iracema Loiola, pelos ensinamentos e pela confiança depositada.

Ao professor Artur Sá, por todo suporte durante o período no exterior.

Ao curador do Museu de Paleontologia Pácido Cidade Nuvens e coordenador do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, Álamo Saraiva, ao curador do Museu de Fósseis do DNPM, Crato, Artur Andrade, e ao coordenador do Laboratório de Paleontologia da UFC, Márcio Mendes, pela concessão das amostras para estudo.

Aos meus coautores, pelas contribuições significativas para o desenvolvimento da pesquisa: Lutz Kunzmann, Delmira Silva, Irineudo Bezerra, George Poinar, Álamo Saraiva, Artur Andrade, Arlete Soares, Alexandra Mastroberti, Ariel Martine, Cristiane Duarte e João Bezerra.

Aos membros das bancas de projeto, qualificação e defesa, pelas importantes considerações e sugestões para o melhoramento da tese: Roberta Zandavalli, Andrea Pereira, Roberto Ianuzzi, Arlete Soares, Drude de Lacerda, Marcelo Teles e Roberto Parentoni.

À professora Francista Araújo, pelas palavras de apoio e incentivo.

Aos colegas e amigos, pela força e companheirismo durante o doutorado: Soraya Macedo, Valéria Sampaio, Isis Lucena, Fernanda Melo, Francimeire Costa, Lucas Figueiredo, Luciana Cordeiro, Rayane Ribeiro, Roberta Miranda, Natanael Costa, Ana Paula Nogueira, Laura Hévila.

À minha família, especialmente à minha Mãe, Lanilse Batista, por todo o apoio durante o doutorado.

Especialmente, agradeço a Marcos Sales, por ter sido uma das pessoas que mais contribuiu para meu desenvolvimento acadêmico nos últimos anos. Seu companheirismo, ensinamentos e paciência, além das palavras de incentivo e sabedoria, motivaram cada passo dado e cada conquista durante o caminho percorrido.

## RESUMO

Com base no princípio do Uniformitarismo e a partir da análise de fósseis bem preservados, é possível compreender a funcionalidade de muitas características de plantas extintas e, conseqüentemente, sua importância para a evolução e diversificação deste grupo. Abre-se também uma janela para o entendimento de condições paleoambientais e paleoclimáticas, pois as plantas apresentam inúmeras adaptações aos seus respectivos habitats. As gimnospermas constituem um importante grupo utilizado para a interpretação de paleoclimas devido à sua abundância no registro fóssil. Dentre elas, destacam-se as famílias Araucariaceae e Cheirolepidiaceae (Coniferophyta), que tiveram ampla distribuição geográfica durante o Mesozoico e são os principais constituintes da paleoflora do Grupo Santana (Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe), especialmente das formações Crato e Romualdo, as quais foram depositadas sob condições estressantes, como aridez e salinidade. Apesar do grande número de espécimes coletados destas famílias e das possíveis repostas adaptativas exibidas por eles, estudos adicionais são necessários para a melhor apreciação da paleoecologia da paleoflora do Grupo Santana. Assim, este estudo objetivou contribuir com a taxonomia de coníferas desta unidade estratigráfica, bem como compreender quais caracteres morfológicos e anatômicos foram favoráveis ao sucesso adaptativo das famílias Cheirolepidiaceae e Araucariaceae nas condições prevalentes na Bacia do Araripe durante o Eocretáceo. A partir da análise detalhada de novos espécimes, foram descritas duas novas espécies da primeira família e uma da segunda. Elas apresentam diversificadas estratégias adaptativas às condições de aridez e/ou salinidade. Alguns caracteres já foram reportados para outras espécies locais, como folhas reduzidas, cutícula espessa e estômatos afundados. Por outro lado, outras são reportadas pela primeira vez para a Bacia do Araripe, como células mucilaginosas, hipoderme lignificada e traqueídes espessadas. Estas adaptações provavelmente minimizavam ou evitavam a perda de água, armazenavam em tempos de seca ou ajudavam na compensação do potencial osmótico em condições salinas. Além disso, um espécime excepcionalmente preservado apresentou evidências de interação com microorganismos do clado Oomicota, indicando que, como principais componentes florísticos, as coníferas assumiam diversificados papéis ecológicos dentro daquele paleoecossistema. Dessa forma, a paleoflora da Bacia do Araripe mostrou-se mais diversa do que se pensava e novas estratégias adaptativas foram reveladas, permitindo uma melhor compreensão das influências climáticas no nordeste brasileiro durante o Eocretáceo.

**Palavras-chave:** Araucariaceae. Cheirolepidiaceae. Estresse ambiental. Adaptação.

## ABSTRACT

Based on the Uniformitarian principle and through the analyses of well-preserved fossils it is possible to understand the function of many features of extinct plants and, hence, their importance for the evolution and diversification of this group. A window is also opened for understanding paleoenvironmental and paleoecological settings, as plants present several adaptations to their respective habitats. Gymnosperms are an important group used for interpreting paleoclimates due to its abundance in the fossil record. Among them, the families Araucariaceae and Cheirolepidiaceae (Coniferophyta) stand out, both of which had a widespread geographic distribution during the Mesozoic and are the main components of the paleoflora of the Santana Group (Lower Cretaceous, Araripe Basin), especially the Crato and Romualdo Formation, deposited under stressful conditions, like aridity and salinity. Despite the large number of collected specimens of those taxa and the possible adaptive responses exhibited by them, studies focusing on these issues are still required in order to better depict the paleoecology of the paleoflora of the Santana Group. Thus, this study aimed to contribute with the taxonomy of conifers from that stratigraphic unity, as well as to understand which morphological and anatomical characters were propitious for the adaptive success of Araucariaceae and Cheirolepidiaceae under the conditions that prevailed in the Araripe Basin during the Early Cretaceous. By the detailed analyses of new specimens, two new species of the former family and another one of the latter were described. They all present a varied set of responses to aridity and salinity. Some characters were already reported for other local species, such as reduced leaves, thick cuticle, and sunken stomata. On the other hand, other features are firstly reported here, like mucilaginous cells, lignified hypodermis, and thickened tracheids. These adaptations likely diminished or prevented the water loss, stored water during dry seasons, and/or helped to compensate the osmotic potential in saline settings. Furthermore, an exceptionally preserved specimen presented evidence of interaction with microorganisms of the clade Oomycota, indicating that conifers, as the main paleofloristic component, played several ecological roles within that palaeoecosystem. Thus, the paleoflora of the Santana Group was shown to be more diverse than previously thought and new adaptive strategies were revealed, enabling a better comprehension of climatic influence in Northeastern Brazil during the Early Cretaceous.

**Keywords:** Araucariaceae. Cheirolepidiaceae. Environmental stress. Adaptation.



## SUMÁRIO

|   |  |     |
|---|--|-----|
| 1 | INTRODUÇÃO .....   | 08  |
| 2 | MANUSCRITO I - <i>BRACHYPHYLLUM</i> (CONIFERALES) DA BACIA DO ARARIPE (CRETÁCEO INFERIOR, NE, BRASIL): REVISÃO E PERSPECTIVAS FUTURAS .....  | 13  |
| 3 | MANUSCRITO II - 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 .....                  | 35  |
| 4 | MANUSCRITO III - A NEW CHEIROLEPIDIACEOUS CONIFER <i>PSEUDOFRENELOPSIS SALESII</i> SP. NOV. FROM THE EARLY CRETACEOUS OF BRAZIL (ROMUALDO FORMATION, ARARIPE BASIN): PALEOECOLOGICAL AND TAPHONOMIC SIGNIFICANCE ..... | 66  |
| 5 | MANUSCRITO IV - A EVOLUÇÃO DAS ARAUCARIÁCEAS E CÉLULAS MUCILAGINOSAS DE ACORDO COM NOVAS EVIDÊNCIAS FÓSSEIS .....  | 96  |
| 6 | MANUSCRITO V - PERONOSPOROMYCETE EXCEPTIONALLY PRESERVED ON A NEW SPECIES OF <i>BRACHYPHYLLUM</i> .....  | 133 |
| 7 | CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS .....  | 159 |
|   | REFERÊNCIAS .....  | 166 |

## 1 INTRODUÇÃO

Adaptação é o conjunto de mudanças na constituição orgânica de um grupo de seres vivos no decorrer das gerações como consequência da ação do meio cambiante (COMBES, 1946; RIDLEY, 2006). Lamarck (1809) foi um dos primeiros naturalistas a levantar a adaptação como consequência da ação do meio ambiente. Embora tenha sido contestado em muitos aspectos de sua teoria, seu pensamento foi essencial para o desenvolvimento de teorias mais aceitas em anos posteriores, como a Teoria da Evolução por Seleção Natural (DARWIN, 1859). Segundo essa teoria, as populações de organismos mudam e se diversificam temporal e espacialmente sob a influência seletiva das variações ambientais. Essas variações foram severas no passado geológico e atuaram como força motriz no processo de mudanças florísticas globais, desde a colonização do ambiente terrestre até a configuração atual (SALTZMAN, 2001; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015).

Com base no princípio do Uniformitarismo (LYELL, 1850), em que processos que ocorrem atualmente podem ser extrapolados para o passado, e a partir da análise de fitofósseis bem preservados, é possível compreender a funcionalidade das características preservadas e, conseqüentemente, sua importância para a evolução e diversificação dos grupos de plantas. Conhecendo as funcionalidades de cada estrutura, abre-se uma janela para o entendimento das condições paleoambientais e paleoclimáticas vigentes no passado, pois esses fatores são os principais responsáveis pela permanência ou não dos diferentes grupos em seus respectivos habitats (MEYEN, 1987; TAYLOR *et al.*, 2009; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015). Entretanto, as estruturas morfológicas e os tipos funcionais vegetais nem sempre se correspondem perfeitamente, uma vez que cada órgão, tecido ou célula pode estar relacionado a mais de uma função, dificultando as interpretações do significado adaptativo das estruturas (MEYEN, 1987). Por outro lado, algumas estruturas com funcionalidade bem definida e conhecida podem contribuir sobremaneira com os estudos paleoecológicos (MEYEN, 1987). Nesse sentido, os fitofósseis são ferramentas essenciais para o entendimento e reconstruções paleoclimáticas.

As adaptações paleoclimáticas e paleoambientais mais robustas são encontradas especialmente na epiderme foliar, com destaque para forma, posição e tipos de estômatos, cutícula e tricomas (THÉVENARD *et al.*, 2005; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015) e nas características do xilema das plantas vasculares (LANDON, 1988; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015). Nas folhas, os estômatos estão relacionados com as trocas gasosas e com a saída de água na forma de vapor (COLLATZ *et al.*, 1991), e podem ser encontrados também nos pecíolos, caules jovens e partes florais (WILLMER; FRICKER, 1996). A

espessura da cutícula também pode estar associada a algum tipo de adaptação, e, em geral, é mais espessa em folhas de plantas que habitam ambientes sob severas condições hídricas, como aridez ou excesso de salinidade, e tem por função evitar a perda excessiva de água (GOODWIN; JENKS, 2005). Quanto ao xilema, a espessura dos anéis de crescimento em caules de plantas vasculares e comprimento e diâmetro das traqueídes em gimnospermas indicam as condições climáticas durante o crescimento e pode ser utilizada para indicar a instabilidade ambiental e o grau do déficit hídrico (RUNDEL; STECKER, 1977; FALCON-LANG *et al.*, 2004). Tais estruturas adaptativas podem ser encontradas em distitos grupos de plantas como resposta a condições ambientais semelhantes. Quando isso ocorre, dizemos que há evolução convergente (BEGON *et al.*, 2007).

Além de excelentes indicadores paleoclimáticos e paleoambientais, os fitofósseis são extremamente úteis nas reconstruções paleoflorísticas e da história evolutiva das plantas (KRASSILOV, 1975). Uma das mudanças florísticas mais significativas foi a gradual passagem de uma flora dominada pelas gimnospermas para outra, em que as angiospermas eram as mais diversificadas e abundantes (MEYEN, 1987; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007). Essa transição parece ter se iniciado durante o Eocretáceo, em particular, na região Equatorial, situada num cinturão climático árido a semiárido e composta predominantemente por Cicadales, Bennettitales, Coniferales (Araucariaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, Taxodiaceae e Cheirolepidiaceae) e, em alguns lugares, Peltaspermales (ALVIN, 1982; HILL, 1985; MEYEN, 1987; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015). Concordantemente, a microflora dessa região indica uma grande abundância e ampla distribuição de pólen de gimnospermas do tipo Classopollis (60-70%), que tem afinidade com os representantes da família Cheirolepidiaceae (HEIMHOFER; HOCHULI, 2010), além de outras formas relacionadas à Gnetaceae e Ephedraceae (SUCERQUIA, 2006).

Paleogeograficamente, o Eocretáceo é marcado por uma série de eventos geológicos de grande importância, como a divisão dos continentes sulamericano e africano e a consequente instalação do Oceano Atlântico Sul (VALENÇA *et al.*, 2003). Nesse período, também houve uma intensificação do efeito estufa como consequência do alto teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera, o que parece ter contribuído para as deposições de folhelhos negros nos fundos oceânicos anóxicos (RUSSEL; PAESLER, 2003). Um aumento considerável do nível do mar em centenas de metros em relação aos níveis atuais também é evidenciado pelos estratos de origem marinha ou costeira presentes em diversas bacias sedimentares espalhadas pelo mundo (RUSSEL; PAESLER, 2003). No Brasil, um dos melhores registros desses fenômenos localiza-se na região Nordeste, com destaque para a Bacia Sedimentar do Araripe (VALENÇA *et al.*,

2003), que certamente teve toda sua paleoflora condicionada pelos fatores paleoclimáticos e paleoambientais vigentes decorrentes dos processos já aludidos (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015).

Especialmente durante a deposição do Grupo Santana da Bacia do Araripe, ao qual pertencem as Formações Crato e Romualdo, ocorreram diversas mudanças ambientais locais. A Formação Crato foi depositada sob um regime lacustre sujeito a pouco influxo terrígeno e submetido a um clima sazonal caracterizado por altas temperaturas, estações secas mais duradouras e breves estações úmidas (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003; MARTILL *et al.*, 2007). Entretanto, propostas quanto a um corpo aquoso mais salino recentemente receberam suporte a partir da descoberta de estruturas estromatolíticas nessas camadas (WARREN *et al.*, 2017). Já a Formação Romualdo apresenta um ambiente deposicional mais salino, com frequentes ingressões marinhas, embora também possa ter havido algum aporte de águas fluviais, ao passo que condições francamente marinhas são inferidas para algumas camadas ricas em gastrópodes e equinóides fósseis (ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003; SALES *et al.*, 2005; BATISTA *et al.*, 2015; PRADO *et al.*, 2015). Portanto, tanto as condições de aridez quanto as condições de salinidade provavelmente atuaram como importantes filtros ambientais das espécies no Eocretáceo da Bacia do Araripe.

Embora seja considerado um dos depósitos fossilíferos mais importantes para compreensão da biota equatorial eocretácica do planeta, o Grupo Santana ainda carece de estudos mais aprofundados sobre os fitofósseis, especialmente sobre as estruturas com valor adaptativo, temática esta abordada em poucos trabalhos (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015). Por outro lado, dada a qualidade e diversidade excepcional, os fitofósseis dessa bacia, especialmente das Formações Crato e Romualdo (Aptiano/Albiano), podem lançar luz sobre a compreensão paleoflorística, paleoclimática e paleoambiental local. Nessas formações, como reflexo de todo o contexto paleoflorístico global durante o Aptiano/Albiano, predominavam as gimnospermas (LIMA, 1978; BATTEN, 2007; HEIMHOFER; HOCHULI, 2010; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015), representadas principalmente por espécies de Araucariaceae e Cheirolepidiaceae (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015).

Até o presente momento, a família Araucariaceae está representada no registro fóssil das Formações Crato e Romualdo pelos gêneros *Araucariostrobus*, *Araucaria*, *Araucarites*, *Araucaria* e pelo fóssil gênero *Brachyphyllum* (DUARTE, 1993; KUNZMANN *et al.*, 2004). A família Cheirolepidiaceae, por sua vez, está representada pelas espécies dos gêneros *Frenelopsis*, *Pseudofrenelopsis* e *Tomaxellia* (KUNZMANN *et al.*, 2006; LIMA *et al.*, 2012; SUCERQUIA *et al.*, 2015). O fóssil gênero *Brachyphyllum*, o qual ainda é motivo de

controvérsias taxonômicas, é o fitofóssil mais abundante na Formação Crato, e o gênero *Pseudofrenelopsis*, na Formação Romualdo (DUARTE, 1985; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; LIMA, 2013).

As cheirolepidiaceas e araucariaceas do Eocretáceo da Bacia do Araripe apresentaram caracteres morfoanatômicos xeromórficos, como folhas reduzidas e adpressas, cutícula espessa, papilas, estômatos afundados, entre outros (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015). No entanto, a despeito da abundância de espécimes dessas famílias e devido aos poucos estudos na região, acredita-se que tanto a diversidade como as características que lhes conferiram maior adaptabilidade às condições paleoclimáticas e paleoambientais podem estar subestimadas. Além disso, ainda não se tem conhecimento sobre os indicadores paleoclimáticos e paleoambientais da paleoflora da Formação Romualdo, que conta tanto com menos fitofósseis coletados como menor diversidade taxonômica em relação à Formação Crato. Considerado o exposto, procurou-se refinar os estudos taxonômicos de fitofósseis das formações Crato e Romualdo, e compreender quais estruturas morfológicas e anatômicas foram favoráveis ao sucesso adaptativo das famílias Cheirolepidiaceae e Araucariaceae nas condições de aridez e/ou salinidade durante o Eocretáceo na Bacia do Araripe.

O presente estudo resultou em cinco manuscritos, dos quais, dois já foram publicados. Desta forma, esta tese está dividida em cinco capítulos correspondentes às diferentes propostas de manuscritos:

(1) *Brachyphyllum* (Coniferales) da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, NE Brazil): revisão e perspectivas futuras. Neste manuscrito, fizemos uma profunda revisão sobre o atual estágio de conhecimento sobre o controverso fóssil gênero *Brachyphyllum* e apresentamos novos dados a partir de análises em novos espécimes. Além disso, fizemos novas interpretações paleoecológicas sobre esse táxon fóssil tão abundante na Bacia do Araripe.

(2) 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. Neste artigo, analisamos novos espécimes de *Brachyphyllum obesum* e *Pseudofrenelopsis* sp. e apresentamos dados inéditos sobre a sua anatomia, especialmente do caule. Também corroboramos o posicionamento de *Brachyphyllum obesum* em Araucariaceae.

(3) A new cheirolepidiaceous conifer *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. from the Early Cretaceous of Brazil (Romualdo Formation, Araripe Basin): Paleoecological and taphonomic significance. Aqui, descrevemos uma nova espécie do gênero *Pseudofrenelopsis*. Devido ao seu excelente estado de preservação, esta é a primeira espécie de planta da Formação

Romualdo com a anatomia descrita. A partir das análises, interpretações paleoecológicas foram possíveis.

(4) A evolução das araucariáceas e células mucilaginosas de acordo com novas evidências fósseis. Neste manuscrito, descrevemos detalhadamente pela primeira vez a presença de células mucilaginosas em uma nova espécie de *Araucaria* fóssil e tivemos apoio cladístico para o seu posicionamento filogenético. Além disso, a presença de células mucilaginosas nessa espécie nos trouxe novas informações sobre a evolução das araucariáceas.

(5) Peronosporomycete exceptionally preserved on a new species of *Brachyphyllum*. Neste manuscrito, descrevemos uma espécie nova de *Brachyphyllum* e gênero e espécie nova de Albuginales. Também evidenciamos o primeiro registro de interação entre Albuginales e uma Gimnosperma, assim como a primeira interação entre *Brachyphyllum* e outro organismo, evidenciano seu papel funcional dentro do paleoecossistema.

## 1 MANUSCRITO I

***Brachyphyllum* da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, NE, Brasil): revisão e perspectivas futuras<sup>1</sup>**

---

1 Será submetido ao Journal of American Earth Sciences (ISSN: 0895-9811).

## ***Brachyphyllum* da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, NE, Brasil): revisão e perspectivas futuras**

### **Resumo**

Em meio ao rico registro paleobotânico da Bacia do Araripe, destaca-se o fóssil táxon de conífera *Brachyphyllum*, encontrado nas Formações Crato, Romualdo e, possivelmente, Ipubi. Nessas unidades, as espécies *B. obesum*, *B. castilhoi* e *B. insigne* são encontradas, sendo a primeira a mais comum. No entanto, ainda existem muitas lacunas especialmente sobre a paleoecologia e taxonomia desse fóssil gênero. Neste sentido, apresentamos uma ampla revisão sobre o estágio atual de conhecimento desse táxon tão representativo da paleoflora local. Para isso, consideramos dados disponíveis na literatura e análises morfo-anatômicas de novos espécimes utilizando Microscopia Eletrônica de Varredura. Expomos novas inferências paleoecológicas, incluindo a reconstrução da arquitetura de *B. obesum*. Espécimes de *B. castilhoi* estão mal preservados e não há dados sobre sua anatomia. Dessa forma, evidências mais robustas se fazem necessárias a partir de novos espécimes. O estado da arte e os dados aqui apresentados evidenciam a necessidade de continuidade e incremento do esforço investigativo dirigido aos espécimes de *Brachyphyllum* provenientes da Bacia do Araripe.

**Palavras-chave:** *Brachyphyllum obesum*. Paleoecologia. Taxonomia.



## Introdução

O registro fóssil da Bacia do Araripe, localizada no nordeste do Brasil, é fundamental para a compreensão da biota eocretácea do norte da América do Sul, uma vez que apresenta uma grande quantidade e diversidade de fósseis desse período. Duas de suas unidades litoestratigráficas, as formações Crato e Romualdo, são consideradas *Fossil Lagerstätten* e já foram incluídas entre os dez principais sítios fossilíferos do planeta (MARTILL, 1990). Essa bacia é reconhecida por possuir um registro paleobotânico diverso e preservado de forma excepcional (MAISEY, 1991; BERNARDES-DE-OLIVERIA *et al.*, 2007; MOHR *et al.*, 2007). Entre os espécimes fósseis de vegetais até agora reportados, destaca-se o fóssil táxon *Brachyphyllum*, o qual apresentou uma ampla distribuição geográfica e temporal ao longo da Era Mesozoica (TRAVERSO, 1968; ASH, 1973; RAAB *et al.*, 1986; YABE; KUBOTA, 2004; BARALE; APPERT, 2007; DU *et al.*, 2013; KARAKITSIOS *et al.*, 2015). Ele é caracterizado principalmente por apresentar folhas escamiformes e arranjadas em espiral, sendo o comprimento total da parte livre da folha menor que a sua largura total (KENDAL, 1947; HARRIS, 1979).

Na Bacia do Araripe, o registro de *Brachyphyllum* inclui *B. obesum*, um dos megafósseis mais comuns na região (DUARTE, 1985; MOHR *et al.*, 2007; LIMA *et al.*, 2012), além de *B. castilhoi* e *B. insigne*, registradas a partir de poucos espécimes (DUARTE, 1985, 1993; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; MOHR *et al.*, 2007). Apesar da abundância deles, os espécimes atribuídos a *Brachyphyllum* ainda não foram extensivamente estudados e existem lacunas no conhecimento, especialmente quanto à anatomia e variabilidade morfológica desse grupo. Essa carência de informações ressoa em questões taxonômicas, que vão desde a identificação equivocada de algumas amostras em nível específico até a classificação destes em famílias ou ordens. Por isso, a diversidade deste fóssil táxon pode estar subestimada na Bacia do Araripe e, portanto, demanda uma revisão mais escrutinada (KUNZMANN *et al.*, 2004).

Aqui, reavaliamos o registro fóssil de representantes de *Brachyphyllum* da Bacia do Araripe de forma a apresentar um panorama atualizado da diversidade e das variações morfológicas dos táxons já encontrados. Destacamos algumas questões taxonômicas, anatômicas e paleoecológicas baseadas tanto nos dados disponíveis na literatura como na análise mais detalhada de caracteres morfo-anatômicos de espécimes pertencentes a importantes coleções paleontológicas que visitamos nos últimos anos. Esperamos que este possa ser um passo inicial para ampliar o esforço investigativo destinado aos diferentes aspectos da paleontologia deste fóssil táxon.

## Contexto geológico

A Bacia do Araripe é a maior bacia intracratônica do Nordeste do Brasil e está localizada nas áreas limítrofes entre os estados do Ceará, Pernambuco e Piauí, cobrindo uma superfície de aproximadamente 9.000 km<sup>2</sup> (Figura 1). Dentro dos limites da bacia, são reconhecidas duas feições geomorfológicas principais, o Vale do Cariri e a Chapada do Araripe. Esta última pode atingir até 900 m de altitude e é constituída majoritariamente pela Formação Exu (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003).

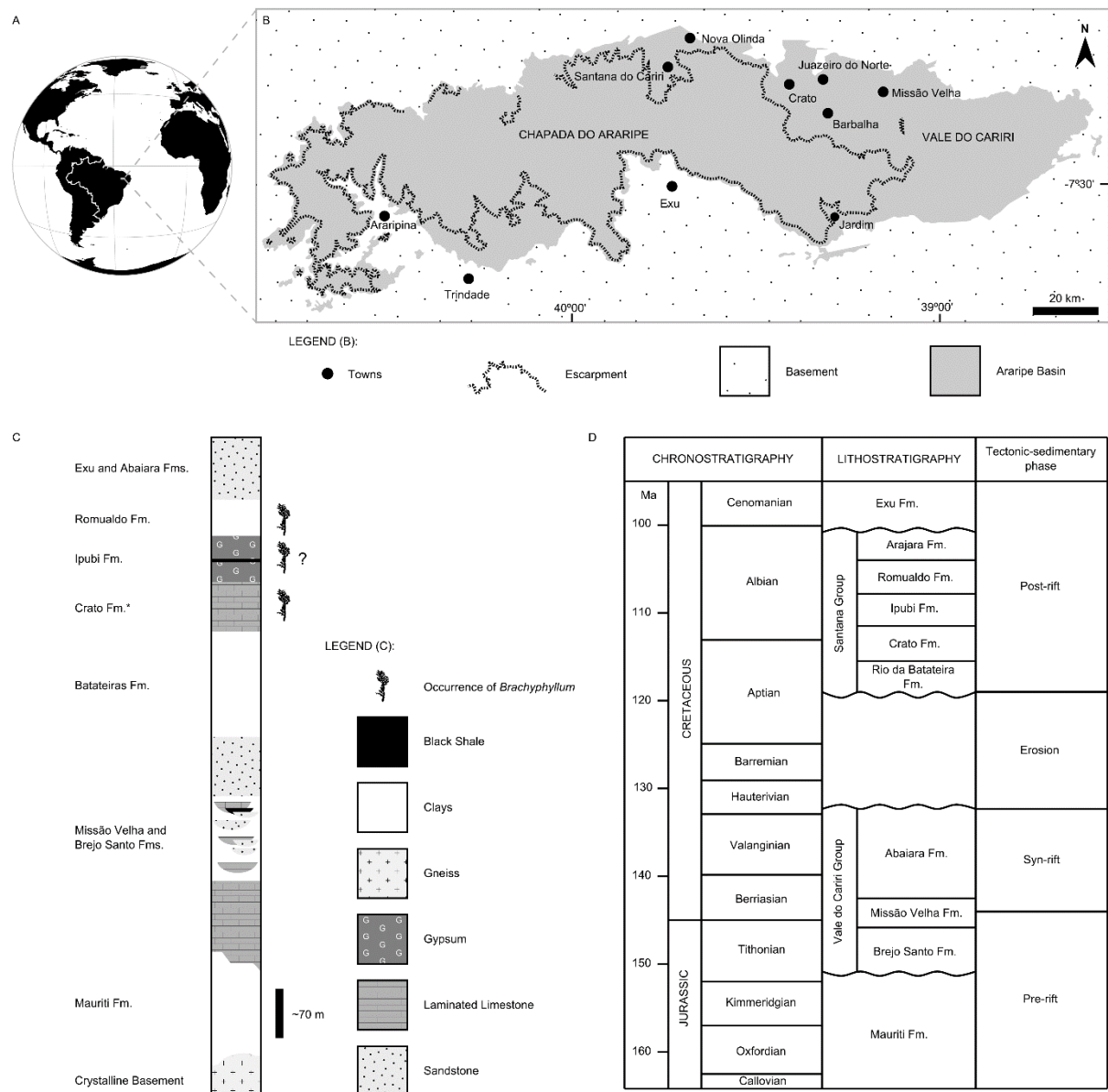


Figura 1. Geologia e estratigrafia da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. (A e B) Localização geográfica da bacia e das suas principais feições geomorfológica. (C) Perfil litológico generalizado da região centro-norte da bacia. (D) Esquema estratigráfico da bacia. Abreviatura: fm, formação. (A), (B) e (D) modificados de Batista *et al.* (2018); (C) baseado em Martill *et al.* (2007).

A história deposicional da bacia parece ter se estendido, no mínimo, do Neojurássico até alguma idade neocretácea, embora seus estratos mais basais sejam considerados por alguns autores como paleozoicos (e.g., ASSINE, 1992, 2007; CARVALHO *et al.*, 1995; VALENÇA *et al.*, 2003; ARAI, 2006). De todo modo, a maior parte de sua deposição esteve relacionada à reativação de falhas no escudo cristalino, que, por sua vez, ocorreu em meio aos movimentos tectônicos que levaram à separação entre os continentes sul-americano e africano (VALENÇA *et al.*, 2003). Foi durante a fase tectônica pós-rifte, quando se iniciou a deriva dos dois continentes, que se depositaram as camadas com conteúdo fóssil de *Brachyphyllum* (DUARTE, 1985; KUNZMANN *et al.*, 2004; LIMA *et al.*, 2012), correspondentes às formações Crato, Ipubi e Romualdo segundo a terminologia estratigráfica de Valença *et al.* (2003). Essas unidades litoestratigráficas afloram principalmente ao longo do sopé e dos flancos da Chapada do Araripe (ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003).

A Formação Crato é constituída principalmente por calcários micríticos laminados, de coloração clara a acinzentada, interestratificados com folhelhos escuros e calcíferos. Essa litologia sugere um ambiente deposicional lacustre sujeito a pouco influxo terrígeno e submetido a um clima sazonal caracterizado por altas temperaturas, estações secas mais duradouras e breves estações úmidas (BEURLLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003; MARTILL *et al.*, 2007). Entretanto, propostas quanto a um corpo aquoso mais salino recentemente receberam suporte a partir da descoberta de estruturas estromatolíticas nessas camadas (WARREN *et al.*, 2017). Com base no rico registro paleobotânico e palinológico, infere-se que havia uma diversificada flora nesta região durante o Neoptiano, constituída principalmente por espécies arbóreas, arbustivas, subarbustivas e macrófitas aquáticas (LIMA, 1978; NEUMANN, 1999; MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2002, 2009; KUNZMANN *et al.*, 2006; MOHR *et al.*, 2007; HEIMHOFER; HOCHULI, 2010). Apesar de predominar condições áridas a semiáridas, localmente deveria haver umidade suficiente para manter a densa vegetação no entorno do corpo aquoso. Esta ideia é corroborada pela presença de fungos, briófitas e anuros no registro fóssil desta unidade (MOURA *et al.*, 2006; MOURA; BARRETO, 2006).

A Formação Ipubi, por sua vez, recobre a Formação Crato e compreende basicamente depósitos de gipsita intercalados com folhelhos verdes a escuros, representando a fase mais salina e evaporítica da história sedimentar da Bacia do Araripe. Os evaporitos indicam deposição sob condições climáticas áridas a semiáridas em ambiente costeiro, como *sabkhas* ou lagos sujeitos temporariamente a uma maior taxa de evaporação (BEURLLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; NEUMANN; CABRERA, 1999; VALENÇA *et al.*,

2003).

Já a Formação Romualdo está depositada sobre a Formação Ipubi e é caracterizada principalmente por folhelhos esverdeados, ricos em concreções carbonáticas, com margas e calcários em menor quantidade (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003). A maioria das concreções apresentam fósseis preservados tridimensionalmente, com preservação excepcional, algumas vezes com tecidos moles fossilizados (MARTILL, 1990; MAISEY, 1991). Seu ambiente deposicional provavelmente foi de águas calmas e de fundo anóxico a sub-anóxico, o que pode ter retardado a decomposição e o retrabalhamento dos restos orgânicos depositados (MARTILL, 1988; MAISEY, 1991; KELLNER, 1996; FARA *et al.*, 2005). O corpo d'água parece ter sido salino, embora também possa ter havido algum aporte de águas fluviais, ao passo que condições francamente marinhas são inferidas somente para algumas camadas ricas em gastrópodes e equinoides fósseis (ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003; SALES, 2005; BATISTA *et al.*, 2015; PRADO, *et al.* 2015).

### **Material e Métodos**

Além dos dados disponíveis na literatura sobre a morfologia e a anatomia de espécimes de *Brachyphyllum* da Bacia do Araripe, o material aqui analisado consiste em espécimes inéditos e amostras já estudadas previamente, incluindo a coleção tipo da Bacia de Almagem, Portugal. As amostras de *B. obesum* da Bacia de Almagem utilizadas para comparação (Est. XVIII 23174, Est. XVII 23209, Est. XVII 23149 e Est. XVII 23184) estão alojadas no Museu Geológico de Lisboa, Portugal. O holótipo de *B. castilhoi* DBAV-UERJ 92 da Formação Romualdo está depositado no Departamento de Biologia Animal e Vegetal da Universidade Estadual do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, enquanto o espécime referido MMG PB SAK 59 da Formação Crato está depositada na Coleção de Paleobotânica do Instituto Senckenberg, Dresden, Alemanha.

Além destes, um novo espécime de *B. obesum*, MPSC PL 714, foi analisado. MPSC PL 714 foi coletado a partir das camadas de calcário laminado na Mina Pedra Branca, localizada entre as cidades de Santana do Cariri e Nova Olinda, no Estado do Ceará, nordeste do Brasil. Para as análises das estruturas anatômicas, um fragmento desse espécime foi retirado e recoberto com uma camada de 20 nm de ouro. Posteriormente, foi analisado em microscópio eletrônico de varredura, modelo INSPECT 50, FEI Company, na Central Analítica da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brasil. A amostra MPSC PL 714, juntamente com as outras figuradas aqui (MPSC PL 1522 da Formação Crato e MPSC PL 1022 da Formação Romualdo) estão depositadas na coleção de fósseis do Museu de Paleontologia Plácido Cidade

Nuvens (MPSC), na cidade de Santana do Cariri, Ceará, Brasil. Já o espécime de *B. obesum* da Formação Crato LPU 240 PL B, cuja morfologia está bem preservada, está depositado na coleção de fósseis do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri na cidade de Crato, Ceará, Brasil.

### **Distribuição litoestratigráfica e preservação**

Os fósseis de *Brachyphyllum* da Bacia do Araripe estão distribuídos nas formações Crato, Romualdo e, possivelmente, Ipubi. Na Formação Crato, até o presente momento, ocorrem as espécies *B. castilhoi* (Figura 2A), *B. insigne* e *B. obesum* (Figura 3A,B), sendo esta última consideravelmente mais abundante (DUARTE, 1993; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007). Esses fósseis passaram em geral por processos de substituição da matéria orgânica original por óxido de ferro, embora também sejam encontrados espécimes na forma de impressões, compressões carbonificadas e moldes (SUCERQUIA, 2006; BATISTA, *et al.*, 2017). A maioria dos espécimes está mal preservada, possibilitando apenas a observação da morfologia geral dos mesmos. No entanto, em alguns casos, espécimes de *B. obesum* encontram-se muito bem preservados, tornando possível a observação de estruturas epidérmicas, como estômatos e células normais da epiderme, e estruturas internas do caule (KUNZMANN *et al.*, 2004; SUCERQUIA, 2013; BATISTA *et al.*, 2017).



Figura 2. Espécimes da Bacia do Araripe atribuídos a *Brachyphyllum castilhoi*. (A) Espécime MMG PB SAK 59 da Formação Crato. (B) Espécime DBAV-UERJ 92 Pb da Formação Romualdo (holótipo).



Figura 3. Espécimes da Bacia do Araripe atribuídos a *Brachyphyllum obesum*. (A) Espécime MPSC PL 1522 da Formação Crato. (B) Detalhe das folhas do espécime LPU 240 PL B da Formação Crato. (C) Espécime MPSC PL 1022 da Formação Romualdo.

Na Formação Ipubi, até o momento, existe apenas uma menção de um espécime piritizado que foi identificado como *B. castilhoi* (SOUSA FILHO *et al.*, 2011; BARROS *et al.*, 2016). Este espécime está alojado na coleção do Laboratório de Paleontologia (LPU) da Universidade Regional do Cariri, Crato, Ceará, Brasil. No entanto, este não apresenta nenhuma característica diagnóstica evidente preservada do táxon, o que não corrobora a sua identificação e, portanto, a presença de *Brachyphyllum* na Formação Ipubi. Por outro lado, uma vez que fósseis deste táxon são obtidos a partir das unidades sub e sobrejacentes, provavelmente também compunha a flora local quando da deposição desta unidade estratigráfica.

Já na Formação Romualdo, as maiorias dos fósseis de *Brachyphyllum* encontrados estão preservados tridimensionalmente no interior das concreções (DUARTE, 1985; LIMA *et al.*, 2012), mas parte destes apresenta um alto grau de recristalização (M.E.P.B, observação pessoal), o que dificulta estudos anatômicos (Figuras 2B e 3C). De fato, processos de recristalização destroem estruturas anatômicas delicadas dos fósseis. No entanto, há uma quantidade considerável de espécimes preservados como impressões nos folhelhos e margas (LIMA, 2013). Assim como na Formação Crato, a espécie de *Brachyphyllum* mais frequente nas concreções e folhelhos é *B. obesum* (Figura 3C), enquanto que o registro de *B. castilhoi* (Figura 2B) nesta unidade também está limitado a poucos espécimes (LIMA, 2013).

### **Taxonomia e histórico dos achados**

As primeiras ocorrências de *Brachyphyllum* na Bacia do Araripe foram reportadas na literatura científica em 1985, apesar dos achados datarem de 1964 (DUARTE, 1985). Baseado na diagnose de Saporta (1884), Duarte (1985) atribuiu o morfótipo mais comumente encontrado à espécie *Brachyphyllum obesum*, descrito originalmente para a Bacia de Almargem (HEER, 1881; SAPORTA, 1884), Cretáceo Inferior de Portugal, com registro também para o Cretáceo Inferior da Formação Kitadani do Grupo Tetori, Japão (YABE; KUBOTA, 2004) e para a Bacia Basque-Cantabrian na Espanha (KVACEK *et al.*, 2018). Essa proposição taxonômica para os espécimes da Bacia do Araripe foi feita apenas a partir de observações e comparações macroscópicas, apesar de muitas espécies só poderem ser diferenciadas a partir de análises microscópicas, principalmente epidérmicas (HARRIS, 1979; ALVIN, 1982; STOCKEY, 1994; BATISTA *et al.*, 2017). Além disso, os espécimes da Bacia do Araripe são consideravelmente mais largos e com folhas maiores do que aqueles originalmente descritos por Heer (1881) como *B. obesum* da Bacia de Almargem (Figura 4). Eles também diferem quanto ao processo de fossilização, uma vez que os espécimes portugueses estão carbonizados. As distintas histórias tafonômicas podem ter acentuado as aparentes diferenças morfológicas entre os espécimes das

duas localidades. Entretanto, é possível que estes espécimes pertençam, na realidade, a espécies distintas. Como nós não pudemos realizar análises epidermo-cuticulares nos fósseis de Portugal, este tipo de abordagem precisa ser realizada para corroborar ou refutar as afinidades taxonômicas entre o material de *B. obesum* das bacias de Almagem e do Araripe.

Já *B. castilhoi* parece ser uma espécie endêmica da Bacia do Araripe, pois suas características morfológicas são peculiares, não encontradas em qualquer outra espécie do gênero descrita para outras localidades e períodos geológicos. Esta espécie, contudo, possui a sua identidade como conífera ainda discutível e estudos mais detalhados sobre sua taxonomia estão em andamento (Batista *et al.* em progresso). Um estróbilo proveniente da Formação Crato foi atribuído a *B. insigne*, espécie descrita originalmente para o Jurássico Superior da Sibéria por Duarte (1993). Todavia, a autora não faz uma identificação inequívoca da espécie, especialmente devido ao estado de preservação do espécime, o qual não permitiu uma análise mais detalhada (DUARTE, 1993). Além disso, o fóssil gênero *Brachyphyllum* é identificado a partir da forma e disposição foliar, características que, uma vez ausentes, impossibilitam uma atribuição segura do espécime com à espécie. Portanto, aqui não suportamos a presença de *B. insigne* na Bacia do Araripe com base no registro fóssil atual.



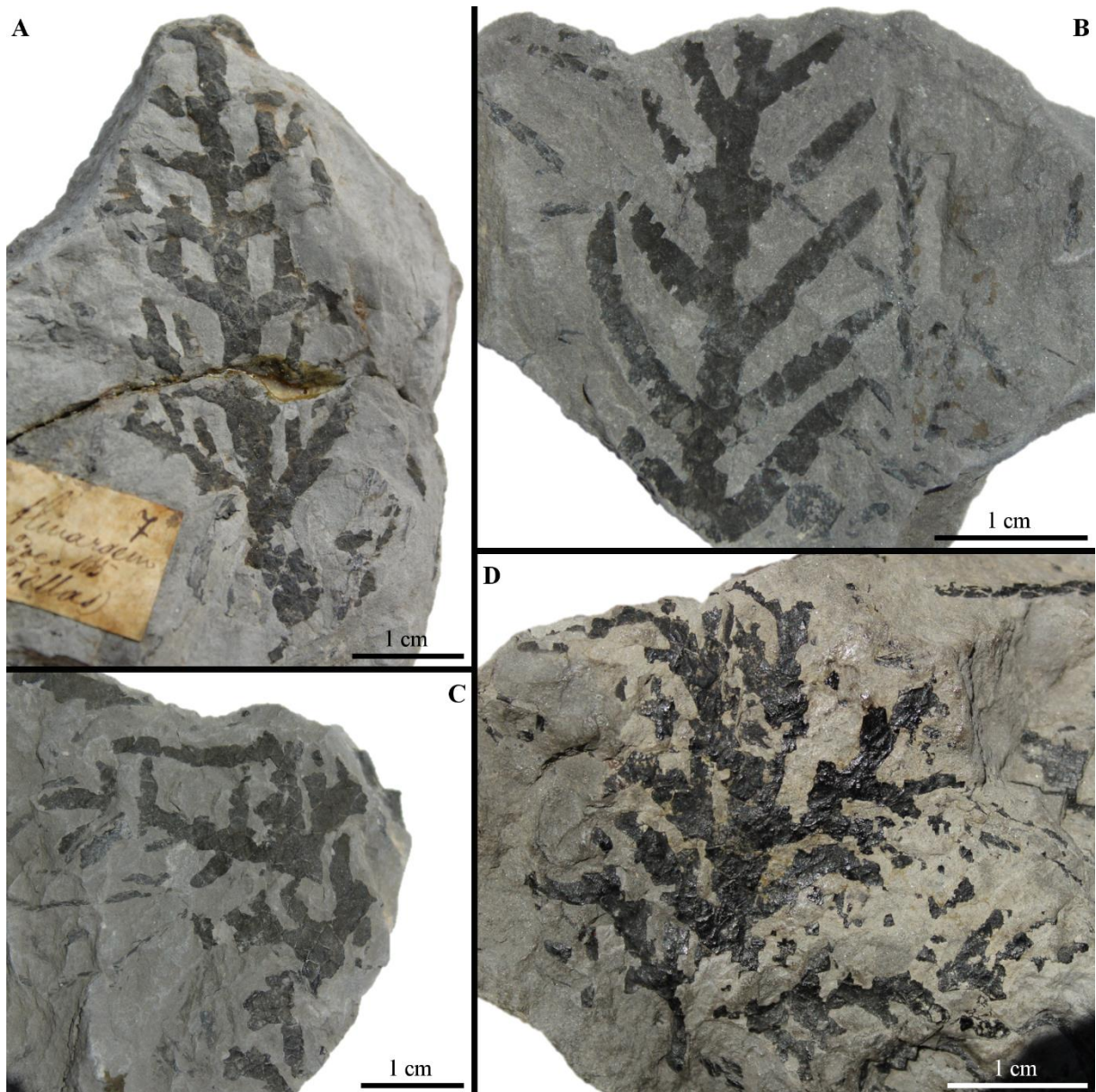


Figura 4. Espécimes de *Brachyphyllum obesum* da Bacia de Almagem/Portugal mencionados por Heer 1881. A, Est. XVIII 23174. B, Est. XVII 23209. C, Est. XVII 23149. D, Est. XVII 23184.

As espécies identificadas como *Brachyphyllum* da Bacia do Araripe eram frequentemente reportadas como membros de Cheirolepidiaceae ou de Araucariaceae, embora tenham sido alocadas inicialmente na família Brachyphyllaceae, que atualmente está em desuso (DUARTE, 1985). Uma vez que *Brachyphyllum* se trata de um fóssil gênero baseado na forma e disposição foliar, este paratáxon pode incluir espécies com diferentes afinidades taxonômicas em nível de família, as quais só podem ser conhecidas através de análises da anatomia (ALVIN, 1982; STOCKEY, 1982; BOSE; BANERJI, 1984; STOCKEY, 1994; VAN DER HAM *et al.*, 2003; PASSALIA, 2009; DU *et al.*, 2013). Assim, o ideal seria investigar mais detalhadamente

a anatomia dos diferentes espécimes atribuídos a *Brachyphyllum*, de forma a determinar suas reais afinidades taxonômicas para com grupos naturais, incluindo espécies, gêneros e famílias. Este procedimento pode futuramente revelar espécimes importantes para a elucidação de aspectos pouco conhecidos da história evolutiva de diferentes grupos de coníferas.

Novos exemplares de *B. obesum* foram posteriormente encontrados e o táxon foi novamente alocado em Brachyphyllaceae (DUARTE, 1993). Entretanto, o próprio título do trabalho, “Restos de Araucariáceas da Formação Santana – Membro Crato (Aptiano), NE do Brasil”, já é em si controverso taxonomicamente, pois aparentemente indica o posicionamento dos espécimes analisados em Araucariaceae. Até então, os estudos realizados foram baseados apenas em análises morfológicas, sem considerar a anatomia. Os dados anatômicos, por sua vez, foram inicialmente explorados por Kunzmann *et al.* (2004), trazendo grandes contribuições acerca da epiderme de *B. obesum*, o que permitiu a inclusão desta espécie na família Araucariaceae devido a presença de estômatos levemente afundados e não-papilados, formando arquivos conspícuos igualmente distribuídos sobre toda a superfície (KUNZMANN *et al.*, 2004). Os autores, entretanto, não descartaram a possibilidade de outras espécies relacionadas ao fóssil gênero *Brachyphyllum* pertencerem à família Cheirolepidiaceae (KUNZMANN *et al.*, 2004). Sucerquia (2006) assumiu *B. obesum* como membro de Cheirolepidiaceae devido à abundância de pólen do gênero *Classopollis* e à escassez de pólen típico de Araucariaceae na Bacia do Araripe. Já no ano seguinte, Mohr *et al.* (2007) incluíram *B. obesum* em Araucariaceae, mas consideraram *B. castilhoi* com identidade taxonômica desconhecida em nível de família. Lima (2013) se referiu a *B. obesum* e *B. castilhoi* como pertencentes à Cheirolepidiaceae devido à sua presença no Cretáceo Inferior, mas ressaltou a necessidade de dados adicionais para uma classificação segura das espécies em uma família. A autora reanalisou os primeiros espécimes atribuídos a *B. obesum* e *B. castilhoi* por Duarte (1985) e confirmou as diferenças morfológicas entre estas (LIMA, 2013).

Mais recentemente, Sucerquia (2013) considerou *B. obesum* como representante de Araucariaceae. A autora apresentou informações sobre pontoações intervasculares areoladas dispostas de forma alterna e pontoações dos campos de cruzamento do tipo araucarioide, sendo estas consideradas pelo Comitê do IAWA (2004) características exclusivas daquela família. Dados sobre as características vasculares de ramos folhosos atribuídos a *B. obesum* foram apresentados e discutidos também por Batista *et al.* (2017), corroborando o posicionamento em Araucariaceae. Estes autores observaram que a espécie possui linhas estomáticas contíguas, eventuais plugs de resina e campos de cruzamento do tipo araucarioide, que são características anatômicas típicas de Araucariaceae.

Assim como os fósseis descritos por Sucerquia (2013) e Batista *et al.*, (2017), um novo espécime de *B. obesum* (MPSC PL 714) apresenta traqueídes bem preservadas e características típicas de Araucariaceae, como as pontoações intervasculares bisseriadas alternas, que foram vistas a partir da superfície interna das traqueídes, além dos campos de cruzamento com pontoações do tipo araucarioide vistos excepcionalmente a partir da superfície parenquimatosa dos raios (Figura 3). Entretanto, existe uma pequena variação na quantidade de pontoações por cruzamento em relação ao espécime analisado por Batista *et al.* (2017), que apresenta em média seis pontoações por campo. Já MPSC PL 714 apresenta uma maior quantidade (em média 10 pontoações por campo), assemelhando-se mais ao espécime apresentado por Sucerquia (2013). Essa variação pode indicar uma maior diversidade do fóssil gênero, reforçando a necessidade de estudos mais aprofundados sobre os espécimes atribuídos a *B. obesum* da Bacia do Araripe.

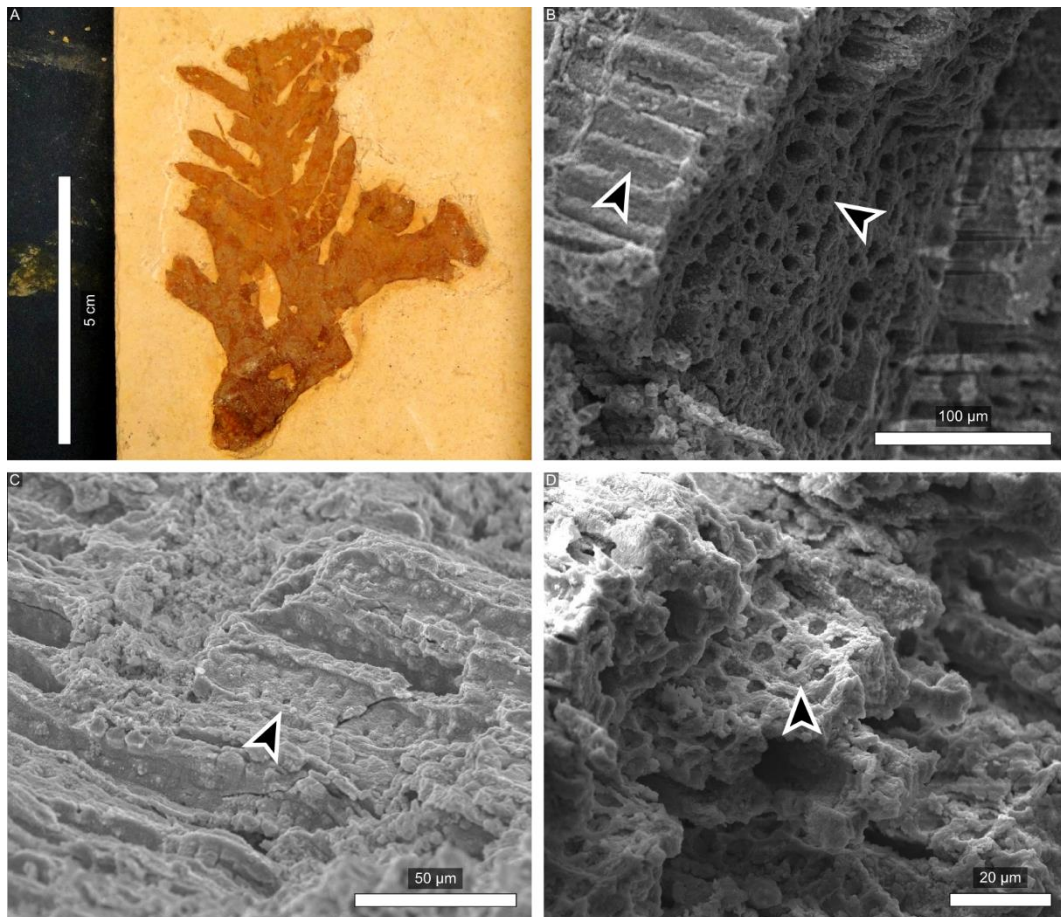


Figura 5. Características anatômicas de *Brachyphyllum obesum* da Formação Crato da Bacia do Araripe, observadas em análises de microscopia eletrônica de varredura. (A) Aspecto geral de MPSC PL 714. (B) Região do xilema composto por traqueídes. (C) Pontoações do tipo alternas vistas do interior das traqueídes. (D) Pontoações do campo de cruzamento do tipo araucarioide com vista a partir do raio parenquimático.

## Paleoecologia

Inferências paleoecológicas sobre plantas são frequentemente dificultadas pela natureza incompleta do registro fóssil (ALVIN, 1982; IANNUZZI; VIEIRA, 2005; MARTINE, 2013). Nesse sentido, este tipo de estudo normalmente está apoiado em bases geológicas e em dados anatômicos, especialmente, a disposição e densidade de estômatos, a presença de anéis de crescimento e a espessura da cutícula (RUNDEL; STECKER, 1977; LANDON, 1988; FALCON-LANG *et al.*, 2004; GOODWIN; JENKS, 2005; THÉVENARD *et al.*, 2005). Além disso, as evidências disponíveis são interpretadas segundo o Princípio do Uniformitarismo Taxonômico e/ou o Princípio da Analogia, que utiliza informações de plantas atuais para extrapolar para o registro fóssil a partir de características similares preservadas (DODD; STANTON, 1990).

Quando adultas, as espécies de *Brachyphyllum* deveriam possuir, de forma geral, uma silhueta irregular e hierarquizada, como é comum em coníferas de ambientes de clima quente e árido com precipitações preferencialmente sazonais, como *Cupressus dupreziana*, uma Cupressaceae com folhas do tipo *Brachyphyllum* que ocorre atualmente no deserto do Saara (STEWART, 1969; MARTINE, 2013). Os fósseis de *B. obesum* apresentam ramificações numerosas, as quais conjuntamente deveriam conferir um aspecto denso e frondoso à copa, elevada por um porte arbóreo não tão elevado como as das coníferas atuais de áreas úmidas (Figura 5). Este tipo de inferência não pode ser estendida a *B. castilhoi* devido à duvidosa afinidade taxonômica com as coníferas, além do menor número de espécimes conhecidos e conseqüentemente dos dados morfológicos e anatômicos obtidos a partir dos mesmos.



Figura 6. Reconstrução inferida do arquitetura de *Brachyphyllum obesum* da Bacia do Araripe.

Quanto às inferências paleoambientais, *Brachyphyllum* da Bacia do Araripe já foi considerado como um vegetal adaptado a ambiente salino e/ou árido (DUARTE, 1985; KUNZMANN *et al.*, 2004; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015; BATISTA *et al.*, 2017). Suas espécies apresentam características xeromórficas, como folhas reduzidas, paredes das traqueídes espessas e cutícula espessa (KUNZMANN *et al.*, 2004; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015; BATISTA *et al.*, 2017). Como o xeromorfismo pode corresponder a uma resposta adaptativa a distintas condições ambientais, como ambientes salinos e áridos (RAAFAT *et al.*, 1991; GRIGORE *et al.*, 2014; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015), outras evidências (litológicas, estratigráficas e paleontológicas) são necessárias para inferências mais robustas sobre as características dos paleoambientes habitados por *Brachyphyllum* na região da Bacia do Araripe..

Na Formação Crato, contudo, há hipóteses tanto para ambiente lacustre quanto para ambiente salobro ou salino (ver Contexto Geológico). Portanto, caso a primeira hipótese seja verdadeira, é possível que as espécies de *Brachyphyllum* habitassem regiões métricas mais distantes do lago (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2009). Nesse caso, os espécimes deviam experimentar maior grau de transporte, inclusive através de rios, até o ambiente

deposicional em relação a táxons que margeavam o paleolago da Formação Crato. A estrutura grosseira de suas folhas provavelmente minimizava danos durante o carreamento e colaborou para a preservação de muitas de suas estruturas anatômicas e morfológicas. Por outro lado, sendo um ambiente mais salino, as características xeromórficas de *Brachyphyllum* permitiriam a sua permanência em regiões mais próximas do paleolago, fazendo com que estas tolerassem o excesso de salinidade. Nesse caso, os espécimes sofreriam menos transporte e justificaria, em parte, a grande quantidade de fragmentos de *B. obesum* no registro fóssil.

De todo modo, a grande quantidade de espécimes de *B. obesum* na assembleia da Formação Crato pode ser uma evidência deste como o principal representante da paleoflora local, ao passo que *B. castilhoi*, devido aos poucos registros, possivelmente era uma espécie rara ou que ocupava áreas ainda mais distantes do ambiente deposicional. A última hipótese, em particular, implicaria na presença de um número considerável de adaptações xeromórficas, visto que, quanto mais distante do corpo aquoso, mais estresses hídricos esta espécie sofreria. De fato, as folhas mais reduzidas, que diminuiriam a área de transpiração, e os râmulos claviformes dessa espécie, que poderiam estar associados a estratégias de armazenamento de água (DUARTE, 1985), são evidências de um xeromorfismo mais desenvolvido, indicando que *B. castilhoi* ocuparia áreas mais afastadas do paleolago da Formação Crato em relação a *B. obesum*. Entretanto, como os poucos espécimes de *B. castilhoi* disponíveis estão mal preservados e não há dados sobre sua anatomia, evidências mais robustas se fazem necessárias a partir de novos espécimes. Além disso, coletas com controle estratigráfico são necessárias para melhor entender a distribuição espacial das espécies no entorno do paleolago da Formação Crato.

Já durante a deposição da Formação Romualdo, a qual compreendeu diversas alterações ambientais, com influência fluvial e marinha (ver contexto geológico), *B. obesum* persistiu como a espécie vegetal mais frequente no registro fóssil, mas *B. castilhoi* tem o seu número de registros aumentado em relação à Formação Crato. Possivelmente, as características xeromórficas de ambas as espécies desempenharam a mesma função de inibição de perda de água em condição de excesso de salinidade. Isso teria favorecido, de certo modo, um maior desenvolvimento de *B. castilhoi* nas regiões adjacentes ou margens do corpo d'água mais salino dessa formação do que no paleoambiente da Formação Crato.

Em relação às interações ecológicas de *Brachyphyllum* da Bacia do Araripe e outros seres vivos, há poucos dados na literatura, os quais em geral não estão formalmente publicados (ex.: SUCERQUIA, 2013). Felizmente, esse cenário deverá mudar com a descrição de novos espécimes, em especial aqueles de coleções ainda pouco investigadas. Por exemplo, alguns dos

espécimes em estudo por nós possuem evidências de interações ecológicas com microrganismos (Batista *et al.*, em progresso). Assim, os diversos papéis ecológicos desempenhados pelo fóssil gênero na comunidade pretérita da Bacia do Araripe ainda está por ser melhor conhecido.

### **Considerações finais**

Espécimes de *Brachyphyllum* estão entre os megafósseis vegetais mais comuns da Bacia do Araripe. Nesta contribuição, nós reavaliamos o registro fóssil do táxon na bacia, o que nos levou a não corroborar a presença de *B. insigne* e *B. castilhoi* nas formações Crato e Ipubi, respectivamente. Sendo assim, o fóssil gênero está representado seguramente na bacia somente através das espécies *B. obesum* e *B. castilhoi*, ambas encontradas nas formações Crato e Romualdo. Com a relação à primeira espécie, os espécimes do Araripe apresentam algumas diferenças morfológicas em relação aos fósseis da Bacia de Almagem, em Portugal.

Em geral, os fósseis de *Brachyphyllum* da Bacia do Araripe apresentam características xeromórficas, as quais parecem mais desenvolvidas em *B. castilhoi*. A diferença no grau de xeromorfismo entre as espécies pode estar relacionada à ocupação de habitats distintos em relação à distância até o ambiente deposicional ou à diferença de salinidade dos paleoambientes, sendo *B. castilhoi* a que habitaria áreas sujeitas a estresse hídrico mais intenso.

A despeito da abundância dos espécimes do fóssil gênero e do conhecimento disponível atualmente, vários temas permanecem por serem investigadas futuramente, tais como: 1) revisão taxonômica, com segregação ou não entre as espécies da Bacia do Araripe e Almagem e a inclusão das espécies da Bacia do Araripe em um gênero real quando possível; 2) a real afinidade taxonômica de *B. castilhoi*; 3) a real diversidade do táxon na bacia; 4) a corroboração (ou não) da presença desse gênero na Formação Ipubi; 5) o conhecimento da variedade morfológica e anatômica intra e interespecífica e dos fatores paleoecológicos a esta relacionados; 6) a corroboração (ou não) e o refinamento das inferências quanto ao possível padrão de distribuição espacial das espécies de *Brachyphyllum* ao longo dos diferentes paleoambientes das unidades estratigráficas da Bacia do Araripe; 7) os tipos de relações ecológicas estabelecidas entre *Brachyphyllum* e os demais componentes bióticos do paleoecossistema da Bacia do Araripe durante o mesocretáceo.

Para tanto, espécimes melhor preservados são cruciais, especialmente de *B. castilhoi*, que não possui a sua anatomia conhecida. Além disso, coletas com controle estratigráfico são essenciais para inferências paleoecológicas mais robustas.

## Referências

- ALVIN, K. L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, n. 1, p. 71-98, 1982.
- ARAI, M. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do Nordeste do Brasil. **Geociências**, v. 25 n. 1, p. 7-15, 2006.
- ASH, S. R. Two new late Triassic plants from the Petrified Forest of Arizona. **Journal of Paleontology**, v. 47, n. 1, p. 46-53, 1973.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 22, p. 289-300, 1992.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.
- BARALE, G.; APPERT, O. Gymnospermes s.l. du Jurassique supérieur du massif Manamana, Sud-Ouest de Madagascar: une nouvelle paléoflore gondwanienne. **Swiss Journal of Geosciences**, v. 100, p. 199-214, 2007.
- BARRAL, A.; GOMEZ, B.; ZORRILLA, J. M.; SERRANO, J. M.; YANS, J.; CAZEDEBAT, M.; DAVIERE-GOMEZ, V.; EWIN, T. AM.; LÉCUYER, C. Local-scale analysis of plant community from the Early Cretaceous riparian ecosystem of Hautrage, Belgium. **Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology**, v. 443, p. 107-122, 2016.
- BATISTA, M. E. P.; SALES, A. M. F.; PINHEIRO, A. P.; BARROS, O. A. Tafonomia de moluscos do Sítio Barreiros, município de Moreilândia, PE, Bacia do Araripe. **Estudos Geológicos**, v. 25, n. 2, p. 53-60, 2015
- BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. C.; SALES, M. A. F.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PLoS One**, v. 12, n. 3, p. 1-18, 2017.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; BARRETO, A. M. F.; RICARDI B. F.; MOHR, B.; FERNANDES, M. C. C. O Estado d'arte da Tafoflora do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur, 2002, Rio Claro. **Anais**, Rio Claro: UNESP, 2002. p. 61-65.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN J. R., O. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida-Paleoclimas**. Rio de Janeiro: Interciência, 2015. p. 101-119.
- BEURLIN, K. As condições ecológicas e fisiológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, p. 411-415, 1971.



- BOSE, M. N.; BANERJI, J. Fossil floras of Kachchh. I. Mesozoic megafossils. **Palaeobotanist**, v. 33, p. 1-189, 1984.
- CARVALHO, I. S.; VIANA, M. S. S.; Lima Filho, M. F. Os icnofósseis de dinossauros da bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará-Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 67, p. 433-442, 1995.
- CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; DE CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA M. E. Q. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 203-242.
- DODD, J. R.; STANTON J. R. J. **Paleoecology: Concepts and Applications**. New York: John Wiley & Sons, 1990.
- DU, B. X.; SUN, B. N.; FERGUSON, D. K.; YAN, D. F.; DONG, C.; JIN, P. H. Two *Brachyphyllum* species from the Lower Cretaceous of Jiuquan Basin, Gansu Province, NW China and their affinities and palaeoenvironmental implications. **Cretaceous Research**, v. 41, p. 242-255, 2013.
- DUARTE, L. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**. DNPM, Série Geologia, v. 27, p. 585-617, 1985.
- DUARTE, L. Restos de Araucariáceas da Formação Santana Membro Crato (Aptiano) NE do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 65, p. 357-362, 1993.
- FALCON-LANG, H. J.; RYGEL, M.; CALDER, J. H.; GIBLING, M. R. An early Pennsylvanian waterhole deposit and its fossil biota in a dryland alluvial plain setting, Joggins, Nova Scotia. **Journal of the Geological Society**, v. 161, p. 209-222, 2004.
- FARA, E.; SARAIVA, A. A. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C.; KELLNER, A. W. A. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**, v. 218, p. 145-160, 2005.
- GOODWIN, S. M.; JENKS, M. A. Plant cuticle function as a barrier to water loss. In: JENKS, M. A.; HASEGAVA, P.M. (Eds). **Plant abiotic stress**. EUA: Blackwell Publishing, 2005, p. 14-36.
- GRIGORE, M. N.; IVANESCU, L.; TOMA, C. **Halophytes: An Integrative Anatomical Study**. New York: Springer International Publishing, 2014.
- HARRIS, T. M. **The Yorkshire Jurassic flora V, Coniferales**. London: Trustees of the British Museum, 1979.
- HEER, O. **Contributions à la flore fossile du Portugal**. Lisbon: l'Académie royale des sciences, 1881.

HEIMHOFER, U.; HOCHULI, P. A. Early Cretaceous angiosperm pollen from a low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 161, n. 3, p. 105-126, 2010.

IANNUZZI, R.; VIEIRA, C. E. L. **Paleobotânica**. Porto Alegre: Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2005.

IAWA COMMITTEE. IAWA list of microscopic features for softwood identification. **IAWA Journal**, v. 25, p. 1-70, 2004.

KARAKITSIOS, V.; KVAČEK, Z.; MANTZOUKA, D. The first plant megafossil in the Early Jurassic of Greece: *Brachyphyllum* (Coniferales) from the Lower Posidonia Beds (Toarcian) in the Ionian zone (NW Greece) and its palaeogeographic implications. **Neues Jahrbuch Geol Paleontologie**, v. 278, n. 1, p. 79-94, 2015.

KVAČEK, J., BARRÓN, E., HEŘMANOVÁ, Z., MENDES, M. M., KARCH, J., ŽEMLIČKA, J., & DUDÁK, J. Araucarian conifer from late Albian amber of northern Spain. **Papers in Palaeontology**, v. 4, n. 4, p. 643-656, 2018.

KELLNER, A. W. A. Remarks on Brazilian dinosaurs. **Memoirs of the Queensland Museum, Brisbane**, v. 39, n. 3, p. 611-626, 1996.

KENDALL, M. W. On five species of *Brachyphyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Wiltshire. **Anais e Revista de História Natural**, v. 14, p. 225-251, 1947.

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

KUNZMANN, L.; MOHR, B. A.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; WILDE, V. Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. **Fossil Record**, v. 9, n. 2, p. 213-225, 2006.

LANDON, J. Interpreting Modern and Paleo-Environments by Analysis of Water-Stress in Xylem: Examples from Nebraska and Arkansas. **Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies**, v. 16, p. 51-61, 1988.

LIMA, F. J. D. **Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da formação Romualdo, cretáceo inferior da Bacia do Araripe**. 2013. 75 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2013.

LIMA, M. R. **Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil)**. 1978. 397 f. Tese (Doutorado em Geociências), Universidade de Sao Paulo, São Paulo, 1978.

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.

MAISEY, J. G. Fossil plants. In: MAISEY, J. G. (Eds). **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**. Neptune City: Tfh Publications Incorporated. 1991, p. 414-419.

MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Palaeontology**, v. 31, p. 1-18, 1988.

MARTILL, D. M. The significance of the Santana Biota. In: Atas, I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do nordeste, 1990, Crato. **Anais**, Crato: Universidade Regional do Cariri, 1990, p. 241-252.

MARTINE, A. M. **Reconstituições de cenários paleoambientais cretácicos: Membro Crato (Formação Santana, Bacia do Araripe) e Formação Adamantina (Bacia Bauru)**. 2013. 131 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, 2013.

MOHR, B. A.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **International Journal of Plant Sciences**, v. 161, n. 6, p. 155-167, 2000.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; LOVERIDGE, R. F. 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: Cambridge University, 2007, p. 537-565.

MOURA, G. J. B.; BARRETO, A. M. F. Aspectos tafonômicos da anurofauna da formação crato, eocretáceo da bacia do araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 16, n. 1, p. 3-15, 2006.

MOURA, G. J. B.; BARRETO, A.; BÁEZ, A. M. **A Biota da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. Olinda: Editora Livro Rápido, 2006.

NEUMANN, V. H. L. **Estratigrafía, sedimentología, geoquímica y diagénesis de los sistemas lacustres aptiense-albienses de la Cuenca de Araripe (Nordeste de Brasil)**. 1999. 244 f. (PhD em Geociências), Universitat de Barcelona, Thesis, 1999.

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

PASSALIA, M. G. 2009. Cretaceous pCO<sub>2</sub> estimation from stomatal frequency analysis of gymnosperm leaves of Patagonia, Argentina. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 273, p. 17-24, 2009.

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

PRADO, L. A. C.; PEREIRA, P. A.; SALES, A. M. F.; BARRETO, A. M. F. Taphonomic and paleoenvironmental considerations for the concentrations of macroinvertebrate fossils in the Romualdo Member, Santana Formation, Late Aptian–Early Albian, Araripe Basin, Araripina, NE, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 62, p. 218-228, 2015.

RAAB, M.; HOROWITZ, A.; CONWAY, B. H. *Brachyphyllum lorchii* sp. nov. from the Upper Jurassic of Israel. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 46, p. 227-234, 1986.

RAAFAT, A.; HABIB, S. A.; EL-SHAMI, I. Z.; EL-ANTABLY, H. M. The effect of salinity on the anatomical features of tomato plants. **Ann Agric Sci**, v. 36, p. 307-321, 1991.

RUNDEL, P. W.; STECKER, R. E. Morphological adaptations of tracheid structure to water stress gradients in the crown of *Sequoiadendron giganteum*. **Oecologia**, v. 27, p. 135-139, 1977.

SAPORTA, G. *Paléontologie française: Plantes jurassiques*. Masson, 1884.

STEWART, P. *Cupressus dupreziana*, threatened conifer of the Sahara. **Biological Conservation**, v. 2, n. 1, p. 10-12, 1969.

STOCKEY, R. A. The Araucariaceae: an evolutionary perspective. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, p. 133-154, 1982.

STOCKEY, R. A. Mesozoic Araucariaceae: morphology and systematic relationships. **Journal of Plant Research**, v. 107, p. 493-502, 1994.

SUCERQUIA, P. A. **Taxonomia, modos de preservação e fitogeografia de Coníferas aptianas da região Paleoequatorial da América do Sul**. 2013. 86 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

THÉVENARD, F.; GOMEZ, B.; DAVIERO-GOMEZ, V. Xeromorphic adaptations of some Mesozoic gymnosperms. A review with palaeoclimatological implications. **Comptes Rendus Palevol**, v. 4, n. 1, p. 67-77, 2005.

TRAVERSO, N. E. *Brachyphyllum baqueroense* otra nueva conifera de la Formación Baquero, cretácico de Santa Cruz. **Ameghiniana**, v. 5, n. 10, p. 374-378, 1968.

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

VAN DER HAM, R. W. J. M.; VAN KONIJNENBURG-VAN C. J. H. A.; DORTANGS, R. W.; HERNGREEN, G. F. W.; VAN DER BURGH, J. *Brachyphyllum patens* (Miquel) comb. nov. (Cheirolepidiaceae?): remarkable conifer foliage from the Maastrichtian type area (Late Cretaceous, NE Belgium, SE Netherlands). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 127, p. 77-97, 2003.

WARREN, L. V.; VAREJÃO, F. G.; QUAGLIO, F.; SIMÕES, M. G.; FURSICH, F. T.; POIRÉ, D. G.; CATTO, B.; ASSINE, M. L. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Facies**, v. 63, 2017.

YABE, A.; KUBOTA, K. *Brachyphyllum obesum*, newly discovered thermophilic conifer branch from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group, Central Japan. **Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum** v. 3, p. 23-29, 2004.

### 3 MANUSCRITO II

**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**

**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**

Maria Edenilce Peixoto Batista<sup>1\*</sup>, Delmira da Costa Silva<sup>2</sup>, Marcos A. F. Sales<sup>3</sup>, Artur A. Sá<sup>4,5</sup>, Antônio A. F. Saraiva<sup>6</sup>, Maria Iracema Bezerra Loiola<sup>7</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Ceará, Brazil, <sup>2</sup> Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Santa Cruz, Bahia, Brazil, <sup>3</sup> Programa de Pós Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil, <sup>4</sup> Departamento de Geologia, Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Vila Real, Portugal, <sup>5</sup> Centro de Geociências, Universidade de Coimbra, Coimbra, Portugal, <sup>6</sup> Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Regional do Cariri, Crato, Ceará, Brazil, <sup>7</sup> Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Ceará, Brazil

**Abstract**

*Pseudofrenelopsis* and *Brachyphyllum* are two conifers that were part of the Lower Cretaceous (Aptian) taphoflora of the Crato Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. The former genus includes, so far, *P. capillata* and indeterminate species, whilst the latter is mainly represented by *B. obesum*, the most common plant megafossil recovered from that stratigraphic unit. Here, the stem and leaf anatomy of *Pseudofrenelopsis* sp. and *B. obesum* specimens is revisited, including the first report of some epidermal and vascular traits for both taxa from the Crato Formation. Along with its paleoecological significance, the new data suggest the presence of more than one *Pseudofrenelopsis* species in the Aptian taphoflora of the Araripe Basin and further support the taxonomic placement of *B. obesum* within Araucariaceae.

## Introduction

During most of the Mesozoic, landscapes were dominated worldwide by gymnosperms. Throughout the Upper Cretaceous, the gymnosperm-dominated floras became restricted mainly to high latitudes as they were gradually replaced by angiosperms, whose evolutionary radiation had begun in low latitudes during the Lower Cretaceous and then extended globally (MEYEN, 1987; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; BERENDSE; SCHEFFER, 2009; BIFFIN *et al.*, 2012).

*Pseudofrenolopsis* and *Brachyphyllum* are two conifers among the most abundant and diverse gymnosperms of the Mesozoic with their demise at the end of the Cretaceous (ASH, 1973; ALVIN, 1982; VAN DER HAM *et al.*, 2003; TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009). The first genus is placed in Cheirolepidiaceae, a family commonly regarded as xeromorphic due to its morphology and anatomy adapted to arid climates (WATSON, 1988; WATSON; ALVIN, 1999). However, the second one was already attributed to different families, like Araucariaceae, Cheirolepidiaceae, Cupressaceae, and Podocarpaceae, making difficult the taxonomic placement of the about fifty species of this genus (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009). For instance, some *Brachyphyllum* species, like *B. mamillare* Lindley and Hutton, were classified as Araucariaceae, based on leaf and cuticle features (HOLLICK; JEFFREY, 1906; KENDALL, 1949). Whereas, other species, like *B. crucis* Kendal, *B. patens* (Miquel) and *B. ardenicum* Harris, show affinity with Cheirolepidiaceae (VAN DER HAM *et al.*, 2003; KENDALL, 1947; HARRIS, 1979).

The aforementioned genera are found together both in the Aptian Crato and the Albian Romualdo Formations of the Santana Group (Araripe Basin, northeastern Brazil), represented by *P. capillata* Sucerquia, Bernardes-de-Oliveira et Mohr, *B. castilhoi* Duarte and *B. obesum* Heer, along with indeterminate species (HEER, 1881; DUARTE, 1985; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). Particularly, the latter species is the most common taxon among the plant remains from both formations. It was originally described from the Aptian of the Almargem Basin, Portugal, with further records from different places of the world, like the United Kingdom, China, and Japan (HEER, 1881; SEWARD, 1895; CAO, 1994; YABE; KUBOTA, 2004). Morphological evidence suggests *B. obesum* either as a member of Araucariaceae or Cheirolepidiaceae (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; SUCERQUIA, 2006; SUCERQUIA, 2013), a matter of controversy between authors regarding the taxonomic diversity of the Araripe Basin. In this sense, Kunzmann *et al.*

(KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004) placed *B. obesum* in Araucariaceae, describing anatomical traits that supported their taxonomic proposal. On the other hand, Sucerquia (SUCERQUIA, 2006) supported the attribution of *B. obesum* to Cheirolepidiaceae based on morphological features shared with non-frenelopsid members of this family and the local abundance of *Classopollis*-type pollen. Nevertheless, these authors also mentioned the necessity of more evidence in order to further corroborate their inference.

Anatomical features of vegetative plant organs can be added to the external morphological traits, helping to solve taxonomic disputes (METCALFE; CHALK, 1983; IAWA, 2004; PHILIPPE; BAMFORD, 2008). For instance, vascular structures, like growth rings, tracheids, and intercellular canals, and epidermal features are often used for that purposes (KERP, 1990; IAWA, 2004; PHILIPPE; BAMFORD, 2008). However, probably due to aspects related to the preparation of samples and the obtainment of good results, transverse sections, for example, are less often used in paleobotanical studies with fragile remains, limiting the recovered amount of data on some important features (AXSMITH, 2006). In fact, this technique is more common in studies with large permineralized trunks (PIRES; GUERRA-SOMMER, 2011; CONCEIÇÃO *et al.*, 2016).

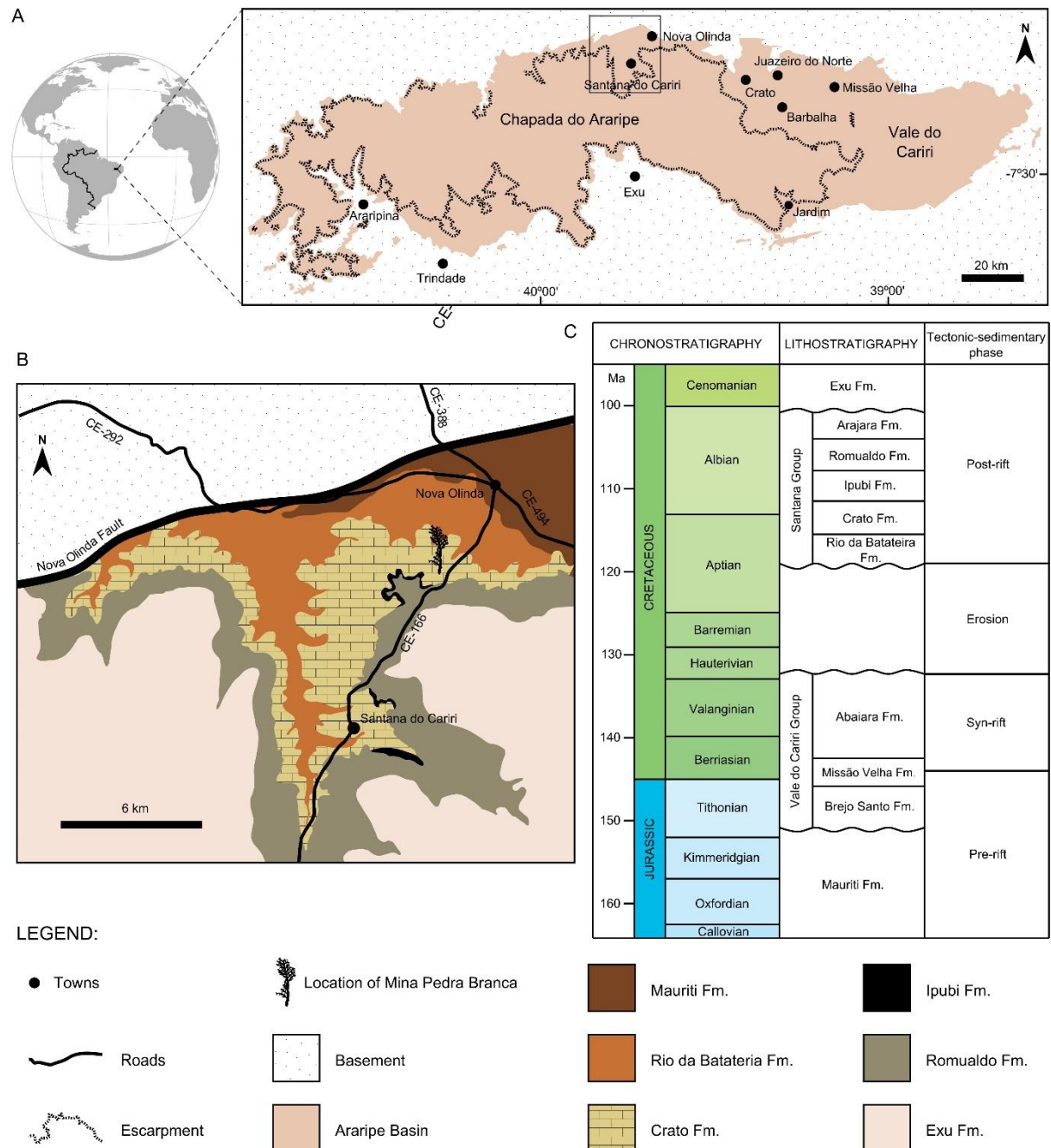
In this work, we present additional data on the anatomy of *B. obesum* and *Pseudofrenelopsis* sp. branches from the Crato Formation of the Araripe Basin based on new specimens. Although focusing mainly on vascular traits, our study also comprises epidermal structures. The new information contributes to the knowledge on the anatomy of these conifers and supports the presence of more than one *Pseudofrenelopsis* taxa in the Araripe Basin and corroborates the taxonomic placement of *B. obesum* in Araucariaceae.

### **Geological Setting**

The Araripe Basin is located in the central part of the Borborema Tectonic Province and extends throughout the Brazilian states of southern Ceará, northwestern Pernambuco, and eastern Piauí (Fig 1). It is the most extensive intracratonic basin of northeastern Brazil and covers an area of about 9,000 km<sup>2</sup> (ASSINE, 1992; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Geomorphologically, its main features are a plateau and a valley called as Chapada do Araripe and Vale do Cariri, respectively, where crops out a rich fossiliferous deposit known as the Santana Group (NEUMANN; CABRERA, 1999; VALENÇA; NEUMANN;



MABESOONE, 2003). This group is part of the post-rift sequence comprising the Rio da Batateira, Crato, Ipubi, Romualdo, and Arajara formations and is regarded as Aptian–Albian in age (NEUMANN, 1999; NEUMANN; CABRERA, 1999; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003) (but for a different stratigraphic proposal see, for instance, (ASSINE, 1992; ASSINE, 2007).



**Fig 1. Geology and stratigraphy of the Araripe Basin, northeastern Brazil.** (A) Geographical location of the Araripe Basin and its main geomorphological features. (B) Simplified geological map of the area indicated by the rectangle in (A). (C) Stratigraphic scheme of the Araripe Basin. (A) is modified from Alroy (2016) and Assine (2007), whereas (B) and (C) are based on Matill (2007) and Valença *et al.*, (2003), respectively.

Particularly important for this study, the Crato Formation consists of finely laminated limestones, locally displaying gentle undulations with wave truncations and indicating a lacustrine carbonate depositional environment, typical of calm waters with episodic high-energy events (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). This formation has yielded many fossil specimens, including invertebrates, vertebrates, plants, trace fossils, and palynomorphs, which together indicate a probable upper Aptian age for this unit (VIANA; NEUMANN, 2002). Fishes are abundant, especially the occurrence of the genus *Dastilbe*, generally preserved by pyritization, limonitization or carbonization processes (VIANA, 1993; VIANA; NEUMANN, 2002). In general, the taphoflora of the Crato Formation is quite diverse, being represented by sphenophytes, lycophytes, monilophytes, gnetaleans, conifers, and angiosperms (MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007). Among the conifers are represented the families Cheirolepidiaceae and Araucariaceae, both characterized by large trees (MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007; BARRAL *et al.*, 2016).

## Materials and Methods

The studied material comprises specimens housed at the Laboratório de Paleontologia of the Universidade Regional do Cariri (LPU), Crato Municipality, and Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (MPSC), Santana do Cariri Municipality, both located in the state of Ceará, Brazil. It includes a stem of *Pseudofrenelopsis* sp. (LPU 312 PL) and fragments of leaves and stems of *Brachyphyllum obesum* (LPU 242 PL, MPSC PL 551, 580, and 802) from the Crato Formation of the Araripe Basin. All the specimens were collected at Mina Pedra Branca, a limestone quarry located between Santana do Cariri and Nova Olinda (Fig 1B).

For sectioning, were selected the best three-dimensionally preserved fragments. As the material is, in general, brittle and can easily be fractionated, an epoxy resin (RQ-01 00/RF, Alpha Resiqualy®) was used for cold impregnation of the fragments, which were, then, kept for about 48 hours at room temperature. The slices were prepared only after the impregnation process.

The analysis of the anatomy of the stem fragments in radial longitudinal and transverse sections were performed with the HITACHI® Scanning Electron Microscope, Model TM3000,

at the Laboratório de Microscopia Eletrônica of the Universidade Federal do Ceará, Fortaleza Municipality, Brazil. In order to investigate the intervacular and cross-field pits and the stomatal arrangement, the remaining material was processed and analyzed both at the Central Analítica of the Universidade Federal do Ceará and Centro de Microscopia Eletrônica of the Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus Municipality, Brazil. At the former institution, remains were attached to stubs with carbon tape and covered with a 20-nm thick gold layer and, then, analyzed under the Scanning Electron Microscope INSPECT 50, FEI Company. At the latter, samples of fossil fragments were attached to stubs with carbon tape and covered with a 30-nm thick gold layer and, later, observed under the Scanning Electron Microscope Quanta 250kV, FEI Company.

## Results

### Systematic paleontology

Cheirolepidiaceae Takhtajan

*Pseudofrenelopsis* (Nathorst) emend. Watson

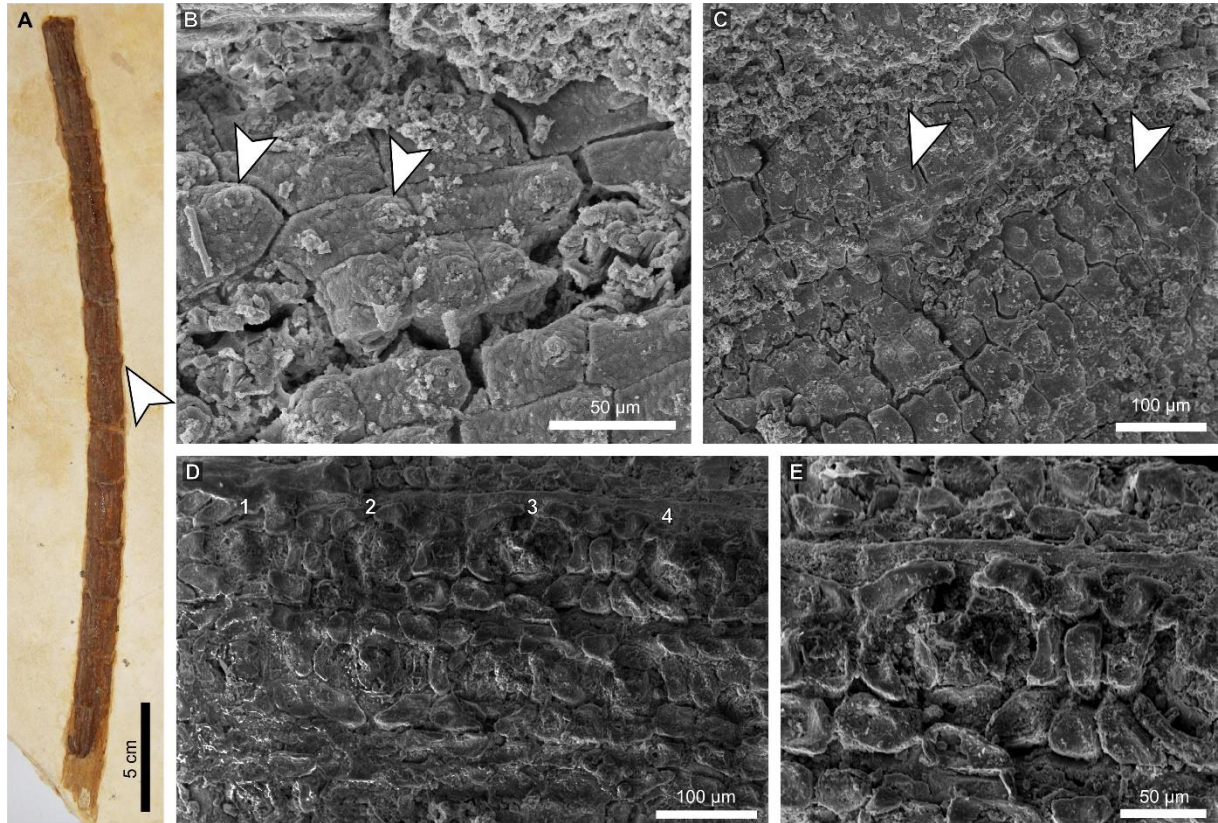
*Pseudofrenelopsis* sp.

**Studied material.** LPU 312 PL (Figs 2-4).

### Description

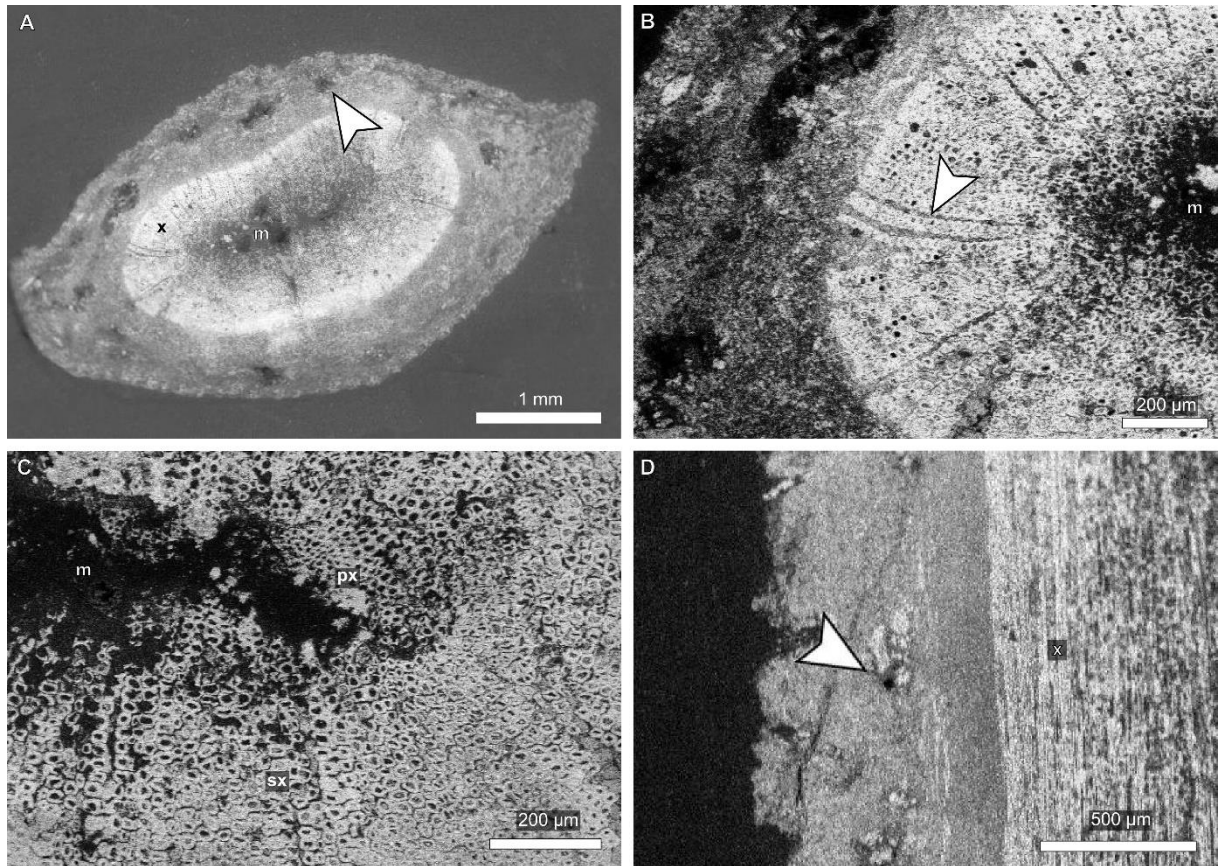
Specimen LPU 312 PL is an unbranched stem fragment of *Pseudofrenelopsis* sp. measuring 6 mm in width and 120 mm in length (Fig 2A). Leaves were not preserved, but their insertion points can be seen, indicating one leaf per node in a spiral phyllotaxy, a typical feature of that genus. On average, internodes are 10 mm in length. Under SEM analyses, it was possible to observe epidermal cells arranged in longitudinal rows. Those cells at the base of the internodes are either rectangular or square in shape and bear a projection at one of their ends, which characterizes them as papillate (Fig 2B and 2C). Also, there are stomata arranged in longitudinal rows, which are intercalated with two or three rows of ordinary epidermal cells with heavily cutinized anticlinal walls (Fig 2D). In each stomatal row, stomatal apparatus are often separated by two or three ordinary epidermal cells. Among these, those close to the stomata do not bear papillae. Classified as actinocytic, stomatal apparatus are rounded in shape

and have an average of five subsidiary cells, which likely bore papillae that, in turn, gave a stellate pattern to the stomatal pits (Fig 2E). It was not possible to determine the orientation of the stomatal pits insofar as they were covered by diagenetic materials. At the bases of the internodes, stomata are absent.



**Fig 2. Epidermal features of a *Pseudofrenelopsis* sp. stem from the Crato Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil.** (A) Specimen LPU 312 PL. (B and C) Papillate epidermal cells from the internode basal region. (D) Stomatal rows from the internode middle region. (E) Detail of a stellate stomatal pit and ordinary epidermal cells without papillae. Arrows point to the insertion point of one leaf (A) at the node and papillae (B and C). Numbers refer to four stomatal apparatus in a single row.

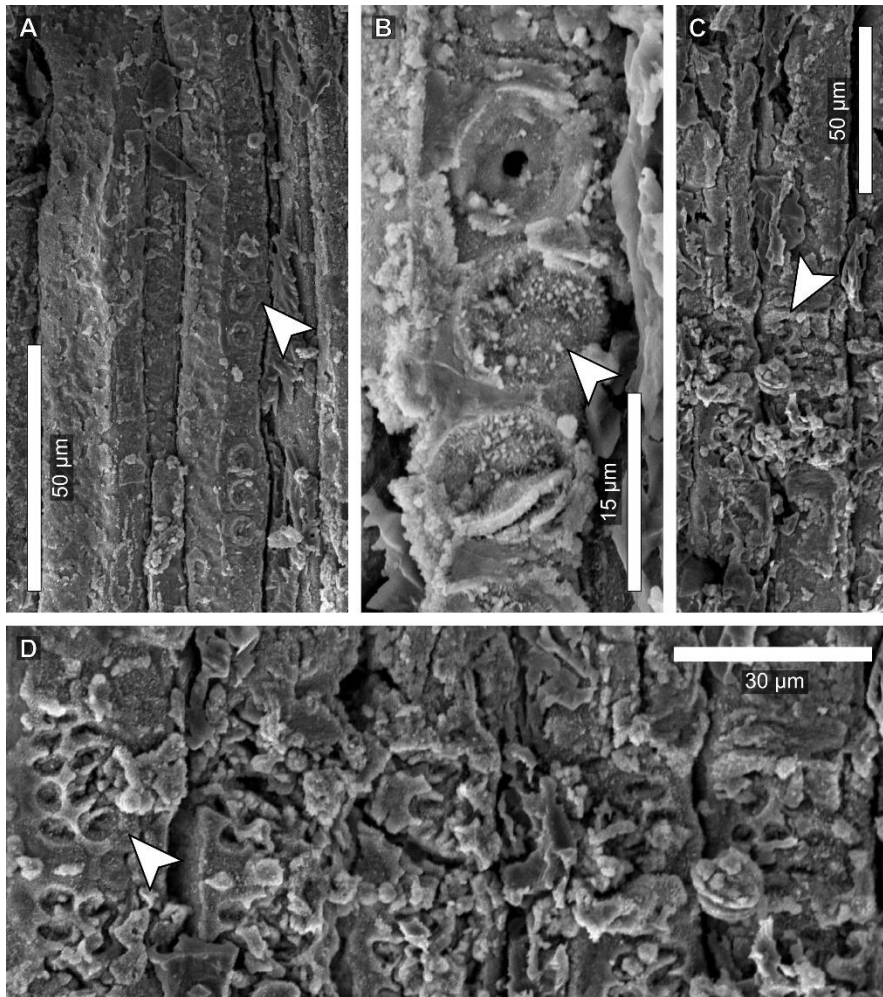
Stem samples analyzed in transverse sections showed an ample cortical region with secretory canals (Fig 3A). It is also possible to see the medullary region, the secondary xylem formed by angular (square) tracheids and narrow parenchyma rays (Fig 3B).



**Fig 3. Vascular features of a *Pseudofrenelopsis* sp. stem from the Crato Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil.** (A) Transversal section of the stem. (B) Close view of the xylem region. (C) Close view of the medullary region, from which tracheid diameters decrease gradually in the secondary xylem. (D) Longitudinal section of the stem. Arrows point to secretory canals (A and D) and a parenchyma ray (B). The abbreviations “m”, “x”, “px”, and “sx” refer to the medullary, xylem, primary xylem and secondary xylem regions, respectively.

The presence of different growth patterns of the xylema is noticed, which succeed each other gradually. In the primary xylem, tracheids are more compact close to the medulla, with few intercellular spaces and reduced diameters (Fig 3C). However, in the secondary xylem, younger cells, close to the cambium, have reduced lumina, due to the thickening of their walls, and few intercellular spaces. In radial longitudinal view, secretory canals were seen in the cortical region (Fig 3D).

In the longitudinal section, latewood tracheids were observed with reduced intercellular space, whereas the earlywood presented more spaced cells. Some tracheids present two sub-radial facets (Fig 4A) and have round and areolate intervascular pits arranged in a single row, with preserved membranes (Fig 4B). Each cross field presents around ten pits, which are distributed in five or six contiguous layers and have opposite or (rarely) alternate arrangement and round openings (Fig 4C and 4D).



**Fig 4.** Vascular features of a *Pseudofrenelopsis* sp. stem from the Crato Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. (A) Longitudinal view of a tracheid with pits on one of its sub-radial facets. (B) Detail of an areolate pit with its preserved membrane. (C) A cross field. (D) Detail of cross-field pits. Arrows point to tracheid pits (A), a preserved membrane (B), a cross field (C), and opposite pits (D).

### Systematic paleontology

Araucariaceae Henkel et Hochstetter

*Brachyphyllum* Lindley et Hutton emend. Harris

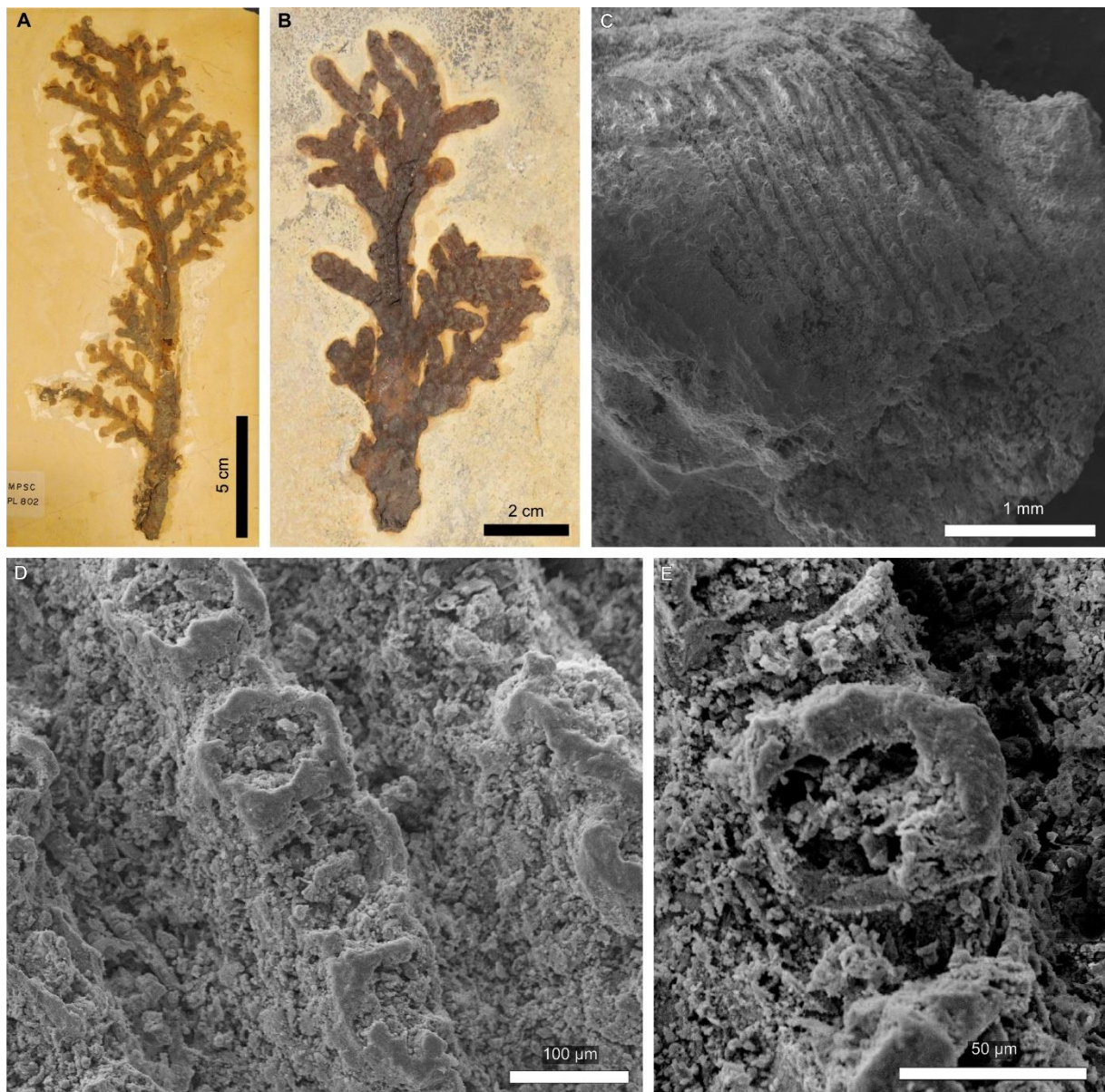
*Brachyphyllum obesum* Heer sensu Duarte

**Studied material.** LPU 242 PL, MPSC PL 551, 580, and 802 (Figs 5 and 6).

### Description

*Brachyphyllum obesum* samples comprise leafy branches with alternate branching pattern and length varying between 150 and 200 mm (Fig 5A and 5B). Leaves are scale-like,

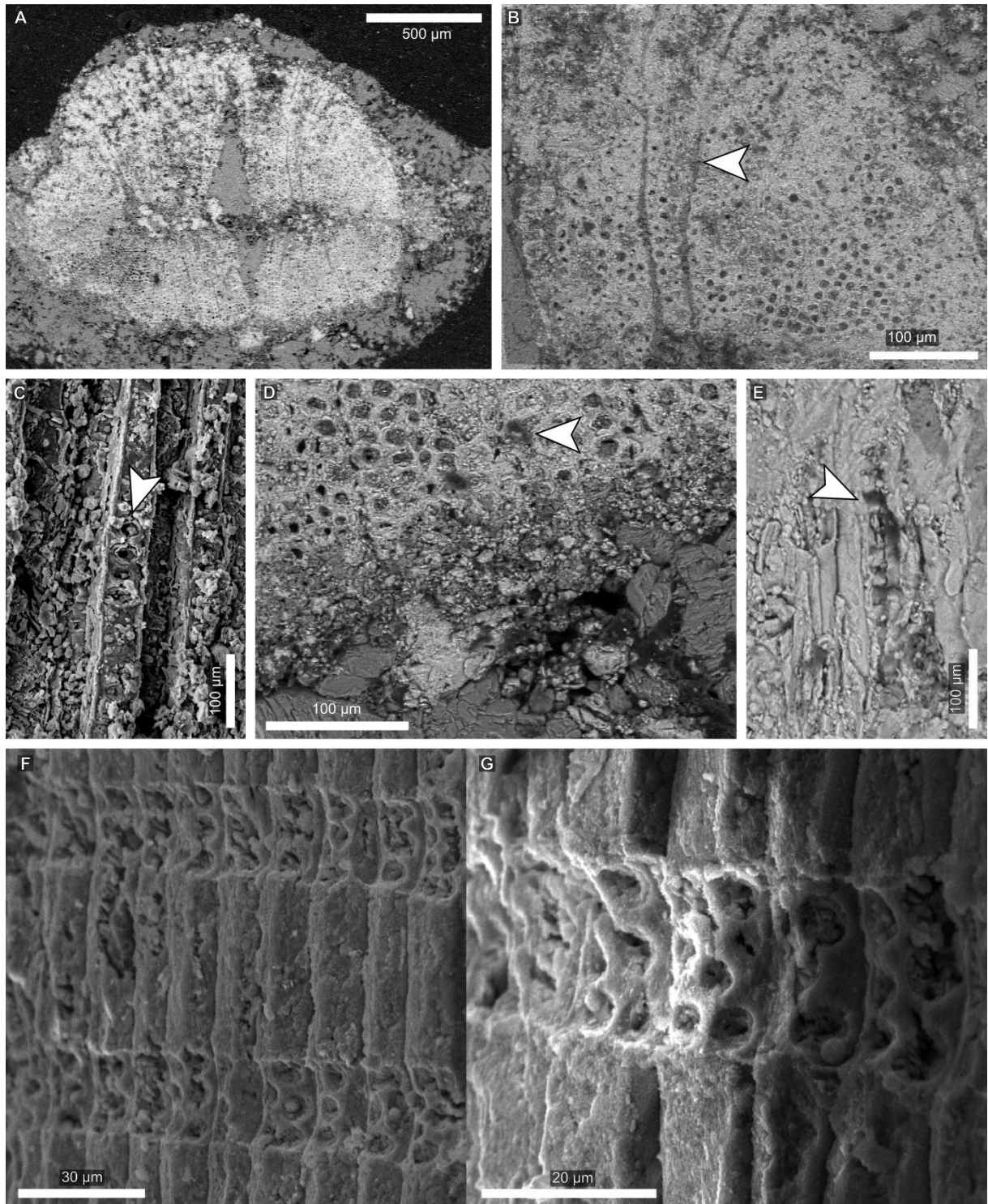
rhomboid, abaxially striated, imbricate, and helically arranged, as typical of *B. obesum*. From the analysis of *B. obesum* specimens, it was possible to observe stomata on the abaxial side, which are arranged in continuous longitudinal rows (Fig 5C). Stomata are rounded to oval in shape (Fig 5D). The anticlinal walls of the subsidiary cells looked prominent, but the guard cells were not preserved. However, these were possibly sunken as in other *Brachyphyllum* specimens, including *B. obesum* (e.g., [13,21]). Despite the poor preservation, which did not allow the observation of ordinary epidermal cells, the stomatal apparatus suggest that their ostioles were transversal in relation to the stomatal rows (Fig 5D and 5E). In the stem, epidermal structures were, in general, not observable, insofar as the scale-like leaves covered them completely and internode spaces were considerably short.



**Fig 5. Epidermal features of *Brachyphyllum obesum* leafy branches from the Crato Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil.** (A) Specimen MPSC PL 802. (B) Specimen LPU 242 PL. (C) Striated scale-like leaves of MPSC PL 802. (D) Stomata of MPSC PL 802 arranged in prominent longitudinal rows. (E) Detail of a stomatal apparatus of MPSC PL 802 with a possible transversal pit.

In transverse sections, the cortical region was not very thick. The medullary region was compressed, which may have been due to taphonomic processes (Fig 6A). The xylem is composed by oval to rounded tracheids with uniform diameters and few or no intercellular space. Their walls were thin and their lumina, ample. There is no evidence of different growth patterns. Narrow parenchyma rays were observed and were likely uniseriate (Fig 6B). In radial longitudinal sections, tracheids also showed uniseriate and areolate pits and angular outlines (Fig 6C). There were resin plugs in the xylem (Fig 6D) and wall thickenings in the tracheids could be seen longitudinally (Fig 6E). Cross fields are of the araucarioid type and each of them presents five to eight alternate pits distributed in three or four layers but with a tendency for crowding (Fig 6F and 6G).





**Fig 6. Vascular features of *Brachyphyllum obesum* branches from the Crato Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil.** (A) Transversal section of the stem showing the cortical, xylem, and compressed medullary regions of LPU 242 PL. (B) Detail of the xylem region of LPU 242 PL in transversal view and the uniformly sized tracheids. (C) A tracheid facet of MPSC PL 580 with areolate pits. (D) Close view of the xylem region of LPU 242 PL, including resin plugs. (E) Longitudinal view of a tracheid of LPU 242 PL and its wall thickening. (F) Araucarioid cross fields of MPSC PL 580. (G) Detailed of the araucarioid cross-field pits of MPSC PL 580. Arrows

point to a uniseriate parenchyma ray (B), a tracheid pit (C), a resin plug (D), the wall thickening of a tracheid (E), cross fields (F), and cross-field pits (G).

## Discussion

### Significance of *Pseudofrenelopsis* anatomical features

The Brazilian record of *Pseudofrenelopsis* comes from the Lima Campos (MUSSA *et al.*, 1991) and Araripe basins where only *P. capillata* was identified so far (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). However, given that most *Pseudofrenelopsis* species are diagnosed by epidermal anatomical structures and studies focusing on them are relatively scarce regarding northeastern Brazilian specimens, the number of species was possibly greater.

Specimen LPU 312 PL, attributed to *Pseudofrenelopsis* sp., shared many features with other congeneric species. For instance, papillate epidermal cells are among the observed features of *P. capillata*, *P. dalatzensis*, *P. papillosa*, *P. varians*, *P. parceramosa*, *P. nathorstiana*, and *P. liupanshanensis* (WATSON, 1977; SRINIVASAN, 1995; ZHOU, 1995; AXSMITH, 2002; YANG *et al.*, 2009; DU *et al.*, 2014; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015) (Table 1). However, in the middle region of the internodes of LPU 312 PL, where the concentration of stomata was higher, there was no papilla in ordinary epidermal cells, differing from the aforementioned species. Furthermore, *P. guixiensis*, *P. gansuensis*, and *P. intermedia* do not have papillae in the internode region (ZHOU, 1983; YANG; DENG, 2007; SUN *et al.*, 2011; 49–51).

Table 1. Comparison of epidermal features of known *Pseudofrenelopsis* species.

| Species                   | Number of leaves per node | Ordinary cells of the epidermis of the internode | Number of subsidiary cells | Subsidiary cells                       | Shape of the stomata                         | References   |
|---------------------------|---------------------------|--|----------------------------|--|--|--|
| <i>P. varians</i>         | 1                         | With papillae and hairs                          | 4-9                        | With papillae overhanging stomatal pit | Rounded or sub-rounded,                      | (NEUMANN, 1999)  |
| <i>P. dalatzensis</i>     | 1                         | With papillae and hairs                          | 5-6                        | With papillae overhanging stomatal pit | Rounded to elliptical, actinocytic, stellate | (MUSSA <i>et al.</i> 1991; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2014) |
| <i>P. papillosa</i>       | 1                         | With papillae                                    | 4-8                        | With papillae overhanging stomatal pit | Rounded                                      | (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2014)                           |
| <i>P. nathorstiana</i>    | 1-2                       | With papillae                                    | 4-7                        | With papillae                          | Rounded, usually monocyclic                  | (NEUMAN; CABRERA, 1999)  |
| <i>P. liupanshanensis</i> | 1                         | With papillae                                    | 5-6                        | With papillae                          | Rounded or sub-rounded, haplocheilic         | (NG, 2013)   |
| <i>P. glabra</i>          | 1                         | Without papillae or hairs                        | 6-8                        | With papillae overhanging stomatal pit | Rounded                                      | (RAAB; HOROWITZ; CONWAY, 1986)   |
| <i>P. guixiensis</i>      | 1                         | Without papillae                                 | 4-6                        | With papillae                          | Rounded or subrounded, haplocheilic          | (PHILIPPE; BAMFORD, 2008)  |

|                        |   |  |      |  |  |   |
|------------------------|---|--|------|--|--|---|
| <i>P. gansuensis</i>   | 1 | Without papillae or hairs  | 6-9  | Without papillae                                   | Elliptical to sub-rounded, actinocytic | (PIRES; GUERRA-SOMMER, 2011)  |
| <i>P. heishanensis</i> | 1 | Usually without papillae or hairs                                      | 5-7  | With papillae overhanging stomatal pit             | Elliptical to sub-rounded, stellate    | (MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2014)  |
| <i>P. parceramosa</i>  | 1 | With papillae (variable)   | 4-6  | With or without papillae protruded to stomatal pit | Elliptical or rounded                  | (HOLLICK; JEFFREY, 1906; RAAB; HOROWITZ; CONWAY, 1986; MUSSA <i>et al.</i> 1991; SAIKI, 1999) |
| <i>P. capillata</i>    | 1 | With papillae and long hairs   | 5-6  | With papillae overhanging stomatal pit             | Elliptical to rounded                  | (CONCEIÇÃO <i>et al.</i> , 2016)  |
| <i>P. intermedia</i>   | 1 | Without papillae or hairs  | 6-11 | Without papillae                                   | Rounded or sub-rounded, haplocheilic   | (POOLE; CANTRILL, 2001)   |
| LPU 312 PL             | 1 | With papillae, except in the region where the stomata are concentrated | 5    | Not observed                                       | Rounded, stellate, actinocytic         | (THIS PAPER)  |

Despite the differences highlighted above, the actinocytic stomata seen in LPU 312 PL are also found in *P. gansuensis* and *P. dalatzensis* (ZHOU, 1995; YANG; DENG, 2007; YANG *et al.*, 2009). Subsidiary cells, in number of five, are similar to those of *P. capillata*, *P. dalatzensis*, and *P. liupanshanensis* (YANG *et al.*, 2009; DU *et al.*, 2014; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). Despite subsidiary cells being only partially preserved, it was possible to see the stellate opening formed by the contact between them. This type of opening is quite common in *Pseudofrenelopsis* species and seems to be a natural consequence of the presence of papillae in the subsidiary cells, as observed *P. heishanensis*, and *P. dalatzensis* (ZHOU, 1995; YANG *et al.*, 2009). In fact, papillate subsidiary cells are common in *Pseudofrenelopsis* species, except for *P. gansuensis* and *P. intermedia* (ZHOU, 1983; YANG; DENG, 2007). Papillae are common xeromorphic features of plants living under semi-arid climates and reduce the loss of water (FAHN; CUTLER, 1992). On the other hand, it was not possible to observe any guard cell, what precludes any inference on the orientation of the stomatal pits of the specimen described here.

Most studies on *Pseudofrenelopsis* did not focus on vascular structures, which may be related to the type of preservation of the analyzed species. Nevertheless, works like those of Zhou (1983), Axsmith (2006), Hill *et al.*, (2012), Sucerquia, Bernardes-De-Oliveira and Mohr, (2015) and showed some vascular features of fossilized specimens, and so does Alvin (1981), who also presented data on the wood of silicified specimens. Such data are very important for ecological studies and can be quite informative regarding taxonomy (GRIGORE; IVANESCU; TOMA, 2014).

As *P. parceramosa* and *P. intermedia* (ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; ZHOU, 1983; AXSMITH, 2006; HILL *et al.*, 2012), LPU 312 PL presented tracheids arranged in longitudinal rows, but growth rings were not as well marked as those reported by the aforementioned studies. This fact is likely due to the developmental stage of the stem, which might have been young given that it was relatively thin (6 mm) and, hence, latewood cells were at the initial developmental stages. This can be observed in Fig 3C, where the cells closer to the cambial zone (earlywood) were more compact and had both reduced diameters and thicker walls. The transition from earlywood to latewood seemed to have been gradual, differing from the condition reported for *P. parceramosa* and *P. intermedia* (ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; ZHOU, 1983; AXSMITH, 2006; HILL *et al.*, 2012) (Table 2). This feature might have been partially related to the availability of water resources and is not very appropriate for

taxonomic purposes (KOZLOWSKI, 1971). On the other hand, in the cortical region, secretory canals, here reported, were not observed in previous works.

Table 2. Comparison of stem anatomical features of *Pseudofrenelopsis* species.

| Species               | Growth ring                                | Intervascular pitting                            | Cross-field type                                | Number of pits per cross field | Number of layers of cross-field pits | Secretory canals in the cortical region | References   |
|-----------------------|--|--|---|--------------------------------|--------------------------------------|---|--|
| <i>P. parceramosa</i> | Distinct, abrupt transition                | Mostly uniseriate (rarely alternately biseriate) | Cupressoid                                      | 6-11                           | 2-5                                  | Absent                                  | (HOLLIC; JEFFREY, 1906; RAAB; HOROWITZ; CONWAY, 1986; SAIKI, 1999) |
| <i>P. capillata</i>   | Not informed                               | Uniseriate, areolate                             | Cupressoid                                      | More than 10                   | Not informed                         | Not informed                            | (CONCEIÇÃO <i>et al.</i> , 2016)                                   |
| <i>P. intermedia</i>  | Distinct, abrupt transition                | Uniseriate, areolate                             | Cupressoid                                      | 4-6                            | 2-3                                  | Not informed                            | (POOLE; CANTRIL, 2001)   |
| LPU 312 PL            | Gradual transition, little distinguishable | Uniseriate, areolate                             | Intermediary between cupressoid and araucarioid | More than 10                   | 5-6                                  | Present                                 | (THIS PAPER)   |

Due to difficulties faced by Axsmith (2006) for studying thin fragments, he observed only structures of thicker and less fragile specimens. Even so, only few data were gathered. For instance, intervacular pits were seen from the inside of tracheids, hampering observations of the surface. In the present work, tracheids had their surface analyzed, including the preserved membranes, as also reported for *P. parceramosa* (HILL *et al.*, 2012). However, the central portion (torus) of the membranes of this taxon was thicker than in LPU 312 PL. The uniseriate intervacular pits are similar to those of *P. capillata*, *P. parceramosa* and *P. intermedia* (ZHOU, 1983; HILL *et al.*, 2012; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). After the classification of Phillippe and Bamford (PHILIPPE; BAMFORD, 2008), the features seen in LPU 312 PL are typical of the abietinean radial pitting.

In cross fields, *P. parceramosa*, *P. capillata* and *P. intermedia* had cupressoid pits with rounded, elliptical, or oblique openings arranged in opposite fashion and rarely alternate (ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; ZHOU, 1983; AXSMITH, 2006; HILL *et al.*, 2012; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). Also, in *P. intermedia* there were only two to three contiguous layers of pits. On the other hand, in LPU 312 PL, individual pits had almost rounded openings, which are not typical of any category proposed by IAWA Committee (IAWA, 2004), but approach the cupressoid type. However, their arrangement was comparable to the araucarioid type, in which there were ten or more opposite pits per cross-field, distributed in four or five layers with tendency for crowding. The difficulty of attributing the condition of LPU 312 PL to any specific type may be related to the classification of IAWA Committee (IAWA, 2004) based on extant species and/or due to the indistinctness between the araucarioid and cupressoid types after the fossilization (GERARDS *et al.*, 2007).

LPU 312 PL shares many traits with other members of *Pseudofrenelopsis*, but it is characterized by a set of features that makes it well different from the aforementioned taxa, as shown in Tables 1 and 2. Thus, it is reasonable to state that the specimen in question is not *P. capillata*, which supports the inference of more than one *Pseudofrenelopsis* species in the Crato Formation of the Araripe Basin.

### **Significance of *Brachyphyllum obesum* anatomical features**

*Brachyphyllum* branches, despite being the most common plant megafossils in the Araripe Basin, are understudied regarding their anatomy. Rare exceptions, like Kunzmann,



Mohr and Bernardes-De-Oliveira (2004) and Sucerquia (2003, 2006), covered this subject. So far, only two species have been recognized from that basin, *B. obesum*, by far the most abundant one, and *B. castilhoi*, rarely found (DUARTE, 1985).

Some features could not be observed due to the poor preservation of some specimens, so they will not be discussed here. Among the leaf anatomical traits, the shape and arrangement of stomata are noteworthy. A great number of *Brachyphyllum* species resembles *B. obesum* from the Araripe Basin in some aspects. *B. obesum* specimens from the Tetori Group, Japan, described by Yabe and Kubota (2004), had their leaf surface ornamented by longitudinal striations that converged towards the apex. These striations, also present in the Araripe specimens and many other species (*e.g.*, *B. lorchi*, *B. ningshiaense*, *B. obtusum*, *B. squamosum*, *B. negevensis*, *B. expansum*, and *B. scalbiensis*), are more precisely stomatal grooves (KENDALL, 1947, 1949; LORCH, 1968; RAAB; HOROWITZ; CONWAY, 1986; KVAČEK, 2007; DU *et al.*, 2013). In contrast, many other species presented stomata arranged in a random or varied fashion, like *B. patens*, *B. tigrense*, *B. elegans*, *B. pulcher*, and *B. castatum* (TRAVERSO, 1966; LORCH, 1968; WATSON; FISHER; HALL, 1987; VAN DER HAM *et al.*, 2003; KARAKITSIOS; KVAČEK; MANTZOUKA, 2015), or their stomatal rows are not well defined, as in *B. mamillare* and *B. crucis* (KENDALL, 1947). A large number of species with irregularly distributed stomata were attributed to Cheirolepidiaceae, whereas most species with longitudinal stomatal rows were allocated within Araucariaceae (HOLLICK; JEFFREY, 1906; STOCKEY, 1986; VAN DER HAM *et al.*, 2003) (Table 3).

Table 3. Comparison of anatomical features of *Brachyphyllum obesum*, Araucariaceae, and Cheirolepidiaceae.

| Taxon             | Stomatal arrangement                                     | Intervascular pitting                                     | Cross-field type   | Secretory channels in xylem  | Refereces  |
|-------------------|--|---|--------------------|------------------------------|--|
| Cheirolepidiaceae | Usually random or rarely arranged in rows                | Usually uniseriate  | Usually cupressoid | Not informed or absent       | (SEWARD, 1895; HOLLICK; JEFFREY, 1906; THOMPSON, 1912; NEUMANN, 1999; POOLE; CANTRILL, 2001; ASSINE, 2007; CONCEICÃO <i>et al.</i> , 2016; SYAMPUNGANI; GELDENHUYS; CHIRWA, 2010;) |
| Araucariaceae     | Usually in continuous longitudinal rows or rarely random | Often biseriate, alternate, and/or more rarely uniseriate | Araucarioid        | Resin plugs are common       | (HEER, 1881; VIANA, 1993; VIANA; NEUMANN, 2002; MABESOONE, 2003; VAN DER HAM <i>et al.</i> , 2003; BERENDSE; SCHEFFER, 2009; BOUCHE, 2014)   |
| <i>B. obesum</i>  | In continuous longitudinal rows                          | Biseriate, alternate, or uniseriate                       | Araucarioid        | Resin plugs eventually found | (THIS PAPER; CARLQUIST, 1975; GRISSINO-MAYER, 1999; GERARDS <i>et al.</i> , 2007)  |

Most *Brachyphyllum* species from other regions had completely sunken stomatal apparatus (LORCH, 1968; RAAB; HOROWITZ; CONWAY, 1986; VAN DER HAM *et al.*, 2003; DU *et al.*, 2013). Particularly, in *B. obesum* specimens here described, the anticlinal walls of the subsidiary cells were prominent and only the guard cells, which were not preserved, could have been sunken in relation to other epidermal cells, as in *B. mamillare* and *B. stemonium*, schematically represented by Kendal (KENDALL, 1947). This feature is quite common in arid environments, because it avoids a greater loss of water by means of evapotranspiration (SUN *et al.*, 2011; JORDAN *et al.*, 2008). Despite the non-observation of stomatal pits, the general shape of the stomatal apparatus suggest transverse openings, which is in accordance with the specimens analyzed by Kunzmann, Mohr and Bernardes-de-Oliveira (2004).

As mentioned for *Pseudofrenelopsis*, works on wood structures of *Brachyphyllum* are rare (HOLLICK; JEFFREY, 1906; VAN DER HAM *et al.*, 2003), which might be also related to difficulties for processing brittle specimens. The study of Kunzmann, Mohr and Bernardes-de-Oliveira (2004) reported some features of the *B. obesum* xylem, but they did not scrutinize them or present more detailed images. On the other hand, the new specimens here described partially fill in the gap in the knowledge of xylem features of *B. obesum* from the Crato Formation. The described samples show a xylem composed by oval to round tracheids with uniform diameters and few intercellular spaces, being similar to many gymnosperm species, including *B. macrocarpum*, *Araucarioxylon chapmanae*, and *Araucariopitys antarcticus* (HOLLICK; JEFFREY, 1906; POOLE; CANTRILL, 2001). Furthermore, tracheid walls were thin and the lumina were ample, as in *A. chapmanae* and *Ar. Antarcticus* (POOLE; CANTRILL, 2001). However, there is no evidence of different growth patterns, differing from the latter two species but similar to the *B. obesum* specimens figured by Sucerquia (SUCERQUIA, 2013). Particularly, the absence of growth rings might have been related to either the age of the stem, without having gone completely through a seasonal cycle, or a period of water stability (GRISSINO-MAYER, 1999; SYAMPUNGANI; GELDENHUYS; CHIRWA, 2010; NG, 2013).

Pits observed in the studied samples were areolate, as those reported in *B. obesum* (SUCERQUIA, 2013), *B. macrocarpum* (HOLLICK; JEFFREY, 1906), and *B. patens* (VAN DER HAM *et al.*, 2003). In addition, the specimens figured by Sucerquia (SUCERQUIA, 2013) presented biseriate and alternate pits, a common feature of members of Araucariaceae (IAWA, 2004; POOLE; CANTRILL, 2001). Nevertheless, here we reported tracheids bearing uniseriate

pits with angular outlines in *B. obesum*, which were also observed in *Ar. antarcticus* (POOLE; CANTRILL, 2001).

Resin plugs, eventually noticed, are common tracheid features of members of Araucariaceae (IAWA, 2004), whereas wall thickenings are rarer in the fossil record. With respect to the *B. obesum* specimens analyzed here, the observed thickenings resembled those of *B. patens* (VAN DER HAM *et al.*, 2003). On the other hand, each cross field had six or more alternate pits distributed in three or four layers and with a tendency for crowding and, hence, could be classified as of the araucarioid type (IAWA, 2004). However, this condition differs from the average of eleven pits per field reported by Sucerquia (2013).

In general, the taxonomic placement of *B. obesum* specimens from the Araripe Basin has been controversial. They are sometimes allocated in Cheirolepidiaceae, due to morphological resemblances with non-frenelopsid members of this family and the abundance of *Classopollis*-type pollen (SUCERQUIA, 2013; BERNARDES-DE OLIVEIRA *et al.*, 2014). On the other hand, they are also included in Araucariaceae based on morphological and epidermal features (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; SUCERQUIA, 2013; BERNARDES-DE OLIVEIRA *et al.*, 2014). The present study on *B. obesum* from the Crato Formation of the Araripe Basin supports in general its allocation within Araucariaceae based on both epidermal and wood features that are exclusive or more common in this family, like: 1) stomata arranged in longitudinal rows; 2) alternate tracheid pits; 3) presence of resin plugs; 4) araucarioid cross-field pits.

### **Paleoecological significance**

All specimens studied in this contribution show adaptations conditioned by aridity and/or salinity (KUNZMANN; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2004; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). It should be noted that the effects of these factors may be difficult to be distinguished from each other, because the adaptive responses for the water stress in both conditions can be the same (BERNARDES-DE OLIVEIRA *et al.*, 2014; GRIGORE; IVANESCU; TOMA, 2014). In *Brachyphyllum obesum*, the small, imbricate, and appressed leaves were likely responses to the intense solar radiation and water scarcity, reducing the surface for gas exchanges and, hence, the water loss during the evapotranspiration (LEWIS, 1972; BERNARDES-DE OLIVEIRA *et al.*, 2014). Although not preserved,

*Pseudofrenelopsis* sp. (LPU 312 PL) leaves seemed to have been less numerous than those of *B. obesum* as indicated by their insertion points. This fact may suggest that adaptive responses to the water stress of the former conifer were even more extreme than in the latter.

Vascular features might have had also paleoecological implications. For instance, in *Pseudofrenelopsis* sp., the thick tracheid walls could have prevented the collapse of the conducting cells, indicating great tolerance to the water scarcity (CARLQUIST, 1975; TYREE; DAVIS, 1994; LANDRUM, 2006; BOUCHE *et al.*, 2014). Also, the thick membranes between the pits of *Pseudofrenelopsis* sp. could also avoid the embolism of the conducting system, being another indicator of hydraulic safety (SPERRY; TYREE, 1990; TYREE; DAVIS, 1994; BOUCHE *et al.*, 2014). These membranes were not yet reported for *P. capillata*, but they are even thicker in *P. parceramosa*, from the Lower Cretaceous Speeton Clay Formation, especially at their central portion (torus) (HILL *et al.*, 2012). This difference regarding the thickness of the membrane may imply that *P. parceramosa* inhabited areas under more intense water stress than the specimen from the Araripe Basin here discussed.

On the other hand, *B. obesum* tracheids presented less thick walls and greater lumina than those of LPU 312 PL, which could be related to different environmental settings, including the distance from their specific habitats to the depositional environment. However, the evidence at hand is scanty, especially regarding the unknown stratigraphic provenance of the specimens investigated here within the Crato Formation. Thus, other approaches are mandatory in order to test that hypothesis, including comparisons with other taxa, like *P. capillata*.

## **Final Remarks**

This study sheds new lights on the anatomy of stems and leaves of two conifers from the upper Aptian Crato Formation of the Araripe Basin, *Pseudofrenelopsis* sp. and *Brachyphyllum obesum*. For instance, it was described for the first time a *Pseudofrenelopsis* specimen from the aforementioned deposit without papillate epidermal cells in the middle region of the internodes, but with tracheids presenting the abietinean radial pitting and round pits arranged in a pattern intermediary between the cupressoid and the araucarioid types. On the other hand, this analysis identified in *B. obesum* stomatal rows, tracheids with biseriate and alternate pits, resin plugs, and araucarioid cross-field pits. Besides their physiological and ecological implications, the new data have also important taxonomic implications for both

genera. In the case of *Pseudofrenelopsis*, it is likely that at least two different species were present in the Crato Formation taphoflora, whilst the aforementioned features of *B. obesum* further support its placement among araucariaceans.

### Acknowledgments

We are in debt to Joel Ferreira for his technical assistance during the SEM analysis at the Laboratório de Microscopia Eletrônica (UFC). Our gratitude is also extended to the staffs of the Central Analítica (UFC) and Centro de Microscopia Eletrônica (UESC). Dimitra Mantzouka, Xiao-Ju Yang and an anonymous reviewer provided helpful comments that improved considerably the quality of this paper. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.

### References

- ALROY, J. **Online paleogeographic map generator**. [S. l.], [s. n.]. Disponível em: <http://paleodb.org/?a=mapForm>. Acesso em 16 jun. 2016.
- ALVIN, K. L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, n. 1, p. 71-98, 1982.
- ALVIN, K. L.; FRASER, C. J.; SPICER, R. A. Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. **Palaeontology**, v. 24, p. 759-778, 1981.
- ASH, S. An Upper Triassic upland flora from north-central New Mexico, U.S.A. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 105, p. 183-199, 1999.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 22, p. 289-300, 1992.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobras**. v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.
- AXSMITH, B. J. The vegetative structure of a Lower Cretaceous conifer from Arkansas: further implications for morphospecies concepts in the Cheirolepidiaceae. **Cretaceous Research**, v. 27, p. 309-317, 2006.
- BARRAL, A.; GOMEZ, B.; ZORRILLA, J. M.; SERRANO, J. M.; YANS, J.; CAZEDEBAT, M.; DAVIERE-GOMEZ, V.; EWIN, T. AM.; LÉCUYER, C. Local-scale analysis of plant

community from the Early Cretaceous riparian ecosystem of Hautrage, Belgium. **Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology**, v. 443, p. 107-122, 2016.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. Indicadores paleoclimáticos na paleoflora do Crato, final do Aptiano do Gondwana Norocidental. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN JR. O. (Eds.). **Paleontologia: Cenários de Vida - Paleoclimas**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. P. 99-118.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B.; DINO, R.; GUERRA-SOMMER, M.; GARCIA, M. J.; SUCERQUIA, P. R. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO I. C.; CASSAB, R. C. T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; DE CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA M. E. Q. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 203-242.

BERENDSE, F.; SCHEFFER, M. The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's 'abominable mystery'. **Ecology Letters**, v. 12, p. 1-8, 2009.

BIFFIN, E.; BRODRIBB, T. J.; HILL, R. S.; THOMAS, P.; LOWE, A. J. Leaf evolution in Southern Hemisphere conifers tracks the angiosperm ecological radiation. **Proceedings of the Royal Society Biological Sciences** v. 279, p. 341-348, 2012.

BOUCHE, P. S.; LARTER, M.; DOMEQ, J. C.; BURLETT, R.; GASSON, P.; JANSEN, S.; DELZON, S. A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, p. 4419-4431, 2014.

CAO, Z. Early Cretaceous floras in circum-Pacific region of China. **Cretaceous Research**, v. 15, p. 317-332, 1994.

CARLQUIST, S. J. **Ecological strategies of xylem evolution**. EUA: University of California Press, 1975.

CONCEICÃO, D. M.; ANDRADE, L. S.; CISNEROS, J. C.; IANNUZZI, R.; PEREIRA, A. A.; MACHADO, F. C. New petrified forest in Maranhão, Permian (Cisuralian) of the Parnaíba Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 70, p. 308-323, 2016.

DU, B. X.; SUN, B. N.; FERGUSON, D. K.; YAN, D. F.; DONG, C.; JIN, P. H. Two *Brachyphyllum* species from the Lower Cretaceous of Jiuquan Basin, Gansu Province, NW China and their affinities and palaeoenvironmental implications. **Cretaceous Research**, v. 41, p. 242-255, 2013.

DU, B.; ZHANG, M.; DAI, S.; SUN, B. Discovery of *Pseudofrenelopsis* from the Lower Cretaceous of Liupanshan Basin and its paleoclimatic significance. **Cretaceous Research**, v. 48, p. 193-204, 2014.

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

FAHN, A.; CUTLER D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1992

- GERARDS, T.; DAMBLON, F.; WAUTHOZ, B.; GERRIENNE, P. Comparison of cross-field pitting in fresh, dried and charcoalfied softwoods. **IAWA Journal**, v. 28, p. 49-60, 2007.
- GRIGORE, M. N.; IVANESCU, L.; TOMA, C. **Halophytes: An Integrative Anatomical Study**. New York: Springer International Publishing, 2014.
- GRISSINO-MAYER, H. A Familiar Ring: An Introduction to Tree-Ring Dating. **Newsletter of the Violin Society of America**, p. 3-7, 1999.
- HARRIS, T. M. **The Yorkshire Jurassic flora V, Coniferales**. London: Trustees of the British Museum, 1979.
- HEER, O. **Contributions à la flore fossile du Portugal**. Lisbon: l'Académie royale des sciences, 1881.
- HILL, C. R.; YANG, X. J.; ZHOU, Z.; DOYLE, J. C. Exceptionally preserved conifer twigs of *Pseudofrenelopsis* from the marine Lower Cretaceous of Yorkshire, England. **Acta Paleontologica Sinica**, v. 51, p. 395-410, 2012.
- HOLDEN, R. On the Cuticles of Some Indian Conifers. **Botanical Gazette**, v. 60, p. 215-227, 1915.
- HOLLICK, A.; JEFFREY, E. C. Affinities of certain Cretaceous plant remains commonly referred to the genera *Dammara* and *Brachyphyllum*. **The American Naturalist**, v. 40, p. 189-215, 1906.
- IAWA COMMITTEE. IAWA list of microscopic features for softwood identification. **IAWA Journal**, v. 25, p. 1-70, 2004.
- JORDAN, G. J.; WESTON, P. H.; CARPENTER, R. J.; DILLON, R. A.; BRODRIBB, T. J. The evolutionary relations of sunken, covered, and encrypted stomata to dry habitats in Proteaceae. **American Journal of Botany**, v. 95, p. 521-530, 2008.
- KARAKITSIOS, V.; KVAČEK, Z.; MANTZOUKA, D. The first plant megafossil in the Early Jurassic of Greece: *Brachyphyllum* (Coniferales) from the Lower Posidonia Beds (Toarcian) in the Ionian zone (NW Greece) and its palaeogeographic implications. **Neues Jahrbuch Geol Paleontologie**, v. 278, n. 1, p. 79-94, 2015.
- KENDALL, M. W. On five species of *Brachyphyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Wiltshire. **Anais e Revista de História Natural**, v. 14, p. 225-251, 1947.
- KENDALL, M. W. On *Brachyphyllum expansum* (Sternberg) Seward, and its cone. **Journal of Natural History**, v. 2, p. 308-320, 1949.
- KERP, H. The Study of Fossil Gymnosperms by Means of Cuticular Analysis. **Palaios**, v. 5, p. 548-569, 1990.
- KOZLOWSKI, T. T. **Growth and Development of Trees. Volume II: Cambial Growth, Root Growth and Reproductive Growth**. New York: Academic Press, 1971.



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

KVAČEK, J. The conifer *Brachyphyllum squamosum* from the Bohemian Cenomanian. **Acta Paleobotanica**, v. 47, p. 25-35, 2007.

LANDRUM, J. V. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non-xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. **Journal of Plant Research**, v. 119, p. 497-504, 2006.

LEWIS, M. C. The physiological significance of variation in leaf structure. **Science progress**, v. 60, p. 25-51, 1972.

LORCH, J. Some Jurassic conifers from Israel. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 61, p. 177-188, 1968.

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

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction**. (2 ed). Oxford: Clarendon Press, 1983.

MEYEN, S. V. **Fundamentals of Paleobotany**. New York: Chapman and Hall, 1987.

MOHR, B. A.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **International Journal of Plant Sciences**, v. 161, n. 6, p. 155-167, 2000.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; LOVERIDGE, R. F. 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: Cambridge University, 2007, p. 537-565.

MUSSA, D.; BABINSKI, M.; DINO, R.; ARAI, M. A presença do gênero *Pseudofrenelopsis* Nathorst na bacia mesozóica Lima Campos, Estado do Ceará, Brasil. In: 12º Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1991, São Paulo. **Boletim de Resumos**, São Paulo: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1991, p. 115.

NEUMANN, V. H. L. **Estratigrafía, sedimentología, geoquímica y diagénesis de los sistemas lacustres aptiense-albienses de la Cuenca de Araripe (Noreste de Brasil)**. 1999. 244 f. (PhD em Geociências), Universitat de Barcelona, Thesis, 1999.

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

NG, F. S. P. Age of trees in tropical rainforests estimated by timing of wood decay. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 25, p. 437-441, 2013.

- PHILIPPE, M.; BAMFORD, M. K. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 148, 184-207, 2008.
- PIRES, E. F.; GUERRA-SOMMER, M. Growth ring analysis of fossil coniferous woods from early cretaceous of Araripe Basin (Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 409-423, 2011.
- POOLE, I.; CANTRILL, D. Fossil woods from Williams Point beds, Livingston Island, Antarctica: a late Cretaceous southern high latitude flora. **Palaeontology**, v. 44, p. 1081-1112, 2001.
- RAAB, M.; HOROWITZ, A.; CONWAY, B. H. *Brachyphyllum lorchiei* sp. nov. from the Upper Jurassic of Israel. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 46, p. 227-234, 1986.
- SAIKI, K. A new cheirolepidiaceous conifer from the Lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, Japan. **Paleontological Research**, v. 3, p. 29-35, 1999.
- SEWARD, A. C. **Catalogue of the Mesozoic Plants in the Department of Geology British Museum (Natural History): Gymnospermae**. London: Order of the Trustees, 1895.
- SPERRY, J. S.; TYREE, M. T. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. **Plant, Cell & Environment**, v. 13, p. 427-236, 1990.
- SRINIVASAN, V. Conifers from the Puddledock locality (Potomac Group, Early Cretaceous) in eastern North America. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 89, p. 257-286, 1995.
- STOCKEY, R. A.; KO, H. Cuticle micromorphology of *Araucaria* de Jussieu. **Botanical Gazette**, v. 147, p. 508-548, 1986.
- SUCERQUIA, P. A. **Gimnospermas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. 2006. 108 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.
- SUCERQUIA, P. A. **Taxonomia, modos de preservação e fitogeografia de Coníferas aptianas da região Paleoequatorial da América do Sul**. 2013. 86 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.
- SUCERQUIA, P. A.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; MOHR, B. A. Phytogeographic, stratigraphic, and paleoclimatic significance of *Pseudofrenelopsis capillata* sp. nov. from the Lower Cretaceous Crato Formation, Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 222, p. 116-128, 2015.
- SUN, B.; DAI, J.; WANG, Y.; JIA, H.; YAN, D.; JIANG, Z. *Pseudofrenelopsis* fossils from Cretaceous gypsum beds in Guixi, Jiangxi Province, China and their geological significance. **Island Arc**, v. 20, p. 43-56, 2011.
- SYAMPUNGANI, S.; GELDENHUYS, C. J.; CHIRWA, P. W. Age and growth rate determination using growth rings of selected miombo woodland species in charcoal and slash and burn regrowth stands in Zambia. **Ecology and the Natural Environment**, v. 2, p. 167-174, 2010.
- TAYLOR, E. L.; TAYLOR, T. N.; KRINGS, M. **Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants**. Academic Press, 2009.

THOMPSON, W. P. The Structure of the Stomata of Certain Cretaceous Conifers. **Botanical Gazette**, v. 54, p. 63-67, 1912.

TRAVERSO, N. E. *Brachyphyllum tigreense*, nueva conífera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz. **Ameghiniana**, v. 4, p. 189-194, 1966.

TYREE, M. T.; DAVIS, S. D.; COCHARD, H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? **IAWA Journal**, v. 15, p. 335-360, 1994.

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

VAN DER HAM, R. W. J. M.; VAN KONIJNENBURG-VAN C. J. H. A.; DORTANGS, R. W.; HERNGREEN, G. F. W.; VAN DER BURGH, J. *Brachyphyllum patens* (Miquel) comb. nov. (Cheirolepidiaceae?): remarkable conifer foliage from the Maastrichtian type area (Late Cretaceous, NE Belgium, SE Netherlands). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 127, p. 77-97, 2003.

VIANA, M. S. S. Estratigrafia e paleontologia da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ**, v. 16, p. 110-111, 1993.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (Eds). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. DNPM/CPRM. 2002, p. 113-120.

WATSON, J. Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the USA and England. **Palaeontology**, v. 20, p. 715-749, 1977.

WATSON, J.; FISHER, H. L.; HALL, N. A. A new species of *Brachyphyllum* from the English Wealden and its probable female cone. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 51, p. 169-187, 1987.

WATSON, J. The Cheirolepidiaceae. In: BECK, C. B. (Ed). **Origin and evolution of gymnosperms**. New York: Columbia University Press. 1988, p. 382-447.

YABE, A.; KUBOTA, K. *Brachyphyllum obesum*, newly discovered thermophilic conifer branch from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group, Central Japan. **Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum** v. 3, p. 23-29, 2004.

YANG, X.-J.; DENG, S. Discovery of *Pseudofrenelopsis gansuensis* from the Lower Cretaceous of Wangqing, Jilin Province, and its significance in correlation of Cretaceous red beds in China. **Acta Geologica Sinica**, v. 81, p. 905-910, 2007.

ZHOU, Z. On some Cretaceous pseudofrenelopsids with a brief review of cheirolepidiaceous conifers in China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 84, p. 419-438, 1995.

#### 4 MANUSCRITO III

**A new cheirolepidiaceous conifer *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. from the Early Cretaceous of Brazil (Romualdo Formation, Araripe Basin): paleoecological and taphonomic significance<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup> Review of Palaeobotany and Palynology (ISSN: 0034-6667).

**A new cheirolepidiaceous conifer *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. from the Early Cretaceous of Brazil (Romualdo Formation, Araripe Basin): paleoecological and taphonomic significance**

Maria Edenilce P. Batista <sup>a</sup>, Lutz Kunzmann <sup>b</sup>, Francisco Irineudo Bezerra <sup>c</sup>, José Artur F.G. de Andrade <sup>d</sup>, Artur A. Sá <sup>e,f</sup>, Maria Iracema B. Loiola <sup>g</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Av. Mister Hull, CEP 60455-900 Fortaleza, Brazil. <sup>b</sup> Senckenberg Natural History Collections, Königsbrücker Landstr. 159, 01109 Dresden, Germany. <sup>c</sup> Programa de Pós-Graduação em Geologia, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Ceará, Av. Mister Hull, CEP 60455-900 Fortaleza, Brazil. <sup>d</sup> Departamento Nacional de Produção Mineral, Praça da Sé, CEP 63100-440 Crato, Brazil. <sup>e</sup> Departamento de Geologia, Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Quinta de Prados, 5000-801 Vila Real, Portugal. <sup>f</sup> Centro de Geociências, Universidade de Coimbra-Polo II, 3030-790 Coimbra, Portugal. <sup>g</sup> Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Av. Mister Hull, CEP 60455-900 Fortaleza, Brazil.

**Abstract**

*Pseudofrenelopsis* is a genus of the conifer family Cheirolepidiaceae, whose temporal distribution was restricted to the Early Cretaceous. Its set of features corresponds to adaptive responses to rather unstable and stressful environmental conditions, such as aridity and/or groundwater salinity. In this paper we describe *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. from the Albian Romualdo Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil, based on anatomical analyses of the stem and leaf epidermis of a new specimen using scanning electron microscopy. The unique combination of features of *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov., such as internodes of uniform sizes, completely sunken stomatal apparatuses, non-papillate subsidiary cells, and multi-layered hypodermis, distinguishes it from the remaining species of the genus, including *P. capillata* from the late Aptian Crato Formation of the same basin. The new fossil species represents both an additional record of Cheirolepidiaceae in the Araripe Basin and the first representative of *Pseudofrenelopsis* formally described from the Romualdo Formation.

**Keywords:** Conifer diversity; Fossil preservation; Leaf and stem anatomy; Early Cretaceous; Araripe Basin.

## Introduction

*Pseudofrenelopsis* is a genus of the extinct conifer family Cheirolepidiaceae, whose temporal distribution was restricted to the Early Cretaceous (WATSON, 1977; ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; ALVIN, 1982; UPCHURCH; CRANE; DRINAN, 1994; AXSMITH, 2006; DU *et al.*, 2014; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). The genus currently encompasses fourteen species and its geographical range includes Central Europe, North America, Eastern Asia, Africa and South America (WATSON, 1977; ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; ZHOU, 1995; SRINIVASAN, 1995; SAIKI, 1999; BARALE; BARBACKA; PHILIPPE, 2002; HAWORTH *et al.*, 2005; YANG; DENG, 2007; YANG, 2008; YANG *et al.*, 2009; SUN *et al.*, 2011; KIM; SEO; NAM, 2012; DU *et al.*, 2014; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; BATISTA *et al.*, 2017). Morphologically, *Pseudofrenelopsis* is characterized by vegetative shoots subdivided by well-marked nodes and internodes and each node bearing a single leaf or, rarely, two leaves (WATSON, 1977; SRINIVASAN, 1995; DU *et al.*, 2014). However, the anatomical features of the leaf and stem epidermis vary substantially within the genus and many species can only be set apart from the others based on epidermal-cuticular traits, which are of great taxonomic importance (SUN *et al.*, 2011; DU *et al.*, 2014; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). On the other hand, knowledge on internal stem anatomy, in particular on the vascular system of *Pseudofrenelopsis*, is limited and only available for a few taxa. This sort of data was reported from specimens of *P. capillata* and *Pseudofrenelopsis* sp., from the Araripe Basin, northeastern Brazil (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; BATISTA *et al.*, 2017), and *P. parceramosa*, from Arkansas, USA, and Wealden, England (ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; AXSMITH, 2006).

*Pseudofrenelopsis* species, as well as others frenelopsid members of Cheirolepidiaceae, are considered as valuable indicators of ancient semiarid and arid climates and/or coastal paleoenvironments under certain influence of brackish water (UPCHURCH; DOYLE, 1981; ALVIN, 1982; DU *et al.*, 2014). Many of their features corroborate this inference, such as (i) sunken stomata, generally protected by papillae; (ii) the presence of trichomes; (iii) thick cuticle; (iv) tracheids with thickened walls; and (v) tracheid pits with thickened tori (UPCHURCH; DOYLE, 1981; WATSON, 1988; HILL *et al.*, 2012; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; BATISTA *et al.*, 2017).

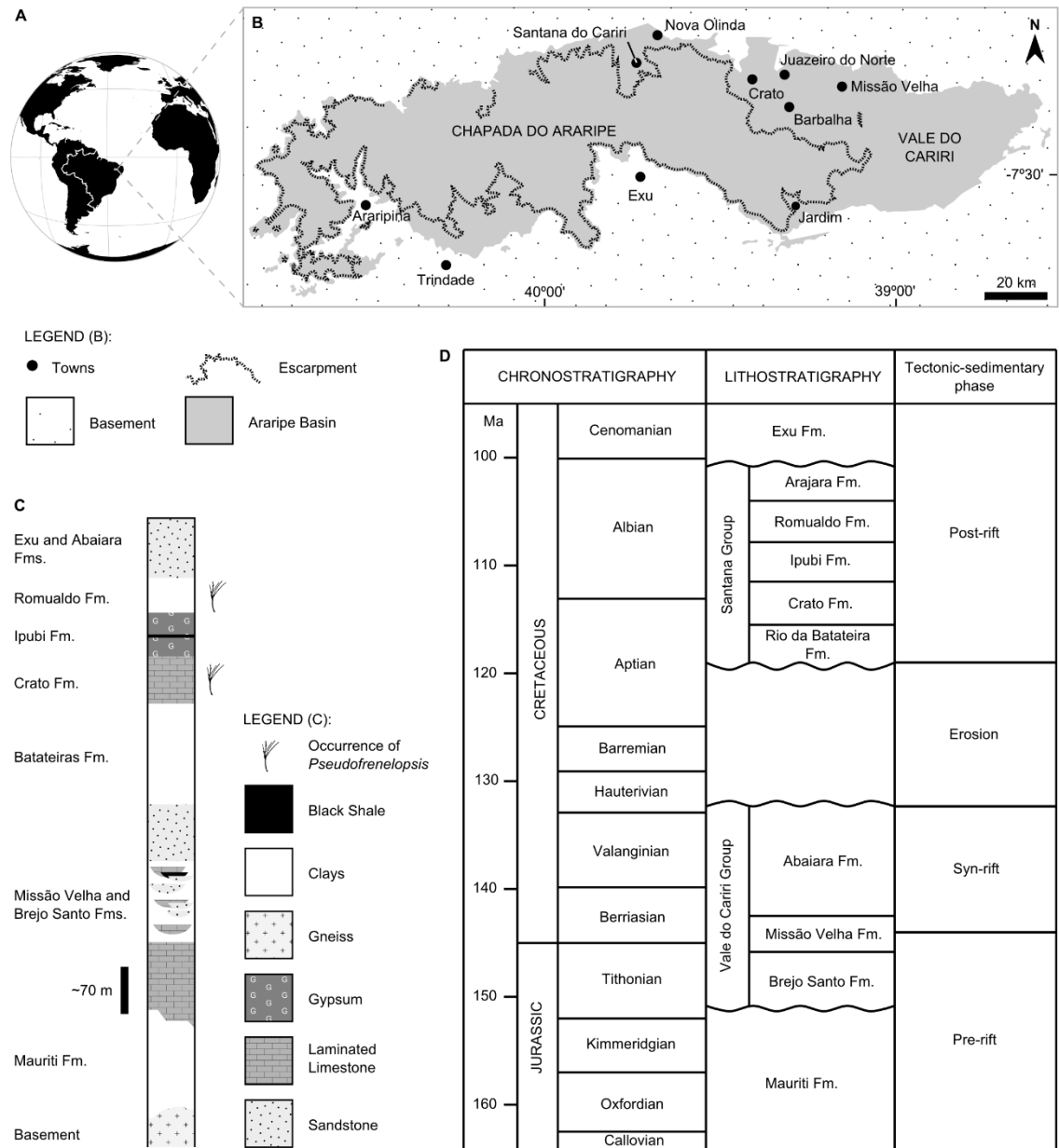
In the Araripe Basin, the most significant record of *Pseudofrenelopsis* comes from the late Aptian Crato Formation, especially due to the exceptional preservation of the fossil remains

in the lacustrine limestone, including the epidermal cell layer with cuticle and vascular tissues (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; BATISTA *et al.*, 2017). These remains enabled the description of the endemic fossil species *P. capillata*, to date the only formally described *Pseudofrenelopsis* species from that basin (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). In contrast to the Crato Formation, the less common specimens of *Pseudofrenelopsis* from the Albian Romualdo Formation are found inside carbonate concretions or as impressions in shales, quite often lacking any anatomical details (LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012; MARTILL *et al.*, 2012; LIMA, 2013).

Here, we analyze the morphology and anatomy of a new specimen of *Pseudofrenelopsis* from the Romualdo Formation (CPCA 3698, Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe/Museu de Paleontologia do Departamento Nacional de Produção Mineral, Crato, Ceará State, Brazil) with its exquisitely preserved epidermal cell structure. Based on this, as well as on the distinct shoot morphology, *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. is proposed and described. It is the first *Pseudofrenelopsis* species that is formally described from the Romualdo Formation. While doing so the potential of fossil plants from this stratigraphic unit for paleoecological research, beside the well-known Crato fossil lagerstätte and ecosystem, is demonstrated, which promises valuable information on the evolution of paleoequatorial environments and vegetation close to the proto-South Atlantic Ocean.

### **Geological setting**

The Araripe Basin is a worldwide known sedimentary deposit, located in the border areas of Ceará, Pernambuco and Piauí states in NE Brazil. It is the most extensive intracratonic basin of that region, covering an area of about 9,000 km<sup>2</sup>, and its units were deposited upon the Proterozoic basement known as the Borborema Tectonic Province, as well as Paleozoic series (Fig. 1). Geomorphologically, the basin sediments nowadays form the landscape called Chapada do Araripe, which reaches an altitude of about 900 m above sea level, and, in particular, the sandstones and conglomerates of the Upper Cretaceous Exu Formation represent its cap (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). In the NNE part of the plateau, the Vale do Cariri is an important topographic depression providing an almost complete geological section of the basin including the Romualdo Formation.



**Fig. 1.** Location and stratigraphy of the Araripe Basin, northeastern Brazil. A and B, location of the basin and its main geomorphological features. C, generalized stratigraphic log for the north-central part of the basin. D, chronostratigraphic scheme of the basin. Abbreviation: Fm(s). Formation(s). Modified from Martill *et al.* (2007) and Batista *et al.* (2017).

The latter lithostratigraphic unit outcrops at the foothills of the Chapada do Araripe high plateau and is mainly characterized by greenish shales and less abundant marls and limestone (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Within the stratigraphic sequence of the Romualdo Formation, there is a ca. 25 m thick interval which is rich in early diagenetic carbonate concretions. These are often fossiliferous,



containing three-dimensionally preserved bioclasts in its core. The fossilization of soft tissues is also proven in some cases, which is why this unit is regarded as a *Fossil Lagerstätte*. The lithology of the formation and the features of the exquisitely preserved fossils are consistent with the inference of a depositional environment of calm or slack waters and anoxic to sub-anoxic conditions in its bed, which likely delayed the decay and reworking of the deposited organic remains (MARTILL, 1988; MAISEY, 1991; KELLNER, 1996; FARA *et al.*, 2005). Regarding salinity, the water body was likely brackish, although fluvial freshwater contributions cannot be ruled out (ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). On the other hand, true marine conditions are only inferred for specific layers that are rich in fossil gastropods and echinoids (ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; SALES, 2005; BATISTA *et al.*, 2015; PRADO *et al.*, 2015). In short, paleoenvironmental reconstructions presume a repeated transition between a freshwater lake and a marginal marine embayment or lagoon, badly or almost not ventilated in its bed. Water depth is currently unknown, as well as the question on distance of the burial place of the fossils to the lake/lagoon shore is unresolved.

The stratigraphic age of the Romualdo Formation is commonly regarded as Albian based on its dinoflagellate cyst and gymnosperm pollen content (HEIMHOFER; HOCHULI, 2010; BATTEN, 2007), which is 113.0 – 100.5 Ma according to the most recent chronostratigraphic chart (version 2018/07; COHEN *et al.*, 2013). Higher resolution in the biostratigraphic backbone is still not available.

The paleoflora of the Romualdo Formation is represented to date by angiosperms and gymnosperms, the latter being the most abundant plant megafossils of the assemblage (DUARTE, 1985; LIMA; SARAIVA; SAYÃO, 2012). Among them, remains of the genera *Brachyphyllum* and *Pseudofrenelopsis* are the most common. However, most specimens of these taxa are found inside concretions and correspond to poorly preserved remains, being often recrystallized (M.E.P.B., personal observation). In fact, recrystallization destroys cell structures, while keeping the general morphology of the remains, thus hampering further anatomical studies which are essential for taxonomic assignments.

## **Material and methods**

The precise geographic provenance of the specimen CPCA 3698 is unknown due to its acquisition through seizure by the Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM, Crato,

Brazil). However, the matrix enclosing the holotype is quite similar to that of the concretions from the Romualdo Formation, regarding the color and texture, and, as such, the specimen can be considered as coming from that formation.

For observations of epidermal-cuticular features, a small sample was removed from CPCA 3698 and analyzed in a Quanta 400 kV scanning electron microscope (FEI), at the Unidade de Microscopia Eletrônica of the Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro (UTAD), Vila Real, Portugal. On the other hand, in order to analyze the internal structures, another fragment was removed from the same specimen and sputtered with a gold layer of 20 nm. Then, it was observed under a FEI company's Inspect 50 Scanning Electron Microscope, at the Central Analítica of the Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brazil. This procedure also included an energy dispersive X-rays (EDS) analysis of the inner portion of the stem.

### **Systematic description**

Pinidae Cronquist, Takhtajan and Zimmermann, 1966

Cheirolepidiaceae Takhtajan ex Doludenko, 1978

*Pseudofrenelopsis* Nathorst, 1893 emend. Srinivasan, 1995

*Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov.

**Etymology:** The specific epithet is named after the paleontologist Dr. Alexandre Sales, who carried out paleontological research in the Araripe basin, in particular on the Romualdo Formation fossils and passed away in 2016.

**Holotype:** CPCA 3698 (Fig. 2).

**Horizon and locality:** Lower Cretaceous (Albian) Romualdo Formation of the Araripe Basin; locality unknown, Ceará State, northeastern Brazil.

**Diagnosis:** Internodes with uniform size from the base to the top of each branch; one leaf per node completely encircling the stem ('closed' type), consecutive leaves of a branch form a simple helix. Free part of the leaf very small and triangular; adpressed to the stem. Stomatal complex sunken, distributed throughout the whole abaxial leaf surface, and arranged in well-defined longitudinal rows that converge towards the leaf apex; the rows are separated by 2–4 rows of ordinary epidermal cells; within a row, stomata separated by 2–4 ordinary epidermal

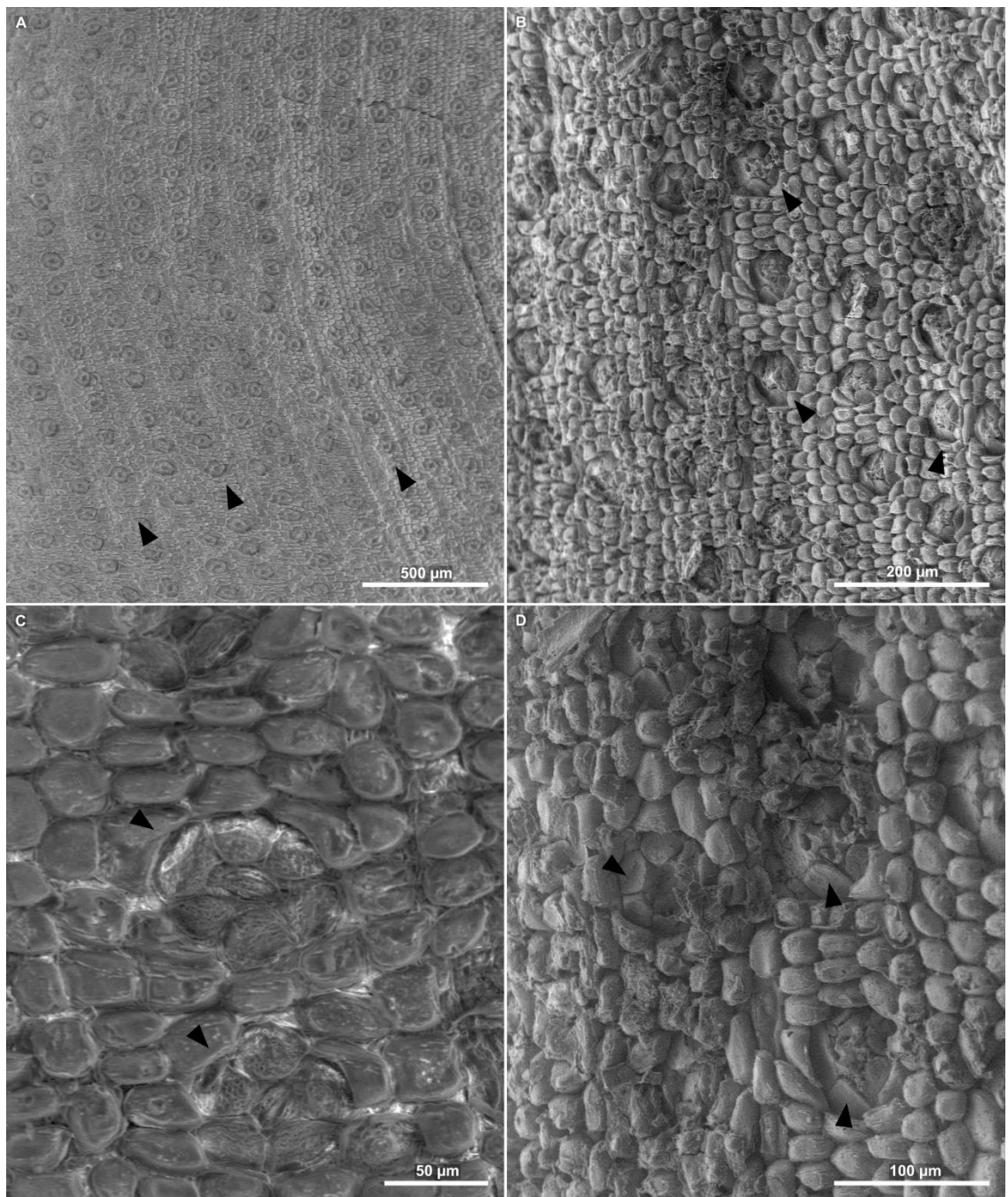
cells. Stomatal complex cyclocytic; 4–6 non-papillate, ellipsoid subsidiary cells converging towards the central region of each stoma; stomatal pores obliquely oriented; multi-layered epidermis; ordinary epidermal cells bearing papillae. Multi-layered hypodermis composed of elongated cells; xylem containing tracheids often with areolate pits.

Description: Specimen CPCA 3698 is three-dimensionally preserved. It is 41 cm long and its main branch is 11.92 mm wide, whereas its four secondary branches are 9.5–11.08 mm wide (Fig. 2A). The internodes are short and their sizes are similar from the base to the top of each branch (Fig. 2B). The internodes of the main branch measure between 9.4 and 10.65 mm (average of 9.8 mm) in length and the internodes of the secondary branches are on average 9.36 mm in length. The secondary branches diverge from the main branch in different planes at angles of ca. 29°. Individual branches are built of stem segments, i.e. internodes, which are rugose at their bases and bear a single leaf. The leaf is completely encircling the stem ('closed' type) (WATSON, 1977). Positions of free leaf tips of consecutive nodes form a simple helix, i.e. produce a spiral / helical phyllotaxis (Fig. 2B). The free part of the leaf is very small and triangular (Fig. 2C,D). The free leaf tips are mostly broken off, but, when present, they slightly overlap the subsequent internode base. Striae in the internodes are visible to the naked eye and correspond to well-defined stomatal rows which run parallel to the long stem axis and cover the whole internode surface converging towards the leaf apex (Fig. 2D).



**Fig. 2.** *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. A, specimen CPCA 3698 (holotype). B, detail of a branch showing triangular leaves with spiral phyllotaxis (arrowhead). C, detail of a leaf with its apex deteriorated (arrowhead). D, leaf with well-marked longitudinal rows converging to the apex (arrowhead).

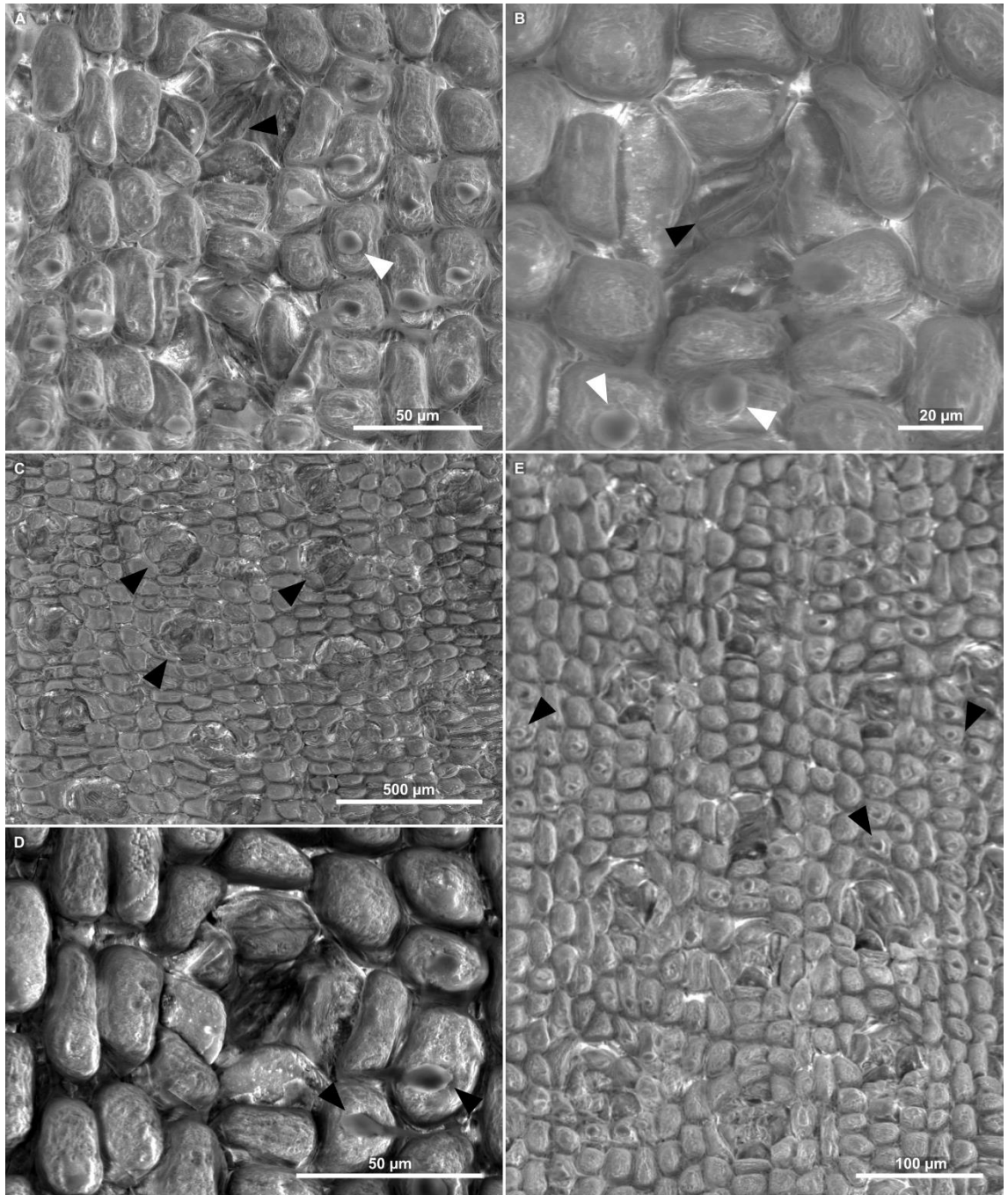
Neighboring stomatal rows are separated by 2–4 rows of ordinary epidermal cells, but in most cases they are separated by three rows (Fig. 3A,B). Within each stomatal row, neighboring stomata are separated by 2–4 or, rarely, by a single ordinary epidermal cell, and they never share subsidiary cells (Fig. 3B). In general, there are 9–10 stomatal rows/mm and ca. 60 stomata/mm<sup>2</sup>.



**Fig. 3.** Epidermal features of *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. A, well-defined stomatal rows (arrowheads). B, stomatal complex completely sunken (arrowheads) and separated by ordinary epidermal cells. C, cyclocytic stomata with six and five subsidiary cells (arrowheads). D, stomatal complex with ellipsoid subsidiary cells (arrowheads) projecting towards the central portion of each stomatal aperture.

Stomata are sunken and stomatal complexes are cyclocytic, ranging in diameter from 50 to 75  $\mu\text{m}$ , although the diameter of most of them is 56–68  $\mu\text{m}$ . Each stomatal complex has 4–6, mostly 5 subsidiary cells (Fig. 3C). These cells are ellipsoid and non-papillate but project

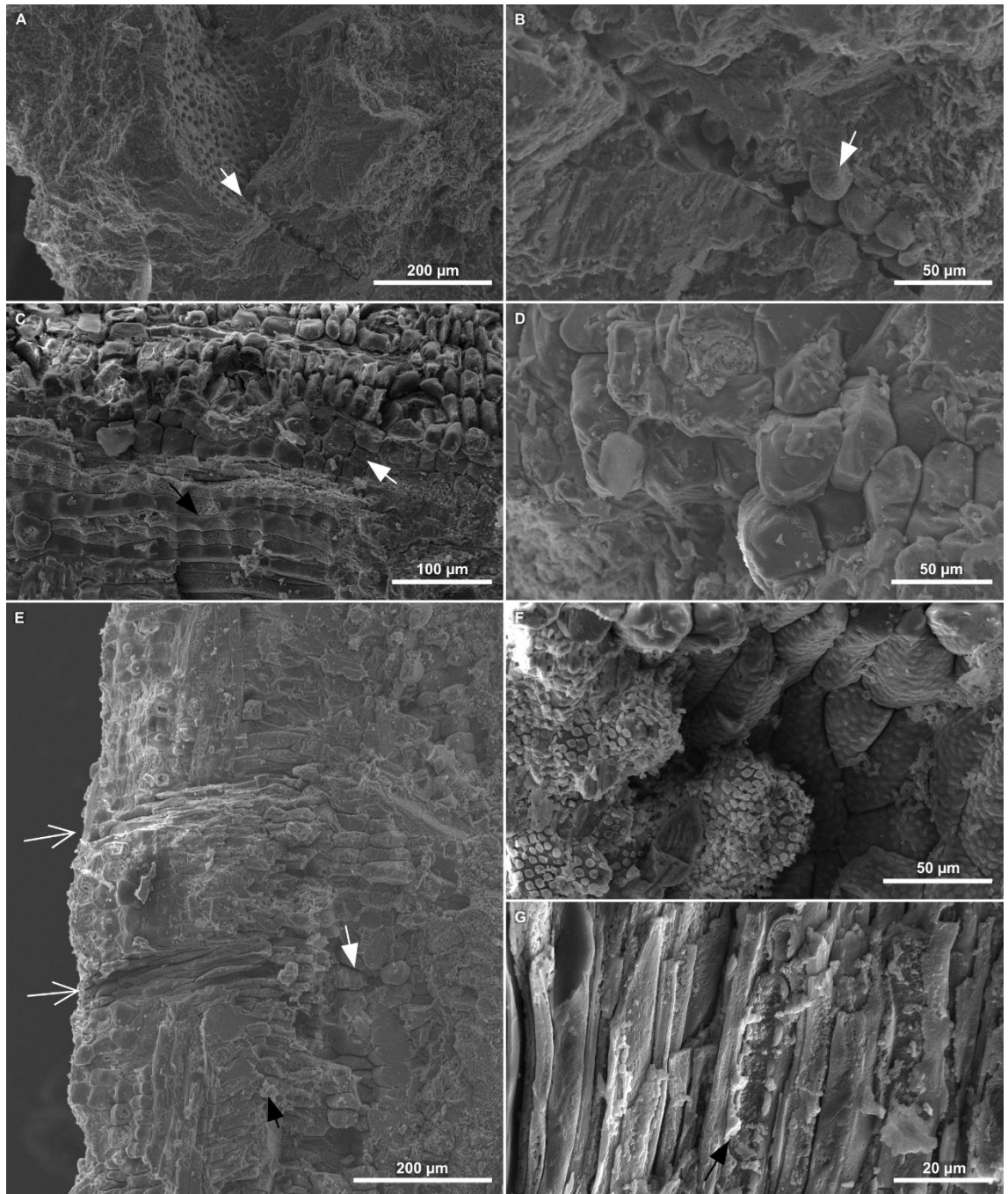
toward the central region of each stoma, giving a stellate aspect to the stoma complex, especially when it is covered by solids (Fig. 3D). Subsidiary cells are 15–33  $\mu\text{m}$  wide. The guard cells are more sunken than the subsidiary cells. They are kidney-shaped and are 20–30  $\mu\text{m}$  long and 4.5  $\mu\text{m}$  wide (Fig. 4A). All observed stomatal pores are obliquely oriented (Fig. 4C) and some of them, at the base of the internodes, are open (Fig. 4B).



**Fig. 4.** Epidermal features of *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. A, stomatal complex with kidney-shaped subsidiary cells with oblique stomatal opening (black arrowhead) and papillate epidermal cells (white arrowhead).

B, detail of the base of an internode showing a stomatal opening (black arrowhead) and epidermal cells with rounded papillae (white arrowheads). C, stomata with oblique openings (arrowheads). D, detail of a stomatum and epidermal cells with papillae (arrowheads). E, detail of an internode showing various stomata and papillate ordinary epidermal cells (arrowheads).

The epidermal surface has ordinary cells that can be squared, rectangular, rounded or even irregular in shape, and most of them bear a single papilla (Fig. 4A,D,E). The papillae are rounded and their diameter is ca. 10  $\mu\text{m}$  (Fig. 4B). The base of the leaf is visible (Fig. 5A,B). In cross-section, the epidermis is multi-layered, with two or three cell layers (Fig. 5C). Ordinary epidermal cells are 13–28  $\mu\text{m}$  wide and 11–36  $\mu\text{m}$  long, depending on their shape. Cells of the lower layers are irregular in shape.



**Fig. 5.** Anatomical features of *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. A, base of the node displaying epidermal cells (white arrow). B, detail of the area shown in A. C, Multi-layered epidermis (white arrow) and hipodermis (black arrow). D, detail of the cells of the spongy parenchyma. E, general view of the multi-layered epidermis and hipodermis, palisade (black arrow) and spongy (white arrow) parenchymas, and stomatal chambers (white open-headed arrows). F, cells of the cortical region displaying bump-like projections on their surface. G, xylem composed of tracheids and areolate pits (arrow).

Below the epidermal cells, the multi-layered hypodermis contains elongated cells, interrupted in the stomatal region (Fig. 5C,E). Below the hypodermis, the mesophyll is



composed of tightly packed elongated cells of the palisade parenchyma and oval-shaped cells from the spongy parenchyma (Fig 5D,E).

In the cortical region, there are juxtaposed cells, most of which display on their surface bump-like projections of unknown origin (Fig. 5F). Regarding the poorly preserved vascular system, it is composed of tracheids with areolate pits (Fig. 5G).

### **Comparisons and discussion**

Specimen CPCA 3698 can be unambiguously attributed to the genus *Pseudofrenelopsis*, because it has only one ‘closed-type’ leaf per node, helically arranged, which are diagnostic features of the genus (WATSON, 1977). It cannot be attributed to the genus *Frenelopsis*, because the latter has consistently three leaves per node (the whorled arrangement; WATSON, 1977, SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). The fossil is characterized by a unique combination of morphological and anatomical characters which is why *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. is proposed.

Although *P. salesii* is clearly distinct, it shares a number of features with other congeneric species (see Tables S1 and S2). Among the latter, *P. capillata* from the Crato Formation is the most similar one. However, some features of the Romualdo Formation species, such as internodes of uniform sizes, non-papillate subsidiary cells, stomata spread along the whole leaf, and the presence of a hypodermis (Tables S1 and S2), differ from those of *P. capillata* (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). Nevertheless, considering diagnostic characters of frenelopsid species in general these points are proper features for the definition of a new species.

*P. salesii* also partially resembles the specimen from the Crato Formation considered as *Pseudofrenelopsis* sp. by Batista *et al.* (2017), especially regarding the shape of the stomatal complexes. However, *P. salesii* has papillae on ordinary epidermal cells in proximity to stomatal complexes and the stomata are distributed along the entire leaf surface, whereas the specimen of *Pseudofrenelopsis* sp. has non-papillate ordinary epidermal cells close to the stomata and the distribution of stomata differs between different sections of the leaf surface, with the basal region of leaves presenting less stomata than the other sections (BATISTA *et al.*, 2017).

Among the features most commonly shared by *Pseudofrenelopsis* species are the papillate ordinary epidermal cells. These structures were already observed in *P. varians*, *P. dalatzensis*, *P. papillosa*, *P. narthorstiana*, *P. liupanshanensis* and *P. capillata* (Table S2; WATSON, 1977; ZHOU, 1995; SRINIVASAN, 1995; YANG *et al.*, 2009; SUN *et al.*, 2011; DU *et al.*, 2014; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). However, these species have some features that are not observed in *P. salesii*. For example, *P. varians* has papillate subsidiary cells and irregularly oriented stomatal pores and only its guard cells are sunken (Table S2; WATSON, 1977). *P. dalatzensis*, *P. papillosa*, *P. liupanshanensis*, *P. glabra*, *P. guixiensis*, *P. heishanensis*, and *P. parceramosa* have subsidiary cells with their papillae projecting towards the stomatal opening (WATSON, 1977; ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; ZHOU, 1995; SAIKI, 1999; YANG *et al.*, 2009; SUN *et al.*, 2011; DU *et al.*, 2014). *P. narthorstiana* has papillate ordinary cells and their stomatal pores are irregularly oriented (SRINIVASAN, 1995), whereas *P. gansuensis* and *P. intermedia* do not have trichomes, hairs or papillae on their ordinary epidermal cells (YANG; DENG, 2007; DU *et al.*, 2014), thus differing from *P. salesii* too.

In conclusion, because of the unique combination of features, i.e. uniformly-sized internodes of the same branch, stomata in longitudinal rows that are equally distributed on the whole internode surface, stomata sunken, non-papillate and cyclocytic, and ordinary epidermal cells of internodes bearing papillae, *P. salesii* represents a hitherto unknown species, being in particular distinct from the older *P. capillata* of the Crato Formation of the same basin, and beyond from any other *Pseudofrenelopsis* species.

### **Paleoecological significance**

*Pseudofrenelopsis* is commonly considered as a xerophytic group of plants, able to occupy a wide range of ecological niches (AXSMITH, 2006; DU *et al.*, 2014; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). Its morphology and anatomy support such an inference, as many species have features that are regarded as responses to water stress, i.e. discontinuous water availability, such as reduced leaves, sunken stomata protected by papillae, and thick cuticles (LEWIS, 1972; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014; DU *et al.*, 2014). Some authors also regard this genus as halophytic plants (UPCHURCH; DOYLE, 1981; SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015). For instance, *P. varians* from Texas, USA, might have been indeed a halophyte, inhabiting swampy coastal areas

(UPCHURCH; DOYLE, 1981). Actually, water stress can be due to various factors, such as lasting droughts, high salinity in ground water and/or soil, volcanism, or two or more factors simultaneously (ROTONDI *et al.*, 2003; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014; GRIGORE; IVANESCU; TOMA, 2014).

Regarding the Araripe Basin species, *Pseudofrenelopsis* sp. and *P. capillata* from the Crato Formation have, in general, similar features to those observed in *P. salesii* (SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015; BATISTA *et al.*, 2017). Sucerquia, Bernardes-De-Oliveira and Mohr (2015) suggested that the xeromorphism of *P. capillata* might have been an adaptation mainly to the hypersaline and/or arid conditions of its habitat in the Crato Formation. However, the precise habitat conditions are a matter of debate as the fossil remains are embedded in lacustrine limestones and the particular growing place conditions such as soil characteristics and potential influence of brackish groundwater are still unknown.

In the case of *P. salesii*, reduced leaves, the succulent aspect of the stem, sunken stomata and multilayered hypodermis are the clearest xeromorphic adaptations of this species. Moreover, specimen CPCA 3698 is well-preserved and shows almost no evidence of abrasion. Its branching and relatively large size are rarely seen in other *Pseudofrenelopsis* specimens, as they are usually broken at the nodes (YANG; DENG, 2007) producing shorter sections of axes. This suggests that the Romualdo Formation specimen might not have undergone relatively long-distance transport from its growing site to its burial place (SCHEIHING; PFEFFERKORN, 1984; FERGUSON, 1985; GASTALDO *et al.*, 1996) which was a lake and/or lagoon. Thus, the adaptations for water stress of *P. salesii* may have been also due to the assumed saline condition of the lagoonal lakeshore during the deposition of the Romualdo Formation. Saline or brackish conditions are also evidenced by the presence of dinoflagellates (ARAI, 2009). However, the paleoenvironment of the Romualdo Formation was characterized by both lagoonal and arid settings and it is thus not distinguishable if the xeromorphic character is more an adaptation to the regional climate, or the expression of a salt-tolerant autecology. Actually, as proposed for the Crato Formation species too, it is likely that the xeromorphic characters of *P. salesii* are adaptations to both salinity of ground water or soil and (semi-)aridity.

## **Taphonomy**

The Romualdo Formation is well known for the exceptional preservation of its fossils mostly enclosed in carbonate concretions. Previous studies on fossils from Romualdo Fm. reported delicate morphological and anatomical features and taphonomic aspects, such as uncrushed preservation and complete skeletal remains (MARTILL, 1988; HIRAYAMA, 1998; KELLNER; CAMPOS, 2002; FREIRE *et al.*, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2015). On the other hand, plant remains fossilized inside concretions are less common in Romualdo Formation and this is the first time that a well-preserved plant megafossil from this unit is described in detail.

Under normal conditions, a *Pseudofrenelopsis* leafy shoot exposed for a few days under hot (semi-)arid climate would easily dry out, shrink and start decaying. However, CPCA 3698 epidermal cell structure is very well preserved (Figs. 3 and 4), along with the very delicate parenchyma cells and the residual vascular tissues in the inner portion of the stem (Fig. 5G and Fig. S1A). Possibly, this specimen was directly broken from the mother plant and quickly carried to the depositional environment without any dwelling time as air-exposed plant litter on a forest floor. The anoxic to subanoxic conditions of the lake or lagoon floor of the Romualdo Formation strongly favored its good preservation, reducing the decomposition by microorganisms (HEIMHOFER *et al.*, 2008).

On the other hand, the formation of the concretion was especially important for the preservation of the delicate structures of CPCA 3698, as its early diagenesis prevented the crushing of the specimen, keeping its three-dimensionality. In general, the origin of fossiliferous carbonate concretions is associated with local pH changes due to the anaerobic decomposition of the organic matter by sulphate-reducing bacteria (MORTIMER; COLEMAN; RAE, 1997; ZATÓN; MARYNOWSKI, 2004; HEIMHOFER *et al.*, 2008). When the pH reaches 7-8, calcite may precipitate (PETTIJOHN, 1975). In this case, the initial anaerobic decomposition of the plant remains was likely responsible for local pH fluctuations. This, in turn, enabled a nucleation site creating a favorable microenvironment for the precipitation of calcium carbonate around the plant remains. This is generally known as autigenic preservation (SCHOPF, 1975).

Another peculiar feature of CPCA 3698 is that recrystallization, common in concretion fossils from the Romualdo Formation, did not destroy the anatomical structures; the opposite is usually the case for most plant remains from this unit, especially *Brachyphyllum* specimens (M.E.P.B., personal observations).

In relation to the chemical composition, the EDS analyses showed that CPCA 3698 is dominated by calcium, reflecting the abundance of calcite, which constitutes most of the fossil (Figs. S1B and S2). There are also great concentrations of carbon, especially in the inner region

of the stem, where the residual vascular tissue is present, indicating this tissue itself as the biogenic source (Figs. S1B and S2). As the precipitation of calcium carbonate took place adjacent to the specimen, the innermost region of the stem was likely less altered by fossil diagenetic processes, partly keeping its original organic constitution. The magnesium content is low for the first carbonates formed in organic-rich sediments (Figs. S1E and S2; HENDRY, 1993).

In short, all the processes highlighted above likely contributed to preserve the delicate anatomical features of the specimen CPCA 3698, which enables us to describe, for the first time, the anatomy of a fossil plant from the Romualdo Formation. This is an example of an exceptional preservation, probably, due to two factors: 1) the rapid burial in an anoxic environment, preventing plant tissue degradation by oxidation and microbiological decay; and 2) the early formation of the concretion after the burial of CPCA 3698, which prevented the crushing of its fragile structures and, hence, preserved the anatomical traits important for establishing the taxonomic affinity of this specimen.

## Conclusion

For the first time an anatomically preserved plant fossil is described from the Albian Romualdo Formation of the Araripe Basin in NE Brazil. Based on the unique combination of features of the studied fossil specimen, *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. is proposed. This discovery is meaningful, because it is the first *Pseudofrenelopsis* species formally described from the Romualdo Formation and the second from the late Early Cretaceous Araripe Basin formations. In addition, based on its autecological features, this discovery contributes to the characterization of the paleoenvironment of the Romualdo Formation landscape.

The stratigraphic positioning and xeromorphic characteristics support the hypothesis that the new species was well adapted to hot and (semi-)arid climate, or was even halophytic. This is in accordance both with geological evidence from the Romualdo Formation and with autecological characters of most of the *Pseudofrenelopsis* species. However, based on CPCA 3698 specimen alone, it is not possible yet to determine if the xeromorphism of *P. salesii* was mainly the expression of a single cause, in particular regional climate or halophytic autecology, or if it comprised adaptive responses to both factors. More specimens collected with rigorous lithostratigraphic control, embedded in a depositional model for the Romualdo Formation, might shed new light on this issue. The exceptional preservation of *P. salesii* indicates short-term subaerial exposure and minimal reworking, if at all. Hence, we suggest that the conifer

grew relatively close to the lake shore. It remains an open question if the new taxon was a tree or a shrub.

The leafy shoot of the *P. salesii* is enclosed in a carbonate concretion. This sedimentological structure is built around organic remains during an early phase of cementation and associated calcite nucleation. Indeed, this process avoided the crushing of the fossil plant remains as well as allowing for the preservation of many delicate cell structures of various plant tissues. Our study has demonstrated great potential of the fossil content of this stratigraphic unit, due to the unique three-dimensional preservation process of cell tissues, for paleobotanical and paleoecological studies on a macro- and microscopic scale.

### **Acknowledgments**

The authors are grateful to the Museu de Paleontologia do Departamento Nacional de Produção Mineral do Crato, Ceará, Brazil, which granted the studied specimen. We thank the Unidade de Microscopia Eletrônica da Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro-UTAD, Vila Real, Portugal, especially Lis Fernandes, for her technical assistance during SEM measurements. We warmly thank the Central Analítica da Universidade Federal do Ceará, Ceará, Brazil. M.E.P.B. especially thanks Marcos Sales (Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará, Acopiara, Brazil) for his helpful comments on the early drafts of this manuscript and on the revised version of the manuscript. We would like also to express our gratitude to an anonymous reviewer, whose suggestions considerably improved this paper, and Ricky Seabra for reviewing the English. We acknowledge Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (Finance Code 001), for the scholarship to M.E.P.B and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the grant to M.I.B.L.

### **References**

- ALVIN, K. L.; FRASER, C. J.; SPICER, R. A. Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. **Palaeontology**, v. 24, p. 759-778, 1981.
- ALVIN, K. L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, n. 1, p. 71-98, 1982.
- ARAI, M. Paleogeografia do Atlântico Sul no Aptiano: um novo modelo a partir de dados micropaleontológicos recentes. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 17, p. 331-351, 2009.

ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 22, p. 289-300, 1992.

ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobras**. v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.

AXSMITH, B. J. The vegetative structure of a Lower Cretaceous conifer from Arkansas: further implications for morphospecies concepts in the Cheirolepidiaceae. **Cretaceous Research**, v. 27, p. 309-317, 2006.

BARALE, G.; BARBACKA, M.; PHILIPPE, M. Early Cretaceous flora of Hungary and its palaeoecological significance. **Acta Palaeobotanica**, v. 42, p. 13-27, 2002.

BATISTA, M. E. P.; SALES, A. M. F.; PINHEIRO, A. P.; BARROS, O. A. Tafonomia de moluscos do Sítio Barreiros, município de Moreilândia, PE, Bacia do Araripe. **Estudos Geológicos**, v. 25, n. 2, p. 53-60, 2015.

BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. C.; SALES, M. A. F.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PloS One**, v. 12, n. 3, p. 1-18, 2017.

BATTEN, D. J. Spores and pollen from the Crato Formation: biostratigraphic and palaeoenvironmental implications. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Eds). **The Crato fossil beds of Brazil: window into an ancient world**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007, p. 566-573.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. Indicadores paleoclimáticos na paleoflora do Crato, final do Aptiano do Gondwana Norocidental. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN JR. O. (Eds). **Paleontologia: Cenários de Vida - Paleoclimas**. Rio de Janeiro: Interciência, 2014, p. 99-118.

COHEN, K. M.; FINNEY, S. C.; GIBBARD, P. L.; FAN, J.-X. The ICS International Chronostratigraphic Chart. **Episodes**, v. 36, p. 199-204, 2013.

CRONQUIST, A.; TAKHTAJAN, A.; ZIMMERMANN, W. On the higher taxa of Embryobionta. **Taxon**, v. 15, p. 129-134, 1966.

DOLUDENKO, M. P. *Frenelopsis* (Coniferales) genus and the first findings of its generic types in the Cretaceous deposits of the USSR. **Palaeont. J**, v. 3, p. 107-121, 1978.

DU, B.; ZHANG, M.; DAI, S.; SUN, B. Discovery of *Pseudofrenelopsis* from the Lower Cretaceous of Liupanshan Basin and its paleoclimatic significance. **Cretaceous Research**, v. 48, p. 193-204, 2014.

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

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

FERGUSON, D. K. The origin of leaf-assemblages – New light on an old problem. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 46, p. 117-188, 1985.

FREIRE, T. C.; SILVA, J. H.; SOUSA-FILHO, F. E.; ABAGARO, B. T.; VIANA, B. C.; SARAIVA, G. D.; BATISTA, T. A.; BARROS, O. A.; SARAIVA, A. A. Vibrational spectroscopy and X-ray diffraction applied to the study of Cretaceous fish fossils from Araripe Basin, Northeast of Brazil. **J. Raman Spectrosc**, v. 45, p. 1225-1229, 2014.

GASTALDO, R. A.; FERGUSON, D. K.; WALTER, H.; RABOLD, J. M. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in tertiary alluvial channel-fills. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 91, p. 1-21, 1996.

GRIGORE, M. N.; IVANESCU, L.; TOMA, C. **Halophytes: An Integrative Anatomical Study**. New York: Springer International Publishing, 2014.

HAWORTH, M.; HESSELBO, S. P.; MCELWAIN, J. C.; ROBINSON, S. A.; BRUNT, J. W. Mid-Cretaceous pCO<sub>2</sub> based on stomata of the extinct conifer *Pseudofrenelopsis* (Cheirolepidiaceae). **Geology**, v. 33, p. 749-752, 2005.

HEIMHOFER, U.; HOCHULI, P. A. Early Cretaceous angiosperm pollen from a low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 161, n. 3, p. 105-126, 2010.

HEIMHOFER, U.; HESSELBO, S. P.; PANCOST, R. D.; MARTILL, D. M.; HOCHULI, P. A.; GUZZO, J. V. P. Evidence for photic-zone euxinia in the Early Albian Santana Formation (Araripe Basin, NE Brazil). **Terra Nova**, v. 20, p. 347-355, 2008.

HENDRY, J. P. Calcite cementation during bacterial manganese, iron and sulphate reduction in Jurassic shallow marine carbonate. **Sedimentology**, v. 40, p. 87-106, 1993.

HILL, C. R.; YANG, X. J.; ZHOU, Z.; DOYLE, J. C. Exceptionally preserved conifer twigs of *Pseudofrenelopsis* from the marine Lower Cretaceous of Yorkshire, England. **Acta Paleontologica Sinica**, v. 51, p. 395-410, 2012.

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

KELLNER, A. W. A. Remarks on Brazilian dinosaurs. **Memoirs of the Queensland Museum, Brisbane**, v. 39, n. 3p. 611-626, 1996.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. D. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. **Science**, v. 297, p. 389-392, 2002.

KIM, J. H.; SEO, J. H.; NAM, G. S. *Pseudofrenelopsis* cf. *parceramosa* and its reproductive organs from the Lower Cretaceous Youngdong Group of Korea. **Earth Sciences & Geography**, v. 16, p. 399-407, 2012.



LEWIS, M. C. The physiological significance of variation in leaf structure. **Science progress**, v. 60, p. 25-51, 1972.

LIMA, F. J. D. **Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da formação Romualdo, cretáceo inferior da Bacia do Araripe**. 2013. 75 f. Dissertação (Mestre em Geociências) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2013.

MAISEY, J. G. Fossil plants. In: Maisey, J. G. (Eds). **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**. Neptune City: Tfh Publications Incorporated. 1991, p. 414-419.

MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Palaeontology**, v. 31, p. 1-18, 1988.

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

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

MORTIMER, R. J. G.; COLEMAN, M. L.; RAE, J. E. Effect of bacteria on the elemental composition of early diagenetic siderite; implications for palaeoenvironmental interpretations. **Sedimentology**, v. 44, p. 759-765, 1997.

NATHORST, A. G. Pflanzenreste aus dem Neokom von Tlaxiaco. In: FELIX, J.; LENK, H. (Eds). **Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexico, Teil**. Vol. 2. Leipzig: Schweizerbart, 1893, p. 51-54.

OLIVEIRA, N. C.; SILVA, J. H.; BARROS, O. C.; PINHEIRO, A. P.; SANTANA, W.; SARAIVA, A. A.; FERREIRA, O. P.; FREIRE, P. T.; PAULA, A. J. Large-field electron imaging and X ray elemental mapping unveil the morphology, structure, and fractal features of a Cretaceous fossil at the centimeter scale. **Analytical Chemistry**, v. 87, p. 10088-10095, 2015.

PETTIJOHN, F. J. **Sedimentary rocks**. New York: Harper and Row, 1975.

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

PRADO, L. A. C.; PEREIRA, P. A.; SALES, A. M. F.; BARETO, A. M. F. Taphonomic and paleoenvironmental considerations for the concentrations of macroinvertebrate fossils in the Romualdo Member, Santana Formation, Late Aptian–Early Albian, Araripe Basin, Araripina, NE, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 62, p. 218-228, 2015.

ROTONDI, A.; ROSSI, F.; ASUNIS, C. Cesaraccio, C. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. **J. Mediterr. Ecol**, v. 4, p. 25-35, 2003.

SAIKI, K. A new cheirolepidiaceus conifer from the Lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, Japan. **Paleontological Research**, v. 3, p. 29-35, 1999.

SALES, A. M. F. **Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: significado estratigráfico e paleoambiental.** 2005. 155 f. Tese (Doutorado em Geociências) - São Paulo, Universidade de São Paulo, 2005.

SCHEIHING, M. H.; PFEFFERKORN, H. W. The taphonomy of land plants in the Orinoco Delta: a model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 41, p. 205-240, 1984.

SCHOPF, J. M. Modes of fossil preservation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 20, p. 27-53, 1975.

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

SUN, B.; DAI, J.; WANG, Y.; JIA, H.; YAN, D.; JIANG, Z. *Pseudofrenelopsis* fossils from Cretaceous gypsum beds in Guixi, Jiangxi Province, China and their geological significance. **Island Arc**, v. 20, p. 43-56, 2011.

UPCHURCH, G. R.; DOYLE, J. A. Paleoecology of the conifers *Frenelopsis* and *Pseudofrenelopsis* (Cheirolepidiaceae) from the Cretaceous Potomac Group of Maryland and Virginia. In: ROMAS, R. C. (Ed). **Geobotany II**. New York: Plenum Press, 1981, p. 167-202.

UPCHURCH, G. R.; CRANE, J. P. R.; DRINAN, A. N. **The megafloora from the Quantico locality (Upper Albian). Lower Cretaceous Potomac Group of Virginia.** Martinsville: Virginia Museum of Natural History, 1994.

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

WATSON, J. Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the USA and England. **Palaeontology**, v. 20, p. 715-749, 1977.

WATSON, J.; FISHER, H. L.; HALL, N. A. A new species of *Brachyphyllum* from the English Wealden and its probable female cone. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 51, p. 169-187, 1987.

YANG, X.-J. A male cone of *Pseudofrenelopsis dalatzensis* with in situ pollen grains from the Lower Cretaceous of northern China. **Géobios**, v. 41, p. 689-698, 2008.

YANG, X.-J.; DENG, S. Discovery of *Pseudofrenelopsis gansuensis* from the Lower Cretaceous of Wangqing, Jilin Province, and its significance in correlation of Cretaceous red beds in China. **Acta Geologica Sinica**, v. 81, p. 905-910, 2007.

YANG, X.-J.; GUIGNARD, F.; THÉVENARD, F.; WANG, Y.-D.; BARALE, W. Leaf cuticle ultrastructure of *Pseudofrenelopsis dalatzensis* (Chow et Tsao) Cao ex Zhou (Cheirolepidiaceae) from the Lower Cretaceous Dalazi Formation of Jilin, China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 153, p. 8-18, 2009.

ZATOŃ, M.; MARYNOWSKI, L. Konzentrat-Lagerstätte-type carbonate concretions from the uppermost Bajocian (Middle Jurassic) of the Czêstochowa area, South-Cental Poland. **Geological Quarterly**, v. 48, p. 339-350, 2004.

ZHOU, Z. On some Cretaceous pseudofrenelopsids with a brief review of cheirolepidiaceous conifers in China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 84, p. 419-438, 1995.

Supplementary Information of:

**A new cheirolepidiaceous conifer *Pseudofrenelopsis salesii* sp. nov. from the Early Cretaceous of Brazil (Romualdo Formation, Araripe Basin): paleoecological and taphonomic significance**

Maria Edenilce P. Batista, Lutz Kunzmann, Francisco Irineudo Bezerra, José Artur F. G. de Andrade, Artur A. Sá, and Maria Iracema B. Loiola

Content:

Tables S1 and S2

Figure S1

Figure S2

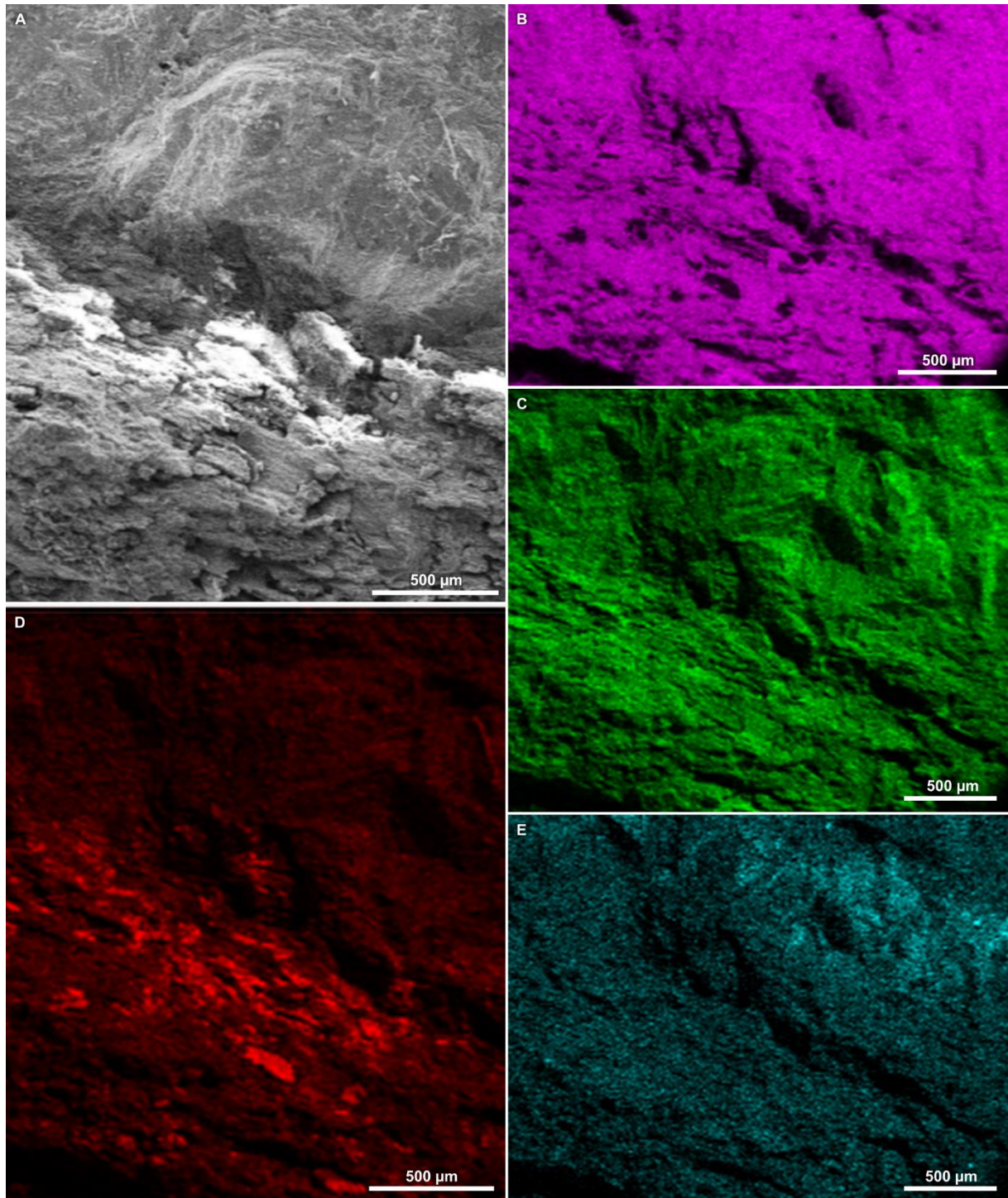
**Table S1.** Provenance, age and morphological features of *Pseudofrenelopsis* species. Modified from Du *et al.* (2014) and Sucerquia, Bernardes-de-Oliveira and Mohr (2015).

| Species                   | Number of leaves per node | Internode length (mm) | Internode width (mm) | Diverging angles of the branches | Provenance                                     | Epoch/Age          | Reference   |
|---------------------------|---------------------------|-----------------------|----------------------|----------------------------------|--|--------------------|---|
| <i>P. varians</i>         | 1                         | 1.5–17                | 3–7                  | -                                | USA  | Aptian-Albian      | WATSON, 1977  |
| <i>P. dalatzensis</i>     | 1                         | 4–21                  | 3–7.5                | -                                | China  | Aptian-Albian      | YANG <i>et al.</i> , 2009                           |
| <i>P. papillosa</i>       | 1                         | 5–11                  | 3–7.5                | 60                               | China  | Berriasian-Aptian  | SUN <i>et al.</i> , 2011;<br>ZHOU, 1995             |
| <i>P. narthorstiana</i>   | 1–2                       | 1–2.9                 | 1–2                  | -                                | USA  | Aptian             | SRINIVASAN, 1995                                    |
| <i>P. tholistoma</i>      |                           | 5–6                   | -                    | -                                | China  | Early Cretaceous   | DU <i>et al.</i> , 2014                             |
| <i>P. liupanshanensis</i> | 1                         | 2–5                   | 2–3                  | -                                | China  | Middle–late Albian | DU <i>et al.</i> , 2014                             |
| <i>P. foveolata</i>       |                           | 5–9                   | -                    | -                                | China  | Early Cretaceous   | DU <i>et al.</i> , 2014                             |
| <i>P. glabra</i>          | 1                         | 6–9                   | 4                    | -                                | Japan  | Albian             | SAIKI, 1999   |
| <i>P. guixiensis</i>      | 1                         | 5–9                   | 4–8                  | 50                               | China  | Early Cretaceous   | SUN <i>et al.</i> , 2011                            |
| <i>P. gansuensis</i>      | 1                         | 5–14                  | 3–8                  | 40                               | China  | Aptian-Albian      | YANG; DENG, 2007                                    |
| <i>P. heishanensis</i>    | 1                         | 5–6                   | 2.5–4                | -                                | China  | Berriasian-Aptian  | ZHOU, 1995  |
| <i>P. parceramosa</i>     | 1                         | 1–11                  | 1 mm upwards         | -                                | USA, England, Portugal, Krakow, Moravia, Sudan | Berriasian–Aptian  | ALVIN; FRASER;<br>SPICER, 1981;<br>WATSON, 1977     |
| <i>P. intermedia</i>      | 1                         | 6–10                  | -                    | -                                | China  | Early Cretaceous   | DU <i>et al.</i> , 2014                             |
| <i>P. capillata</i>       | 1                         | 3.5–9.5               | 4–8                  | 22.5–53                          | Brazil   | Late Aptian        | SUCERQUIA;<br>BERNARDES-DE-OLIVEIRA;<br>MOHR., 2015 |
| <i>P. salesii</i>         | 1                         | 7–11.7                | 9.5–11.92            | 29                               | Brazil   | Albian             | THIS WORK   |

**Table S2.** Epidermal features of *Pseudofrenelopsis* species. Modified from Du *et al.* (2014) and Sucerquia, Bernardes-de-Oliveira and Mohr (2015).

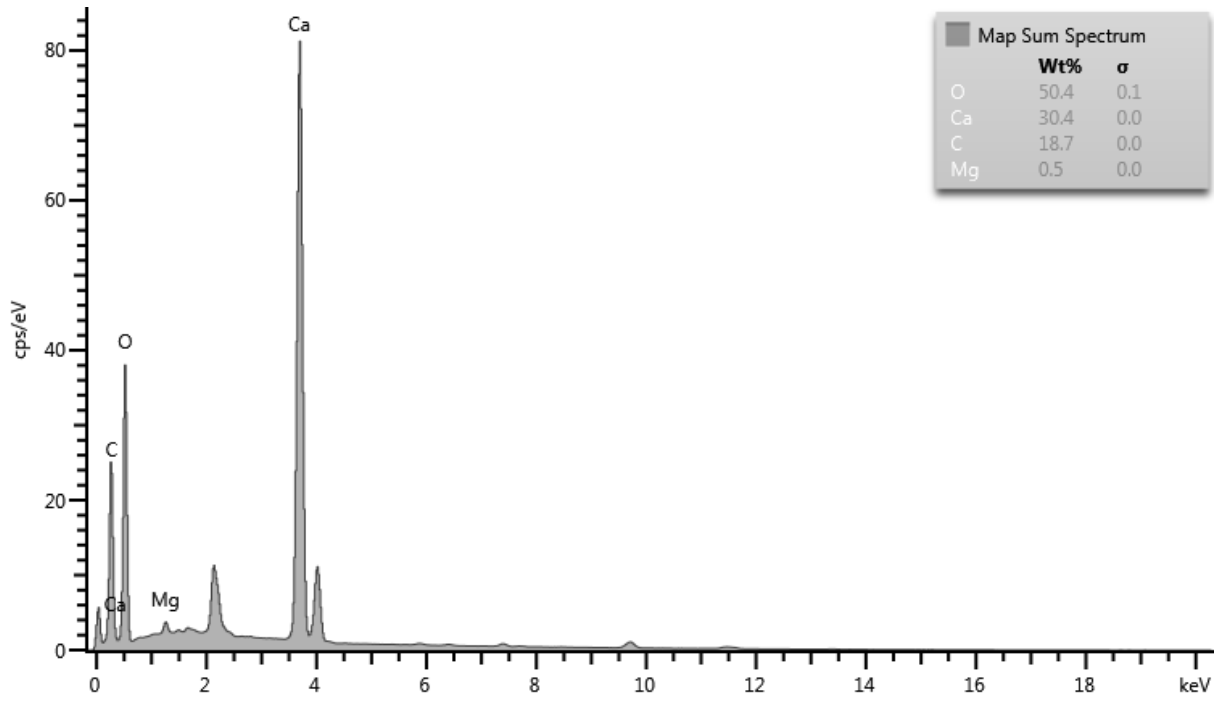
| Species                   | Distribution of stomata in the internodes  | Number of stomatal rows per mm | Diameter of stomata (µm) | Position of stomata in relation to other epidermal cells | Number of subsidiary cells per stomata | Shape of the subsidiary cells                              | Type and shape of stomata                    | Orientation of the stomatal opening | Shape of the ordinary epidermal cells | External surface of the ordinary epidermal cells | Hypodermal cells                     | References                           |
|---------------------------|--|--------------------------------|--------------------------|--|--|--|--|-------------------------------------|---------------------------------------|--|--------------------------------------|--------------------------------------|
| <i>P. varians</i>         | Scattered  | 8–10                           | 70–100                   | Guard cells sunken                                       | 4–9, usually 5–8                       | With papillae overhanging stomatal pit                     | Rounded or subrounded,                       | Irregular                           | Polygonal, square or rectangular      | With papillae or hairs                           | Seen only in open leaf-base cushions | WATSON, 1977                         |
| <i>P. dalatzensis</i>     | Well-defined rows  | 7–8                            | 40–100                   | Slightly sunken  | 5–6                                    | With papillae overhanging stomatal pit                     | Rounded to elliptical, actinocytic, stellate | Irregular                           | Rectangular to polygonal              | With large papillae                              | Absent                               | YANG <i>et al.</i> , 2009            |
| <i>P. papillosa</i>       | Longitudinal rows with scattered stomata but scanty at the base of the internode | 4–9                            | 62.5–92.5                | Guard cells sunken                                       | 4–8, usually 5–7                       | With papillae overhanging stomatal pit                     | Rounded, haplocheilic                        | Irregular                           | Elongate                              | With papillae, hairs or trichomes                | Absent                               | SUN <i>et al.</i> , 2011; ZHOU, 1995 |
| <i>P. narthorstiana</i>   | Poorly-defined longitudinal rows   | 11–12                          | 50–73                    | -  | 4–7, usually 5–6                       | With papillae  | Rounded, usually monocyclic                  | Irregular                           | Tetragonal and elongate               | With papillae or trichomes                       | Absent                               | SRINIVASAN, 1995                     |
| <i>P. tholistoma</i>      | Longitudinally   | -                              | 40–150                   | -  | 6–11                                   | With single haired papilla                                 | Haplocheilic, elliptical or rounded          | -                                   | Elongate or square                    | Without hairs or papillae                        | Not described                        | DU <i>et al.</i> , 2014              |
| <i>P. liupanshanensis</i> | Well-defined rows, but scanty at the base of the internode                       | 8–10                           | 55–80                    | Guard cells sunken                                       | 5–6                                    | With papillae projecting towards the center of the stomata | Rounded or subrounded, haplocheilic          | Irregular                           | Elongate, rectangular to polygonal    | With papillae                                    | Not described                        | DU <i>et al.</i> , 2014              |
| <i>P. foveolata</i>       | Longitudinally   | -                              | 60–75                    | -  | 5–6                                    | With papillae  | Haplocheilic, elliptical or rounded          | -                                   | Rectangle or hexagon                  | With distinguishing                              | Not described                        | DU <i>et al.</i> , 2014              |
| <i>P. glabra</i>          | Well-defined rows  | 7–9                            | 80–120                   | Guard cells sunken                                       | 7–9                                    | With papillae overhanging stomatal pit                     | Rounded                                      | Irregular                           | Elongate, rectangular to polygonal    | Smooth, without trichomes or papillae            | Well-developed cutinized             | SAIKI, 1999                          |

|                        |  |      |          |  |                           |   |                                       |                         |   |                                  |                                     |  |
|------------------------|--|------|----------|--|---------------------------|---|---------------------------------------|-------------------------|---|----------------------------------|-------------------------------------|--|
| <i>P. guixiensis</i>   | Well-defined rows but absent at the base of the internodes             | 8–10 | 50–80    | Sunken                                 | 4–6                       | With papillae overhanging stomatal pit                                    | Rounded or subrounded, haplocheilic   | Irregular               | Elongate or square                        | Without papillae                 | Absent                              | SUN <i>et al.</i> , 2011                                 |
| <i>P. gansuensis</i>   | Well-defined rows  | 7–9  | 60–90    | Deeply sunken                          | 5–8                       | Without papillae  | Elliptical to subrounded, actinocytic | Longitudinal or oblique | Polygonal, square or rectangular          | Smooth without hairs or papillae | Not described                       | YANG; DENG, 2007   |
| <i>P. heishanensis</i> | Well-defined rows  | 8–10 | 62.5–100 | Guard cells sunken                     | 5–7, usually 5–6          | With papillae overhanging stomatal pit                                    | Elliptical to subrounded, stellate    | Oblique or transversal  | Elongate                                  | Without papilla or hair          | Absent                              | ZHOU, 1995   |
| <i>P. parceramosa</i>  | Well-defined rows  | 6–10 | 50–80    | Guard cells sunken                     | 4–7, usually 5–6          | With or without papillae protruded to stomatal pit                        | Elliptical or rounded                 | Irregular               | Polygonal, square or rectangular          | Smooth without hairs or papillae | Well-cutinized                      | ALVIN; FRASER; SPICER, 1981; WATSON, 1977; AXSMITH, 2006 |
| <i>P. capillata</i>    | Well-defined rows but rarer at the base and top of the internodes      | 7–9  | 66–91    | Guard cells sunken                     | Usually 5, occasionally 6 | With papillae overhanging stomatal pit                                    | Elliptical to rounded                 | Mostly oblique          | Polygonal and elongate                    | With papillae                    | Absent                              | SUCERQUIA; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; MOHR, 2015.            |
| <i>P. intermedia</i>   | Longitudinal rows  |      | 40–150   | -                                      | 9–11                      | Without papillae  | Rounded or subrounded, haplocheilic   | -                       | Rectangle or square                       | Without hairs or papillae        | Not described                       | DU <i>et al.</i> , 2014                                  |
| <i>P. salesii</i>      | Well-defined longitudinal rows, evenly distributed along the internode | 9–10 | 50–75    | Stomatal apparatuses completely sunken | 4–6                       | Lacking papillae but projecting towards the central region of the stomata | Rounded, stellate, cyclocytic         | Oblique                 | Square, rectangular, rounded or irregular | With papillae                    | Multi-layered, with elongated cells | THIS WORK  |



**Fig. S1.** Elemental mapping of the inner portion of the stem of CPCA 3698 from the Romualdo Formation. A, Scanning electron micrograph of the inner portion of the stem. Revealed elements: B, Calcium; C, Oxygen; D, Carbon; E, Magnesium.





**Fig. S2.** X-ray energy dispersion spectrum (EDS) obtained from the inner part of the stem CPCA 3698.

## 5 MANUSCRITO IV

### **A evolução das araucariáceas e células mucilaginosas de acordo com novas evidências fósseis**

---

1 Será submetido a Current Biology (ISSN: 0960-9822).

## A evolução das araucariáceas e células mucilaginosas de acordo com novas evidências fósseis

Maria Edenilce P. Batista <sup>a</sup>, Marcos A. F. Sales <sup>b</sup>, Lutz Kunzmann<sup>c</sup>, Alexandra A. Mastroberti<sup>d</sup>, Arlete A. Soares <sup>e</sup>, Artur A. Sá <sup>f</sup>, Maria Iracema B. Loiola <sup>g</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brazil. <sup>b</sup> Instituto Federal de Ciência e Tecnologia do Ceará, Campus Acopiara, Acopiara, Brasil, <sup>c</sup> Senckenberg Natural History Collections, Königsbrücker Landstr. Dresden, Germany. <sup>d</sup> Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil. <sup>e</sup> Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brazil <sup>f</sup> Departamento de Geologia, <sup>g</sup> Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Vila Real, Portugal. <sup>g</sup> Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brazil.

### RESUMO

Araucariaceae foi uma das famílias de coníferas mais diversificadas durante o Mesozoico, com o registro fóssil do grupo incluindo representantes de todos os gêneros atuais. Seus fósseis, em sua maioria, correspondem a cones, sementes, madeira e, menos frequente, ramos folhosos. Entre os gêneros viventes, *Araucaria* parece ter o registro fóssil mais antigo da família, rastreável até o Triássico. Na Formação Crato da Bacia do Araripe (Aptiano, Cretáceo Inferior), Araucariaceae está representada, até o presente, pelos gêneros *Araucariostrobus*, *Araucarites* e *Araucaria* e pela espécie *Brachyphyllum obesum*. No entanto, acredita-se que a diversidade da família esteja subestimada para a região. Corroborando essa hipótese, neste trabalho descrevemos uma nova espécie de Araucariaceae para a Formação Crato. Um dos espécimes-tipo possui anatomia excepcionalmente preservada, o que permitiu a observação de células mucilaginosas. A presença dessas estruturas revela informações sobre a paleoautoecologia da espécie, sugerindo que a mesma estava bem adaptada a ambientes com estresse hídrico. Ademais, a nova espécie de *Araucaria* foi encontrada como grupo-irmão da Seção *Eutacta* em nossa análise filogenética das araucariáceas, sendo, portanto a primeira espécie fóssil alocada no grupo coronal de *Araucaria* com suporte cladístico. Isso implica que o ancestral mais recente de todas as espécies de *Araucaria* viventes teria no mínimo uma idade eocretácea. Ainda segundo a mesma análise, a inferência mais parcimoniosa é de que as células mucilaginosas são sinapomorfias de Araucariaceae, tendo sido secundariamente perdidas na linhagem de *Agathis*. Em conjunto, nossos resultados possibilitam uma nova perspectiva da evolução das araucariáceas e de suas células mucilaginosas.

**Palavras-chaves:** Células mucilaginosas. Araucariaceae. Bacia do Araripe.

## Introdução

Araucariaceae é considerada um grupo basal por botânicos e paleobotânicos, com origem provavelmente no Triássico, apresentando maior diversificação e distribuição durante o Jurássico-Cretáceo e decadência no Cretáceo-Paleógeno, especialmente no Hemisfério Norte (TAYLOR; TAYLOR, 1993; STOCKEY, 1994; ENRIGHT; HILL, 1995; KUNZMANN, 2007). Atualmente, é composta por, aproximadamente, 41 espécies pertencentes aos gêneros *Araucaria*, *Agathis* e *Wollemia* (FARJON, 2010; FARJON; FILER, 2013). Embora seja considerada uma família tipicamente do Hemisfério Sul, apresentou ampla distribuição geográfica durante o Mesozoico (CANTRILL, 1992; KUNZMANN, 2007).

Os principais registros fósseis deixados pelos representantes dessa família são sementes, cones e madeira. Todavia, ramos com folhas geralmente mal preservadas também são encontrados (CANTRILL, 1992; KERSHAW; WAGSTAFF, 2001; KUNZMANN, 2007). Todos os gêneros atuais da família possuem representantes fósseis, no entanto *Araucaria* tem os registros mais antigos e diversificados (DUTRA; STRANZ, 2003; DETTMANN; CLIFFORD, 2005; KUNZMANN, 2007). Este gênero, por sua vez, é dividido nas seções *Bunya*, *Intermedia*, *Araucaria* e *Eutacta*, sendo as duas últimas as mais ricas em número de táxons e também as que compreendem as espécies mais antigas (STOCKEY, 1982; DUTRA; STRANZ, 2003; DETTMANN; CLIFFORD, 2005; KUNZMANN, 2007; ESCAPA; CATALANO, 2013). Há, ainda, uma quinta seção proposta, denominada *Yezonia*, representada exclusivamente por espécies fósseis (OHSAWA *et al.*, 1995).

Na América do Sul, a família está representada atualmente apenas pelo gênero *Araucaria*, com duas espécies viventes, *A. angustifolia* e *A. araucana* (KERSHAW; WAGSTAFF, 2001; DUTRA; STRANZ, 2003; DETTMANN; CLIFFORD, 2005). Porém, o registro fóssil mostra uma maior diversidade durante o Mesozoico nessa região (DUTRA; STRANZ, 2003). Ambas as espécies atuais, juntamente com *A. grandifolia*, registrada no Cretáceo da Argentina, pertencem à seção *Araucaria* (DEL FUEYO; ARCHANGELSKY, 2002). Por outro lado, os demais táxons de Araucariaceae presentes no registro fóssil do continente sulamericano não parecem estar relacionados com os representantes atuais, devido, especialmente, às diferenças morfológicas da folha, tais como tamanho, largura e forma. É o caso, por exemplo, de *Brachyphyllum obesum*, que ocorre no Cretáceo da Bacia do Araripe (KUNZMANN *et al.*, 2004; BATISTA *et al.*, 2017).

Cones e sementes provenientes da Bacia do Araripe, principalmente da Formação Crato, foram descritos como pertencentes aos gêneros *Araucariostrobus*, *Araucaria* e *Araucarites* e uma folha designada como *Araucaria cartellei* (DUARTE, 1993; KUNZMANN *et al.*, 2004).

Embora os estudos especificamente sobre Araucariaceae da Formação Crato ainda sejam incipientes, alguns espécimes já coletados apresentam preservação excepcional, que possibilita uma ampla gama de estudos, especialmente anatômicos. Tais estudos foram apresentados em poucos trabalhos (KUNZMANN *et al.*, 2004; SUCERQUIA, 2006; SUCERQUIA, 2013; BATISTA *et al.*, 2017). Apesar de ainda escassos, podem contribuir para interpretações paleoecológicas e paleoclimáticas durante o período em que essas plantas se desenvolveram.

Nesse contexto, descrevemos uma nova espécie da família Araucariaceae para a Bacia do Araripe a partir de dois novos fósseis. Estes espécimes apresentam características anatômicas do caule e da folha com um grau de preservação muito raro, incluindo células mucilaginosas em perfeito estado, as quais são detalhadamente descritas pela primeira vez a partir do registro fóssil. Além disso, análises filogenéticas foram feitas, possibilitando uma nova perspectiva da evolução das araucariáceas e de suas células mucilaginosas.

### **Contexto Geológico**

A Bacia do Araripe é a mais extensa bacia intracratônica do nordeste do Brasil, ocupando uma área de aproximadamente 9000 km<sup>2</sup> (ASSINE, 1992, VALENÇA *et al.*, 2003). Esta se localiza entre os estados do Ceará (Sul), Pernambuco (Noroeste) e Piauí (Sudeste) (Fig. 1). É uma bacia internacionalmente conhecida devido às intensas pesquisas, principalmente sobre seu excepcional registro fossilífero. Geomorfologicamente, apresenta duas feições principais, a Chapada do Araripe, formada principalmente pela Formação Exu, e o Vale do Cariri, onde ocorrem várias formações geológicas, incluindo o rico depósito fossilífero denominado Grupo Santana (VALENÇA *et al.*, 2003, NEUMANN; CABRERA, 1999; ASSINE, 2007). Este grupo foi depositado na fase pós-rifte e compreende as formações Rio da Batateira, Crato, Ipubi, Romualdo e Arajara, todas com idade estimada para o Aptiano/Albiano (VALENÇA *et al.*, 2003; NEUMANN; CABRERA, 1999; NEUMANN, 1999).

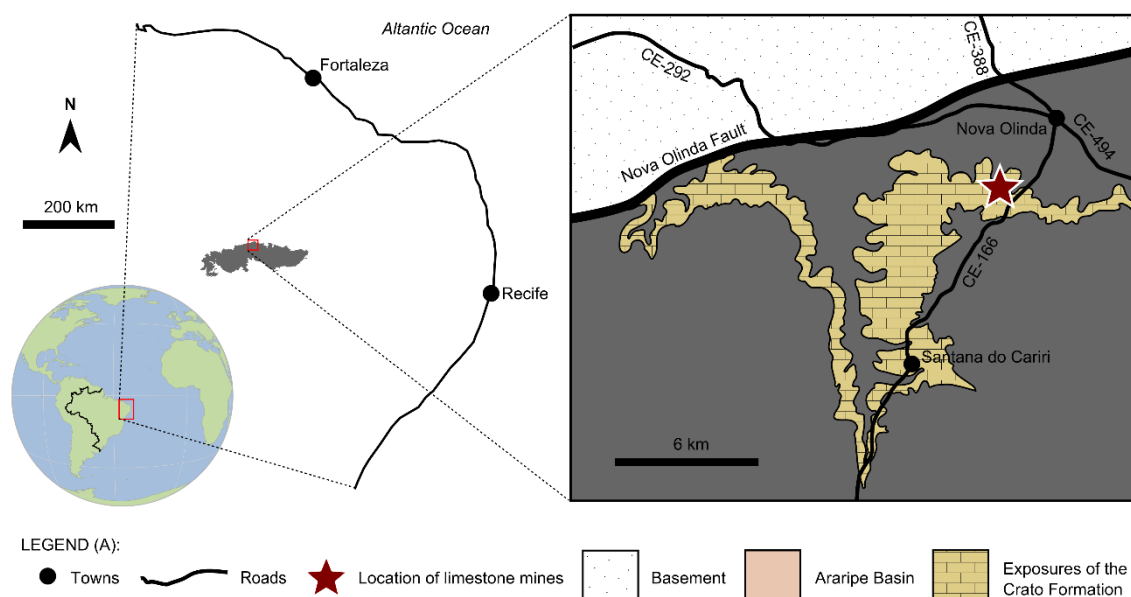


Figura 1. Mapa esquemático de localização da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil.

Dentre as unidades estratigráficas do Grupo Santana, destacam-se as formações Crato e Romualdo devido à diversidade e quantidade de fósseis que nelas ocorrem. A Formação Crato possui litologia composta por calcários finamente laminados, indicando um ambiente deposicional lacustre rico em carbonatos, típico de águas calmas. Sua deposição se deu sob influência de condições hipersalinas e regime paleoclimático tropical a subtropical (HEIMHOFER; MARTILL, 2007; NEUMANN *et al.*, 2003). Esta formação possui riquíssimo e abundante conteúdo fossilífero, com presença de invertebrados, vertebrados, plantas, coprólitos e palinomorfos, que, em conjunto, indicam provavelmente uma idade aptiana superior para esta unidade (VIANA; NEUMANN, 2002). Em geral, a taoflora da Formação Crato é bastante diversa, sendo representada por licófitas, monilófitas, gnetáceas, coníferas e angiospermas (MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; MOHR *et al.*, 2007). Entre as coníferas, as principais representantes são as famílias Cheirolepidiaceae e Araucariaceae, sendo a última mais abundante (MOHR; FRIIS, 2000; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; MOHR *et al.*, 2007).

Nessa unidade estratigráfica, os vegetais são geralmente preservados por processos de substituição por óxido de ferro, impressão, molde e carbonização, sendo esse último o principal processo pelo qual estruturas anatômicas são preservadas (Sucerquia, 2006).

## **Materiais e Métodos**

O material analisado consistiu em dois ramos folhosos quase tridimensionais, suportados por uma matriz de calcário laminado acinzentado. Os fósseis foram preservados por meio de carbonização e foram encontrados nas minas de calcário laminado, localizadas entre as cidades de Santana do Cariri e Nova Olinda, no estado do Ceará, no nordeste do Brasil (Fig. 1). Ambas as amostras estão depositadas na coleção de fósseis do Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Ceará, Campus Fortaleza, estado do Ceará, Brasil, com números de tombo LP/UFC CRT 1851 e LP/UFC CRT 1065.

Análises da morfologia foliar foram realizadas a partir do espécime LP/UFC CRT 1851, o qual apresenta essas estruturas melhor preservadas. Para análises macroscópicas do caule, pequenos fragmentos do espécime LP/UFC CRT 1065 foram fotografados em estereomicroscópio eletrônico Zeiss modelo c-dsd115 com sistema de captura de imagem com câmera Nikon modelo ds-f1 no Laboratório de Taxonomia de Angiospermas da Universidade Federal do Ceará, Brasil. As análises e o preparo para microscopia de luz foram realizados no Laboratório de Geologia da Universidade de Trás-os-Monte e Alto Douro, Portugal.

Para a análise das estruturas anatômicas em microscopia de luz, um pequeno fragmento do espécime LP/UFC CRT 1065 foi cortado e impregnado em resina Epoxi EpoFix da marca Struers na proporção de seis partes de resina para duas partes de endurecedor e deixado secar por 48 horas em estufa. Após secagem, foram feitas secções transversal e longitudinal no fragmento. Novamente, a resina Epoxi foi depositada na superfície exposta, onde secou por mais 48 horas em estufa. Posteriormente, a face plana do fragmento foi lixada inicialmente com esmeril de granulometria de 600 e depois com outro de 1200, até se obter uma superfície livre de qualquer irregularidade. Em seguida, as faces planas da amostra foram coladas em lâminas de vidro despolidas com resina Araldite Standard da marca Ceys na proporção de duas partes de resina (parte A) para uma parte de endurecedor (parte B). Depois de coladas, as lâminas foram prensadas por 24 h. Após esse período, a face exposta foi lixada novamente, seguindo o procedimento anterior, até se obter uma espessura apropriada para a observação em microscopia de luz. O controle foi feito a partir de observações constantes à medida que ocorria o lixamento. Depois de prontas, as lâminas foram analisadas e fotografadas em microscópio de luz.

Para análise em Microscopia Eletrônica de Varredura, um fragmento pequeno do espécime LP/UFC CRT 1065 foi removido e observado diretamente em um microscópio da marca FEI Company, modelo Quanta 400kV, da Unidade de Microscopia Eletrônica da Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro-UTAD, Vila Real, Portugal.

Por fim, para a investigação das afinidades filogenéticas, nós utilizamos uma versão modificada da matriz de Escapa e Catalano (2013; ver Apêndices A e B deste artigo). A análise se deu por meio do software TNT v.1.1 (GOLOBOFF *et al.*, 2008), com as opções da “New Technology” para a busca heurística, i.e., “Sectorial Search”, “Ratchet”, “Drift” e “Tree fusing”, todas implementadas com suas opções padrão de funcionamento. A busca dirigida (“Driven search”) contou com a estabilização do consenso por duas vezes, com um fator de 25.

### **Sistemática Paleontológica**

Araucariales

Araucariaceae Henkel and Hochst., 1865

*Araucaria* Jussieu, 1789

*Araucaria* sp. nov.

**Holótipo.** LP/UFC CRT 1065

**Parátipo.** LP/UFC CRT 1851

### **Diagnose**

Morfologia: fragmentos folhosos curvados e com pouca ramificação. Folhas com comprimento levemente maior que a largura, com ápice agudo, imbricadas, dispostas em uma helicoide bem marcada sobre o eixo, em número de três por fileira em sentido horário e cinco em sentido anti-horário. Anatomia: epiderme unisseriada, hipoderme presente na face adaxial. Mesofilo formado por parênquima paliçádico, com pouco espaço intercelular, e parênquima esponjoso, composto essencialmente por células mucilaginosas. No caule, o xilema não apresenta anéis de crescimento distintos e é formado por traqueídes escalariformes/helicoidais ou pontoados. As pontoações são do tipo areoladas. Canais resiníferos presentes na região cortical. Medula heterocelular com canais de resina e células mucilaginosas.

### **Descrição**

**Morfologia:** os espécimes correspondem a fragmentos folhosos com 30 cm (LP/UFC CRT 1065) e 8,5 cm (LP/UFC CRT 1851) de comprimento e ambos com cerca de 1,5 cm de largura, curvados com pouca ou nenhuma ramificação (Fig. 2A e C). As folhas de LP/UFC CRT 1851 são sésseis, imbricadas e dispostas em uma helicoide bem marcada sobre o eixo, em número de três por fileira em sentido horário e cinco em sentido anti-horário. Além disso, as



folhas são recurvadas para dentro, evidenciando uma aparência convexa à face abaxial, porém não possuem quilha central. Possuem ápice agudo, pecíolo ausente e o comprimento levemente maior que a largura (~6,98 mm de altura e ~5,42 mm de largura). Macroscopicamente, cada folha possui margens inteiras e face abaxial com estrias convergindo em direção ao ápice (Fig. 2D).

**Epiderme:** Em seção longitudinal, as folhas do espécime LP/UFC CRT 1065 possuem uma cutícula espessa, com aproximadamente 13  $\mu\text{m}$  (Fig. 2B). A epiderme é unisseriada e a hipoderme formada por duas camadas de células semelhantes às epidérmicas na face adaxial (Fig. 2E).

**Mesofilo:** em *Araucaria* sp. nov. (LP/UFC CRT 1065), o mesofilo é formado por parênquima paliçádico e parênquima esponjoso (Fig. 3A), sendo esse último composto principalmente por células mucilaginosas. O parênquima paliçádico, com pouco espaço intercelular, é formado por células com cerca de 100  $\mu\text{m}$  de comprimento e 50  $\mu\text{m}$  de largura organizadas em camadas perpendiculares à epiderme abaxial (Fig. 3B-E). Estas células apresentam conteúdo escuro e denso preservado e, em algumas células, estruturas arredondadas, semelhantes a núcleos, são observadas (Fig. 3B e F). Algumas células parenquimáticas do mesofilo não apresentam conteúdo celular (Fig. 3B, G, H). As células mucilaginosas do parênquima esponjoso possuem formato arredondado ou alongado, com média de 50  $\mu\text{m}$  de diâmetro (Fig. 4). A mucilagem mostra-se muito bem preservada e ocupa todo o lúmen celular (Fig. 4), podendo ser observado em pouca ampliação, apresentando um aspecto brilhante e escuro (Fig. 5E).

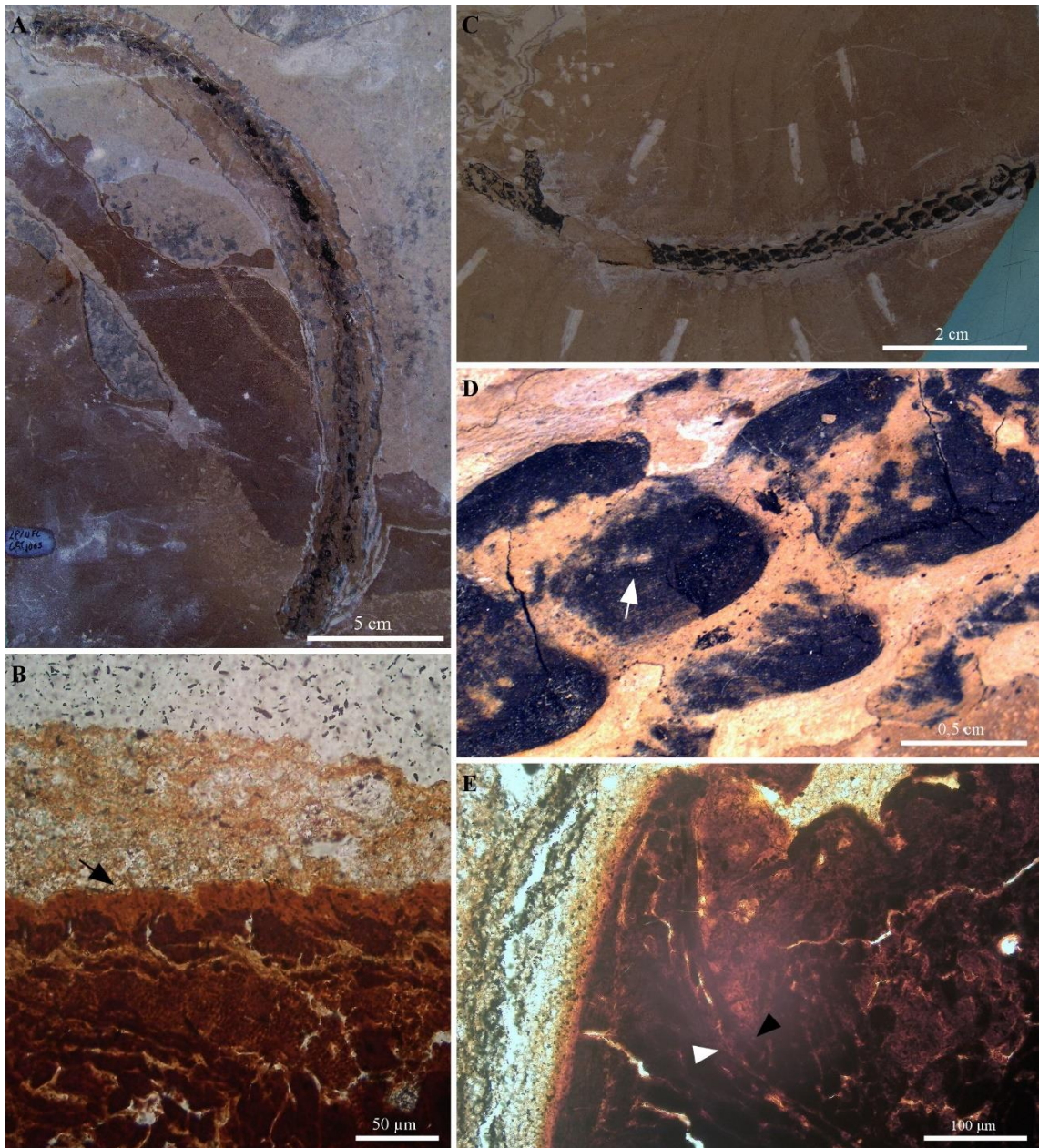


Figura 2. Características morfológicas e anatômicas de *Araucaria* sp. nov. (A) Espécime LP/UFC CRT 1065. (B) Detalhe da cutícula evidente na epiderme abaxial da folha de LP/UFC CRT 1065 (seta). (C) Espécime LP/UFC CRT 1851. (D) Detalhe da forma e disposição das folhas nos ramos de LP/UFC CRT 1851. (E) Folha de LP/UFC CRT 1065 em seção longitudinal analisada sob microscopia de luz, evidenciando a camada unisseriada de células da epiderme (seta preta) e hipoderme constituída por duas camadas na face adaxial (seta branca).

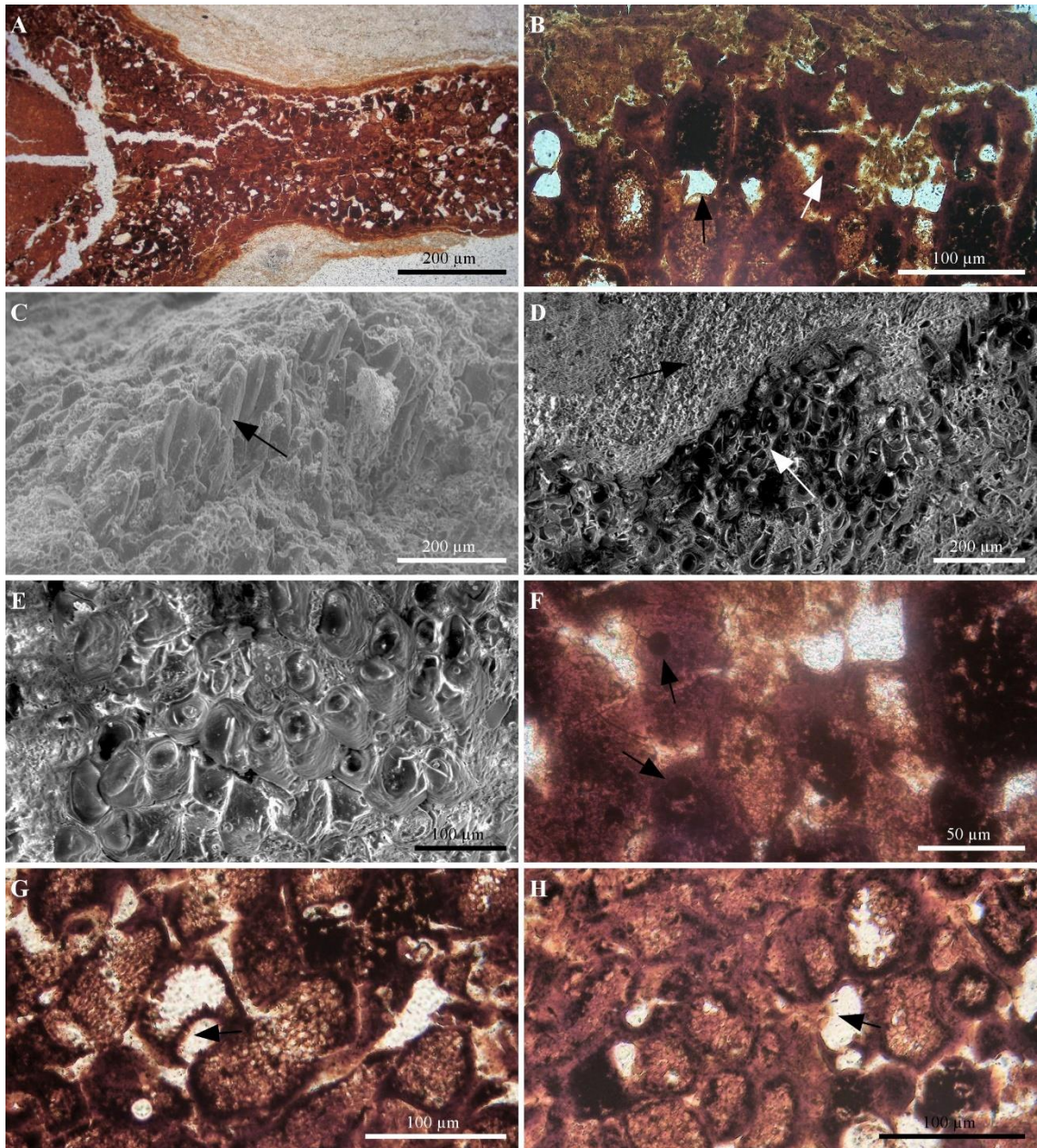


Figura 3. Mesofilo de *Araucaria* sp. nov. (LP/UFC CRT 1065) visto sob microscopia de luz e eletrônica de varredura. (A) aspecto geral do mesofilo na folha em seção transversal. (B) Parênquima paliçádico com células alongadas apresentando conteúdo escuro. Algumas células sem conteúdo (seta preta) e outras com estruturas arredondadas (seta branca). (C) Células do parênquima paliçádico (seta). (D) Camada da epiderme (seta preta) e células do parênquima paliçádico dispostas perpendicularmente (seta branca). (E) Detalhe das células do parênquima paliçádico figuradas em (D). (F) Detalhe de (B), com setas apontadas para estruturas arredondadas. (G) Mesofilo constituído por células sem conteúdo no lúmen (seta). (H) Parênquima esponjoso composto por células mucilaginosas e células sem conteúdo (seta).

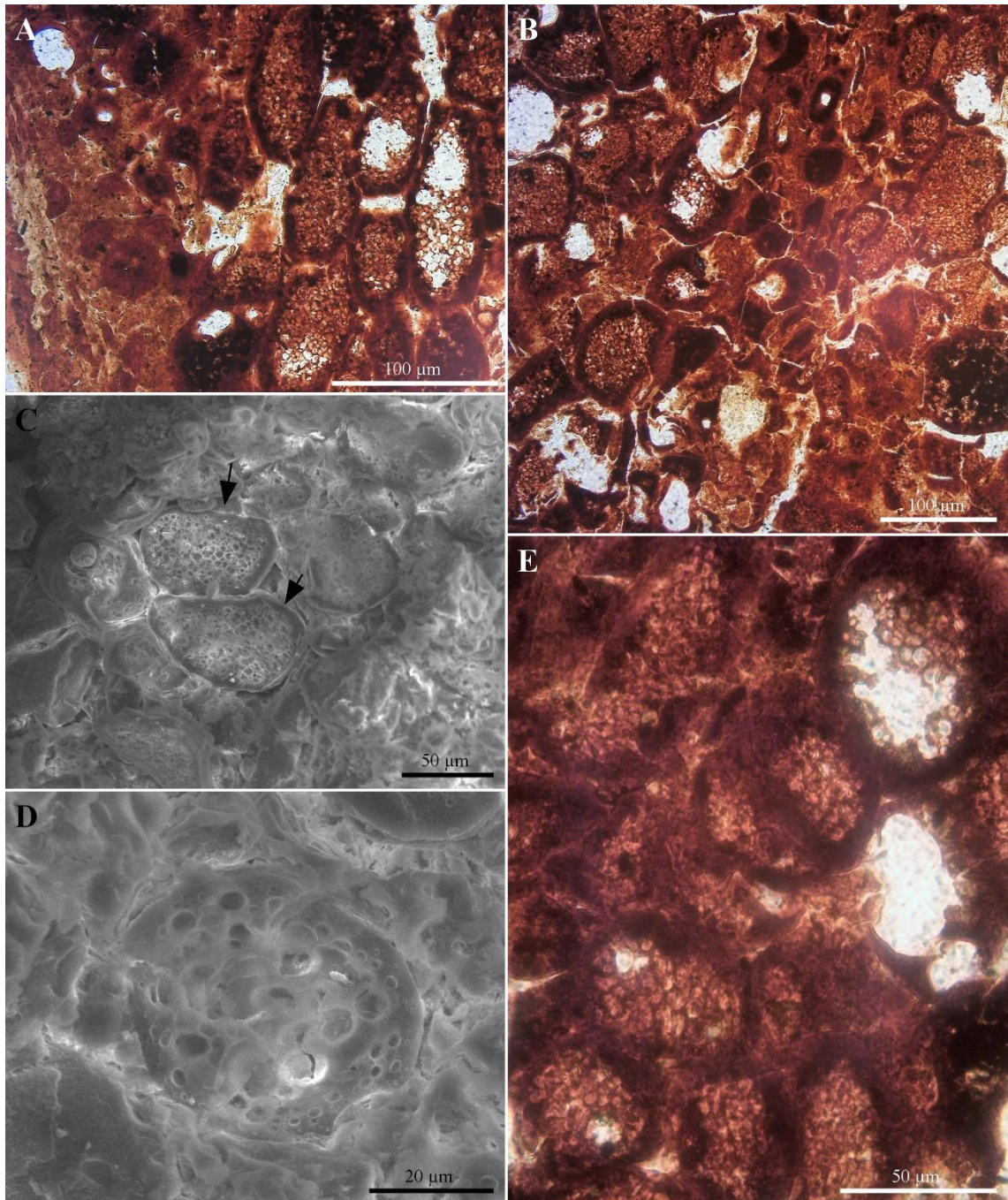


Figura 4. Detalhes do Mesofilo de *Araucaria* sp. nov. (LP/UFC CRT 1065). (A), (B) e (E). Células mucilaginosas vistas sob microscopia de luz. (C) Células mucilaginosas (setas) em microscopia eletrônica de varredura. (D) Detalhe de uma célula mucilaginosa.

**Estruturas do caule:** O caule de LP/UFC CRT 1065 apresenta córtex e medula com vários canais resiníferos, nos quais é possível visualizar resina preservada de cor esbranquiçada semelhante ao encontrado em plantas viventes (Fig. 5A-D). O câmbio vascular e o floema estão preservados, mas as células não estão perfeitamente íntegras (Fig. 6A). O xilema secundário

não apresenta anéis de crescimento distintos (Fig. 6A-C) e é composto por traqueídes dos tipos escalariformes/helicoidais (Fig. 6C-E) e pontoados. O diâmetro do lúmen e a parede das traqueídes medem cerca de 8  $\mu\text{m}$  e 3  $\mu\text{m}$ , respectivamente. As pontoações são areoladas, geralmente unisseriadas contíguas (Fig. 6F). Quando bisseriadas, as mesmas estão dispostas de forma alterna (Fig. 6 F). O xilema apresenta, em alguns pontos, decaimento típico daquele causado por fungos, com traqueídes degradadas, apresentando apenas espessamentos secundários mais resistentes (Fig. 6D-E). A medula encontra-se integralmente preservada, porém um pouco deformada devido ao achatamento por processos tafonômicos (Fig. 6G). Esta é heterocelular, sólida, e é formada por células parenquimáticas arredondadas, de paredes espessas, com conteúdo mucilaginoso preservado semelhante ao encontrado no mesofilo e canais de resina (Fig. 5B, 5D, 6G e 6H).

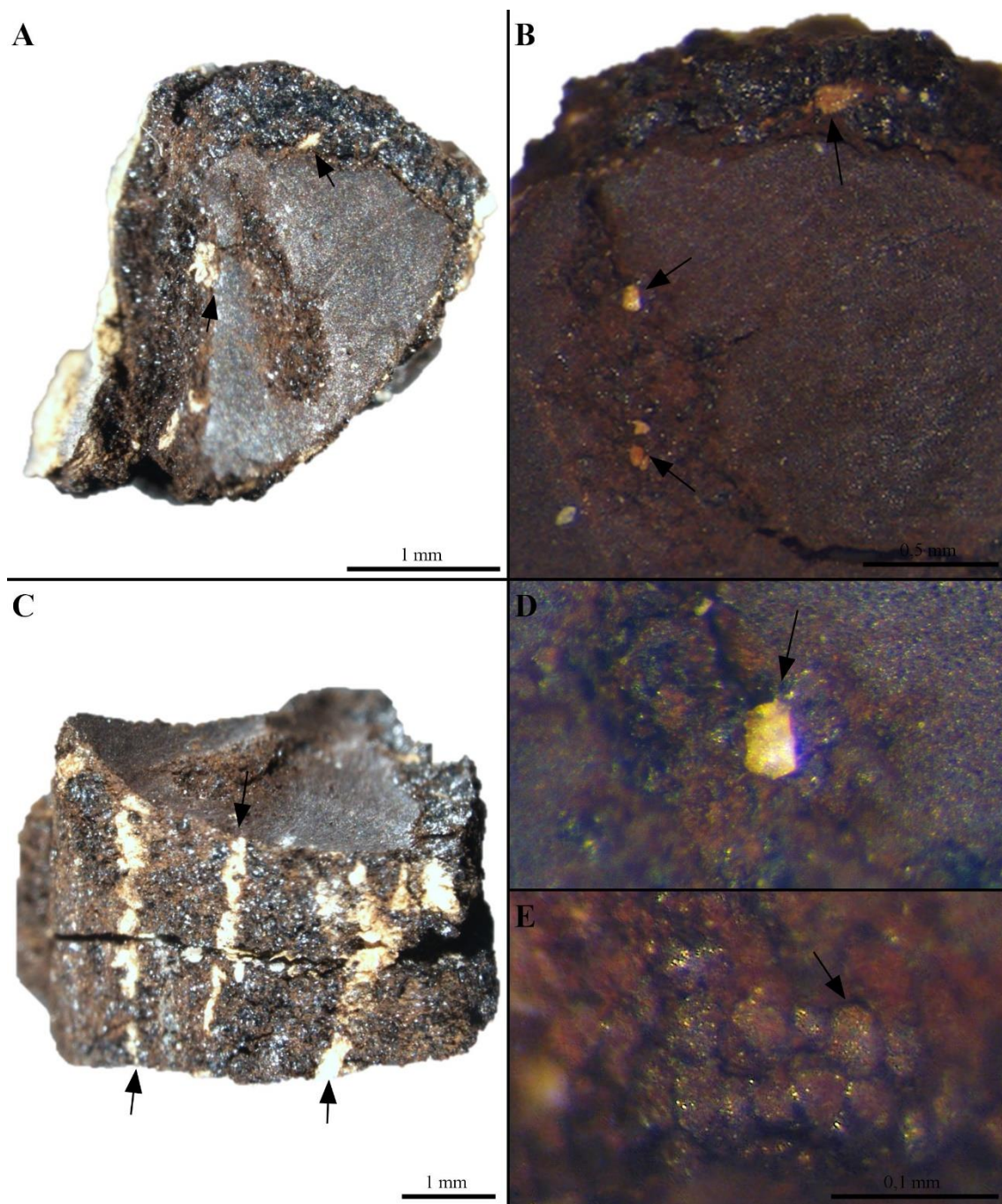


Figura 5. Fragmentos de *Araucaria* sp. nov. (LP/UFC CRT 1065) observados em estereomicroscópio. (A) Vista transversal com resina preservada na região cortical (setas). (B) Vista transversal com resina preservada na região cortical (setas). (C) Vista longitudinal com resina preservada na região cortical e na medula (setas). (D) Detalhe de um canal com resina preservada (seta). (E) Células mucilaginosas com aspecto brilhante (seta).

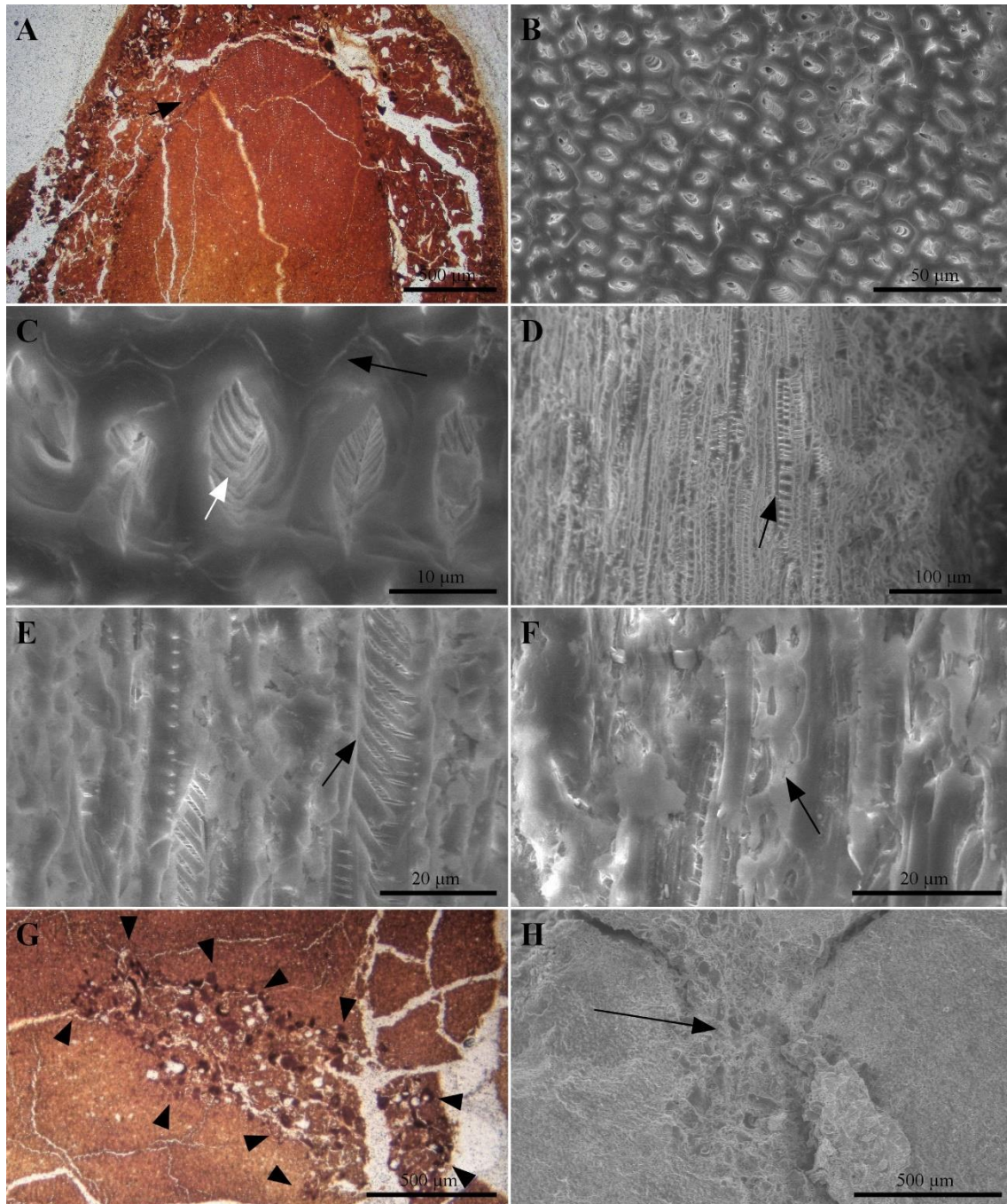


Figura 6. Sistema vascular de *Araucaria* sp. nov. (LP/UFC CRT 1065) (A) Vista geral da região do câmbio vascular (seta) em microscopia óptica (B) Traqueídes em seção transversal dispostas em fileiras radiais. (C) Detalhe de traqueídes com espessamentos anelares ou helicoidais (seta branca) e nenhum espaço intercelular (seta preta). (D) Traqueídes em seção longitudinal com espessamentos escalariformes ou helicoidais (seta) apresentando aspecto típico de ataque fúngico. (E) Detalhe de traqueídes em seção longitudinal com espessamentos anelares ou helicoidais (seta) e apresentando aspecto típico de ataque fúngico. (F) Pontoações areoladas bisseriadas dispostas de forma alterna (seta). (G) Medula heterocelular com dez suaves projeções para periferia (setas). (H) Medula vista sob microscopia eletrônica de varredura (seta).

### Comparações

Embora os espécimes extraídos da Bacia do Araripe com folhas imbricadas e distribuídas em espiral fossem frequentemente identificados como pertencente ao morfogênero *Brachyphyllum*, exceto espécimes do gênero *Duartenia* (MOHR *et al.* 2012), nossos resultados mostraram que as características macroscópicas presentes nos espécimes analisados permitem distinção entre *Araucaria* e *Brachyphyllum*. Os ramos de *Araucaria* sp. nov. possuem pouca ou nenhuma ramificação, enquanto que, em *Brachyphyllum*, é comum as espécies serem extremamente ramificadas, geralmente com ramificação oposta ou suboposta (DUARTE, 1985; KUNZMANN *et al.*, 2004; BATISTA *et al.*, 2017). Outra característica distintiva é a presença de folhas levemente mais compridas que largas em *Araucaria* sp. nov., enquanto que, em *Brachyphyllum*, as folhas são notoriamente mais largas que compridas (KENDAL, 1947; HARRIS, 1979).

*Araucaria* sp. nov. também não se enquadra nas características de *Duartenia*, pois esta última possui padrão de ramificação anisotomous, botões axilares e não apresenta canais de resina, os quais são abundantes em *Araucaria* sp. nov. (MOHR *et al.*, 2012). Por outro lado, a presença de células mucilaginosas em *Araucaria* sp. nov. justifica sua inclusão dentro da família Araucariaceae, especificamente no gênero *Araucaria*.

Em gimnospermas atuais, as células mucilaginosas ocorrem exclusivamente nas espécies dos gêneros *Araucaria* e *Wollemia* (BAMBER *et al.*, 1978; BURROWS; BULLOCK, 1999), embora elas tenham sido reportadas como células compartimentadas em *Emwadea microcarpa*, espécie fóssil de Araucariaceae filogeneticamente mais relacionada a *Wollemia* e *Agathis* (DETTMANN *et al.*, 2012). *Araucaria* sp. nov. não pode ser incluída no gênero *Wollemia*, pois suas folhas são imbricadas e muito menores, com menos de 1 cm de comprimento. Os representantes de *Wollemia* possuem as folhas planas lineares, com tamanho entre 3 e 8 cm, dispostas em espiral, mas torcidas na base (JONES *et al.*, 1995; GILMORE; HILL, 1997). Assim, indicamos que os vários caracteres observados em *Araucaria* sp. nov., como os ramos de última ordem com crescimento simpodial, as folhas pequenas e imbricadas e com ápice agudo justificam o seu posicionamento em *Araucaria*, sendo essas últimas típicas da seção *Eutacta* e *Yezonia* (exceto para *A. muelleri*) (COOKSON; DUGAN, 1951; BIGWOOD; HILL, 1985; VEILLON, 1989; HILL, 1990; OHSAWA *et al.*, 1995; MILL *et al.*, 2017; FARGON, 2010).

A organização do mesofilo em *Araucaria* sp. nov. é muito similar à das espécies viventes do gênero *Araucaria*. A presença de hipoderme, parênquima paliçádico estratificado e de parênquima esponjoso constituído em grande parte por células mucilaginosas com



inúmeras vesículas também ocorre, por exemplo, em *A. angustifolia* ((MASTROBERTI; MARIAH, 2003a; 2003b, 2008a, 2008b). Da mesma forma, a anatomia do caule de *Araucaria* sp. nov. é condizente com a da família Araucariaceae, pois canais de resina são abundantes na região cortical e, no xilema, os raios são unisseriados. Além disso, canais de resina e células mucilaginosas encontradas na medula de *Araucaria* sp. nov. também são observados em *A. angustifolia* (A. A. M, observação pessoal).

Em relação às espécies fósseis previamente descritas, a maior parte dos registros é composta por estruturas reprodutivas ou madeira e, quando estão sob forma de ramos folhosos, os estudos são baseados majoritariamente a partir de características epidermo-cuticulares (HILL, 1990), as quais foram pouco elucidadas aqui devido à má preservação dessas estruturas. De todo modo, *Araucaria* sp. nov. difere de outras espécies fósseis, como *A. ligniciti*, *A. readiae*, *A. planus*, *A. prominens* e *A. uncinatus* do Terciário da Austrália (HILL, 1990), descritas com base em folhas ou ramos folhosos, devido à significativa diferença no tamanho e largura das folhas. *Araucaria* sp. nov. possui folhas maiores em relação às anteriores. A nova espécie aqui descrita também é distinta de *A. vulgare* (seção *Yezonia*) do Cretáceo superior de Hokkaido, Japão (OHSAWA *et al.*, 1995), principalmente porque *A. vulgare* é mais ramificada e as folhas são mais largas que compridas.

## Ecologia

O xeromorfismo em plantas pode ser desenvolvido tanto em resposta à aridez como em resposta a outros fatores, como salinidade ou mesmo temperaturas congelantes, em que a água líquida se torna indisponível (SMALLWOOD; BOWLES, 2002). Para a Formação Crato, há hipóteses de ambiente árido e hipersalino, o que sugere como causa de desenvolvimento do xeromorfismo nas plantas desse estrato (NEUMANN *et al.*, 2003; SUCERQUIA *et al.*, 2015).

Nesse sentido, *Araucaria* sp. nov. apresenta várias características xeromórficas, assim como diversas outras espécies da Formação Crato da Bacia do Araripe, especialmente das famílias Cheirolepidiaceae e Araucariaceae (KUNZMANN *et al.*, 2004; SUCERQUIA *et al.*, 2015; BATISTA *et al.*, 2017). As mais evidentes são folhas coriáceas, pequenas, estreitas e imbricadas. Folhas com menor área foliar e uma das faces protegida e inclinada, minimizam consideravelmente a exposição solar da folha, reduzindo a perda d'água durante a transpiração (LEWIS, 1972; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014). Dentre as características anatômicas observadas, a presença de hipoderme e cutícula espessa são as mais evidentes. Condizente com o clima árido a semi-árido da Formação Crato, essas características atuam principalmente ao evitar a perda excessiva de água durante a transpiração (ZHOU ZHIYAN *et*

*al.*, 2000; THEVENARD *et al.*, 2005). Além disso, há presença de células mucilaginosas, as quais contém pectinas, com propriedades hidrofílicas (BAMBER *et al.*, 1978; MASTROBERTI; MARIAH, 2008b), podendo auxiliar na hidratação foliar (ESAÚ, 1965; FAHN, 1979; BREDENKAMP; VAN WYK, 1999; MASTROBERTI; MARIAH, 2008a; BOANARES *et al.*, 2017).

Outra característica presente em *Araucaria* sp. nov. que pode ter sido importante nas interações ecológicas é a presença de ductos resiníferos. As resinas têm em sua composição monoterpenos, que são elementos voláteis, e di e triterpenos ou fenólicos, que são os elementos não voláteis (LANGENHEIM, 2003). A secreção de resinas pode ser um indicativo de defesa contra herbívoros ou fungos, uma vez que elementos voláteis podem atrair parasitoides ou predadores de herbívoros que atacam a planta e os elementos não voláteis, devido à sua viscosidade, podem prender, imobilizar e isolar inimigos (LANGENHEIM, 2003). O espécime LP/UFC CRT 1065 apresenta xilema com decaimento típico dos causados por fungos, sendo um indício de interações com esses organismos e possível ativador da secreção de resinas na planta. As resinas fossilizadas (âmbar) também são comuns em outras espécies fósseis da família Araucariaceae e foram reportadas anteriormente para a Formação Crato em associação com fragmentos de *Brachyphyllum* (MARTILL *et al.*, 2005).

Em coníferas, resinas possuem uma grande fração volátil (20-50%), que, em condições naturais, se volatilizam com variados graus de rapidez, contribuindo para a propagação de incêndios naturais (LANGENHEIM, 2003). Segundo Martill e colaboradores (2012), a presença de partículas carbonizadas no Cretáceo inferior da Bacia do Araripe é consistente com uma origem de fogo selvagem, o que pode ter sido comum também na Formação Crato, visto que há grande quantidade de material carbonizado (LIMA *et al.*, 2019). Sendo assim, possivelmente, as Araucariaceae contribuíram de forma significativa para a propagação de incêndios na região, uma vez que essa família produz grandes quantidades de resina.

### **Afinidades filogenéticas de *Araucaria* sp. nov. e a evolução do gênero**

A fim de verificar as afinidades filogenéticas de *Araucaria* sp. nov., foi realizada uma análise cladística incluindo este táxon como uma nova unidade taxonômica operacional (UTO) em uma versão modificada da matriz de dados morfológicos de Escapa e Catalano (2013) (apêndice). Encontramos 12 árvores mais parcimoniosas (AMPs) e o consenso entre elas é mostrado na Figura 7A. Em relação à topologia geral, como esperado, nossos resultados se assemelham aos relatados por Escapa e Catalano (2013) para o mesmo tipo de dados, com dois ramos principais de Araucariaceae, as linhagens agatioide e araucariana. Dentro do primeiro,

os taxa fósseis *Emwadea* e *Wairarapaia* são basais da linhagem agatioide, enquanto *Wollemia* é o grupo-irmão de *Agathis*. Por outro lado, em *Araucaria*, as espécies fósseis estão posicionadas fora do grupo coronal de *Araucaria*, com exceção de *Araucaria* sp. nov., que é o grupo-irmão da seção viva *Eutacta*. Assim, *Araucaria* sp. nov. é a primeira espécie fóssil a ser alocada no grupo coronal de *Araucaria* com apoio cladístico, embora informações adicionais (por exemplo, caracteres da folhagem) de novos espécimes fósseis possam posteriormente indicar outras espécies como membros de *Araucaria* coronal (ESCAPA; CATALANO, 2013). É interessante notar que Clifford et al. (2015) encontraram algumas espécies de *Araucaria* que se agrupam com a Seção *Eutacta* em suas análises filogenéticas.

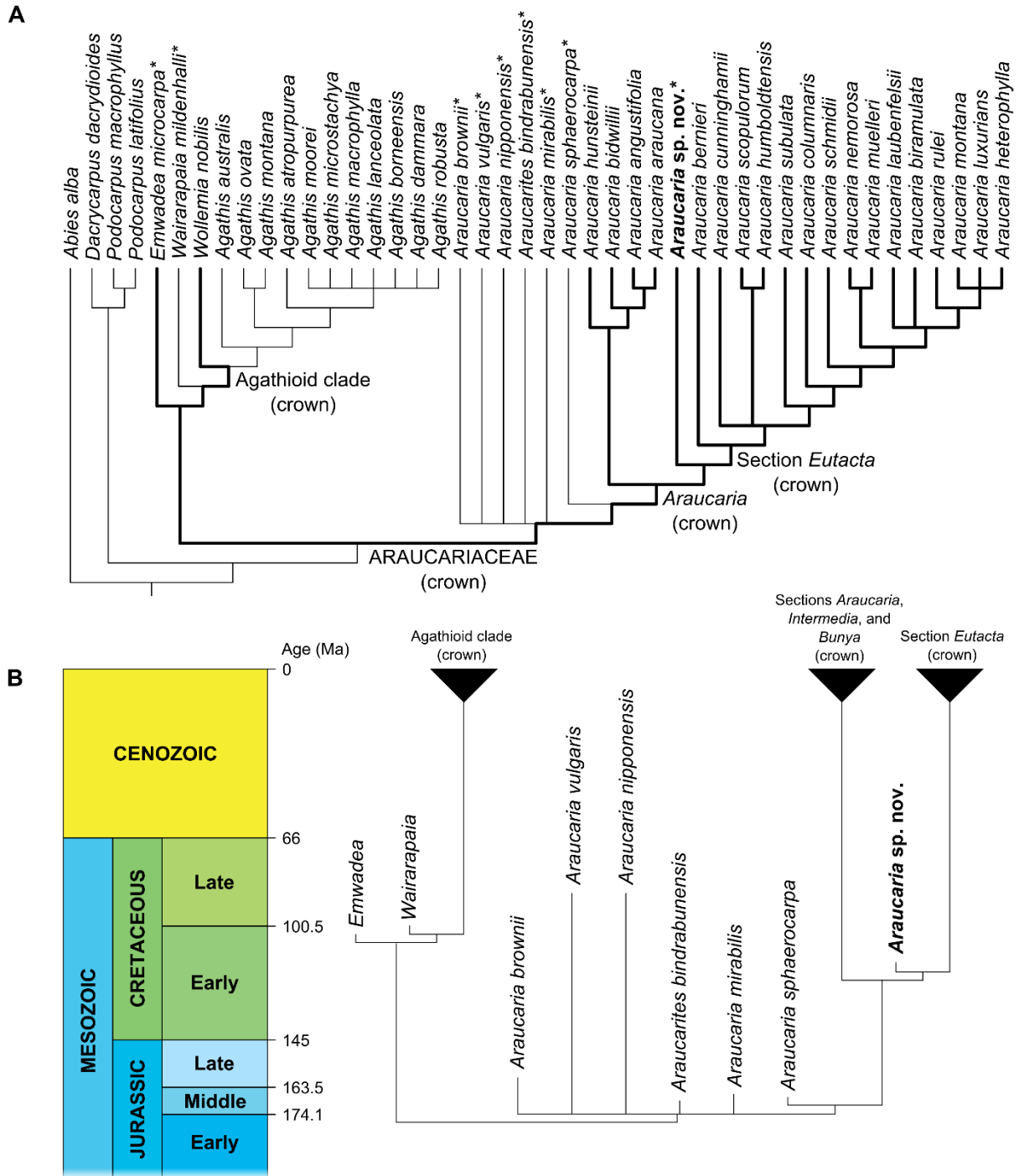


Figura 7. Relações filogenéticas de *Araucaria* sp. nov. (A) Árvore de consenso estrita das 12 AMPs encontradas por nossa análise, com asteriscos e ramos mais espessos indicando táxons fósseis e linhagens com células mucilaginosas, respectivamente. (B) Versão simplificada da árvore, cronoestratigraficamente limitada por táxons fósseis.

Outra semelhança entre a topologia de nosso consenso e a de Escapa e Catalano (2013) é a estreita relação entre as seções *Araucaria*, *Intermedia* e *Bunya*. No entanto, algumas diferenças são evidentes entre as análises baseadas somente em dados morfológicos e aquelas

baseadas tanto em dados morfológicos quanto moleculares, especialmente no que diz respeito às relações internas tanto de *Agathis* quanto de *Araucaria*. De fato, Clifford *et al.* (2015) afirmou que as análises de parcimônia apenas apoiavam conclusivamente a divisão entre agatioides e araucárias. Entretanto, além de diferentes conjuntos de caracteres, princípios, softwares e protocolos analíticos, a topologia recuperada também depende de como cada autor define e, conseqüentemente, codifica suas UTOs. Como este assunto já foi bem discutido por Escapa e Catalano (2013), não será mais considerado aqui.

Uma perspectiva temporal da evolução de Araucariaceae é possível levando-se em conta tanto a topologia de consenso aqui apresentada quanto a distribuição cronoestratigráfica dos táxons fósseis. Se considerarmos apenas as espécies incluídas nesta análise, as idades jurássicas de *A. brownii*, *A. mirabilis*, *A. sphaerocarpa* e *Araucarites bindrabunensis* implicam que a divisão entre as linhagens agatióide e araucariana ocorreu no Jurássico Médio (Figura 3B). No entanto, existem registros anteriores de *Araucaria* aceitos por alguns autores que implicam pelo menos uma idade eojurássica para sua divergência (ESCAPA; CATALANO, 2013; DETTMANN; CLIFFORD, 2005; AXSMITH *et al.*, 2008), sendo apoiados por outros estudos (LESLIE *et al.*, 2012). Além disso, a posição filogenética de *Araucaria* sp. nov. sugere que a linhagem que leva à Seção *Eutacta* já havia divergido no Aptiano do ramo incluindo as seções restantes. Isto implica pelo menos uma idade neocretácea para o último ancestral comum de todas as seções vivas, diferindo assim de algumas estimativas anteriores mais recentes (Cretáceo Superior / Paleogéneo) derivadas de abordagens de relógio molecular (BIFFIN *et al.*, 2010; CRISP; COOK, 2011; LESLIE *et al.*, 2012). Por outro lado, difere (mas não contradiz) Axsmith *et al.* (2008) e outros autores (DETTMANN; CLIFFORD, 2005; STOCKEY, 1994; KERSHAW; WAGSTAFF, 2001; DUTRA; STRANZ, 2003; KUNZMANN, 2007), que ou inferiram que a Seção *Eutacta* havia surgido durante o Neojurássico ou considerava alguns fósseis deste período como pertencentes a esta e outras seções viventes.

Se assumirmos os dados moleculares como uma fonte mais confiável para investigações filogenéticas de táxons existentes, nossos resultados podem indicar que os dados morfológicos podem revelar com precisão as relações precoces (i.e., Jurássico ao Cretáceo), pelo menos em relação a Araucariaceae (ver também ESCAPA; CATALANO, 2013). Além disso, o posicionamento filogenético de *Araucaria* sp. nov. mostra que alguns caracteres vegetativos podem ser suficientemente informativos para revelar afinidades araucarianas, mesmo quando espécimes fósseis não possuem cones ovulados associados e outros órgãos e / ou estruturas reprodutivas. Assim, estudos enfocando a história evolutiva antiga de Araucariaceae podem se beneficiar da inclusão de outros táxons fósseis baseados em folhagens em matrizes de dados

morfológicos. Por outro lado, para elucidar as afinidades das araucariaceas que podem ter divergido mais recentemente, os dados moleculares são obrigatórios, sozinhos ou combinados com os morfológicos, enquanto caracteres morfológicos contínuos também podem ser úteis (ESCAPA; CATALANO, 2013).

### **Evolução das Células Mucilaginosas em Araucariaceae**

Entre as Araucariaceae, as células mucilaginosas estão presentes nos gêneros *Araucaria* e *Wollemia*, mas ausentes em *Agathis* (MASTROBERTI; MARIAH, 2003a, 2003b; BAMBER *et al.*, 1978; BURROWS; BULLOCK, 1999). Com relação aos táxons fósseis, eles foram primeiramente reportados em *Emwadea*, táxon basal da linhagem agatioide (DETTMAN *et al.*, 2012) e agora são identificados em *Araucaria* sp. nov. As poucas ocorrências entre fósseis provavelmente se devem mais à falta de estudos anatômicos detalhados sobre outros espécimes fósseis (incluindo aqueles sem as folhagens preservadas associadas) do que à real ausência dessas estruturas. Nossa análise cladística recuperou a presença de células mucilaginosas como uma sinapomorfia ambígua de Araucariaceae (Figura 7A) e, conseqüentemente, a interpretação mais parcimoniosa é que *Agathis* as perdeu secundariamente.

Células mucilaginosas são características homoplásticas compartilhadas por Araucariaceae e algumas famílias dicotiledôneas, como Cactaceae (TRACHTENBERG; FAHN, 1981; TRACHTENBERG; MAYER, 1982a), Lauraceae (BAKKER; GERRITSEN, 1989; BAKKER *et al.*, 1991), e Malvaceae (BAKKER; GERRITSEN, 1992). Os papéis funcionais propostos para essas estruturas incluem recursos alimentares, economia de água e cálcio (como estrutura de armazenamento ou regulação), lubrificação da ponta da raiz em crescimento, adesão durante a dispersão de sementes, captura de insetos em plantas carnívoras e proteção contra danos causados por temperaturas congelantes (CLARKE *et al.*, 1979; FAHN, 1979; TRACHTENBERG; MAYER, 1982a). Em *A. angustifolia*, que habita áreas sob um clima chuvoso subtropical a mesotérmico na América do Sul (DUTRA; STRANZ, 2003), sugeriu-se que estas células estivessem envolvidas com economia de água, pois elas possuem a capacidade de absorver água (MASTROBERTI; MARIATH, 2008a, b). Além disso, elas possivelmente protegem esta espécie contra o estresse de baixa temperatura durante o inverno (MASTROBERTI; MARIATH, 2008a). A mesma inferência funcional pode ser válida para pelo menos algumas outras espécies que vivem em condições similares (KERSHAW; WAGSTAFF, 2001). Por outro lado, Dettmann *et al.* (2012) não abordou a função das células mucilaginosas em *Emwadea*.

*Araucaria* sp. nov. apresenta uma série de características xeromórficas, que são difundidas entre os táxons vegetais da Formação Crato (MOHR *et al.*, 2007; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2014). No entanto, ao contrário de *A. angustifolia*, a taoflora da Formação Crato era propensa ao estresse hídrico devido ao clima local quente, semiárido a árido (com possíveis chuvas curtas e sazonais) e / ou ambientes litorâneos (Figura 8B). Assim, dentre os papéis funcionais propostos acima, os mais prováveis para as células mucilaginosas de *Araucaria* sp. nov. são o armazenamento de água e a resistência à seca e/ou salinidade.

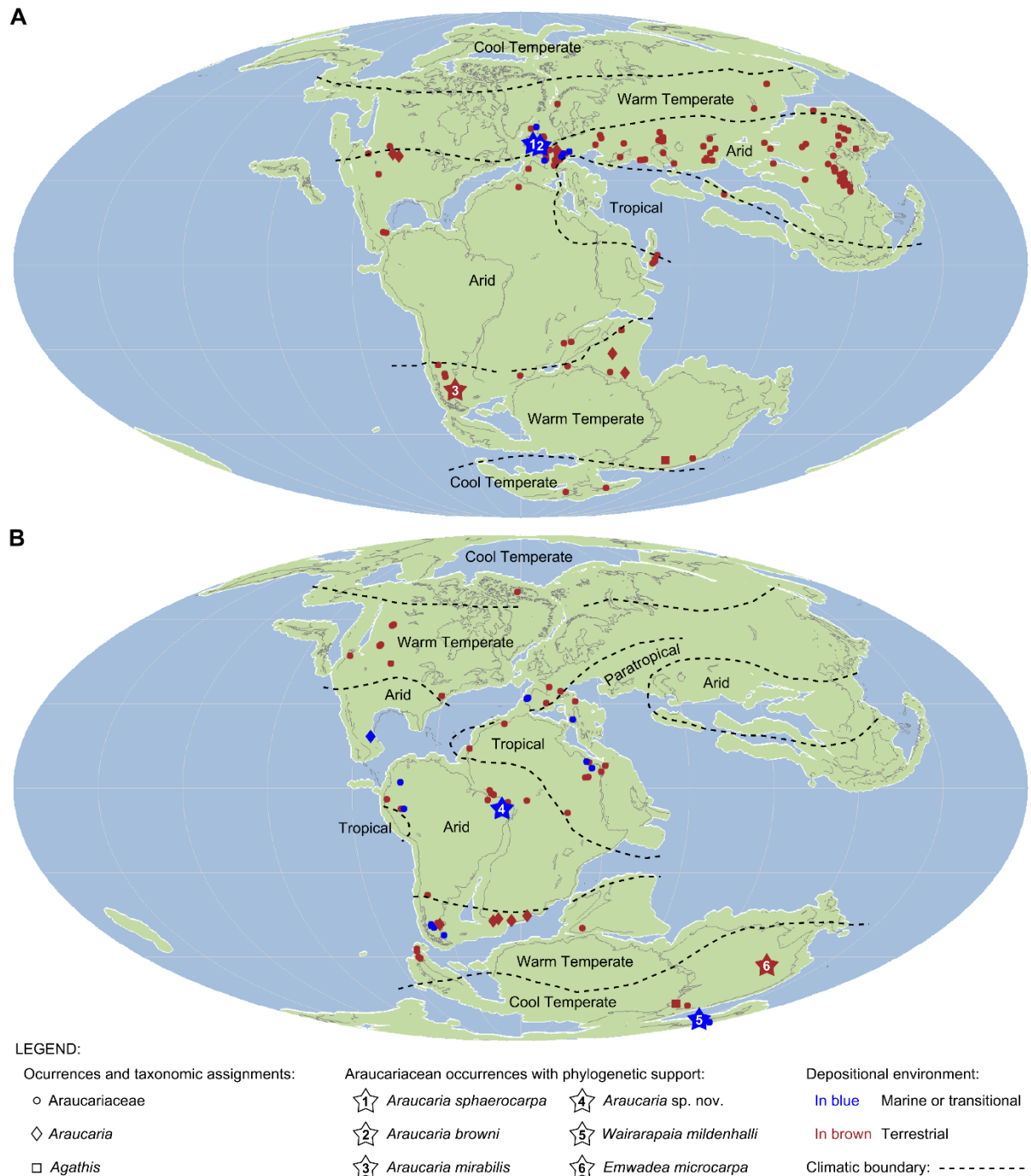


Figura 8. Paleobiogeografia de Araucariaceae. (A) ocorrências do Jurássico Médio e Superior. (B) Ocorrências do início do Cretáceo. As ocorrências plotadas são baseadas em Kunzmann (2007) e Alroy (2013). Os limites climáticos são estimados segundo Scotese (2005).

De fato, a Era Mesozoica, quando as araucariáceas surgiram, foi caracterizada em geral por contextos ambientais mais quentes e/ou mais áridos do que os habitats atuais dessas gimnospermas. Condições quentes se estenderam bem mais ao norte e ao sul do que hoje, enquanto cinturões climáticos áridos eram muitos mais amplos. Os níveis eustáticos também eram mais altos, com vários mares epicontinentais (KERSHAW; WAGSTAFF, 2001; DUTRA; STRANZ, 2003; KUNZMANN, 2007). A maioria das possíveis e aceitas ocorrências do Meso a Neojurássico e Eocretáceo desta família estavam sob as condições supracitadas (Figura 8). Assumindo que as células mucilaginosas também estavam presentes em outras araucariáceas mesozoicas, abre a possibilidade de que estas células evoluíram e já foram funcionais em um espectro de contextos ambientais mais amplo do que o hodierno. Elas podem ter estado relacionadas à economia de água (ou até do cálcio) principalmente para espécies habitando ambientes quentes e áridos e/ou costeiros (transicionais).

Embora a função dessas células nas Araucariaceae existentes, ponderando as particularidades ecológicas de cada espécie, ainda não tenha sido completamente entendida, qualquer consideração sobre o assunto em uma perspectiva temporal, e, portanto, evolutiva, deve partir de uma melhor apreciação da diversidade e ecologia das araucariáceas primitivas. Este argumento é, na verdade, válido para várias questões botânicas que requerem algum apoio da evidência fóssil (TOMESCU, 2016). Em relação às diferenças no que diz respeito à gama de contextos ecológicos habitados por espécies viventes, uma abordagem estritamente uniformitarista pode levar a interpretações errôneas dos papéis da mucilagem em táxons fósseis, especialmente os mesozoicos.

O novo táxon fóssil que descrevemos e suas características anatômicas nos oferecem uma perspectiva alternativa da evolução das araucariáceas e de suas células mucilaginosas. As hipóteses que levantamos podem ser prontamente testadas quando novos dados estiverem disponíveis, especialmente através de análises anatômicas de espécimes fósseis adicionais. Além disso, tal estudo também pode lançar luz sobre a perda secundária dessas células pela linhagem agatiana.

## Referências



ALROY, J. **Online paleogeographic map generator**. [S. l.], [s. n.]. Disponível em: <http://paleodb.org/?a=mapForm>. Acesso em 16 jun. 2016.

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

ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobras**. v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.

AXSMITH, B. J.; ESCAPA, I. H.; HUBER, P. An araucarian conifer bract-scale complex from the Lower Jurassic of Massachusetts: Implications for estimating phylogenetic and stratigraphic congruence in the Araucariaceae. **Palaeontol. Electronica**, v. 11, n. 3, p. 9-13, 2008.

BAKER, R. T.; SMITH, H. G. **A Research on the Pines of Australia**. Sydney: SW Govt. Printer, 1910.

BAKKER, M. E.; GERRITSEN, A. F. A suberized layer in the cell wall of the mucilage cells of *Cinnamomum*. **Annals of Botany**, v. 63, p. 441-448, 1989.

BAKKER, M. E.; GERRITSEN, A. F. (1992). The development of mucilage cells in *Hibiscus schizopetalus*. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 41, p. 31-42, 1992.

BAKKER M. E.; GERRITSEN A. F.; VAN DER SCHAAF J. P. Development of oil and mucilage cells in *Cinnamomum burmanni*. An ultrastructural study. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 40, p. 339-356, 1991.

BAMBER, R. K.; SUMMERVILLE, R.; GREGORY, J. Unusual cells in the mesophyll zone of the leaves of Araucaria. **Australian Journal of Botany**, v. 26, n. 2, p. 177-187, 1978.

BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. C.; SALES, M. A. F.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PloS One**, v. 12, n. 3, p. 1-18, 2017.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B.; DINO, R.; GUERRA-SOMMER, M.; GARCIA, M. J.; SUCERQUIA, P. R. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO I. C.; CASSAB, R. C. T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; DE CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA M. E. Q. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007, p. 203-242.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. Indicadores paleoclimáticos na paleoflora do Crato, final do Aptiano do Gondwana Norocidental. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN JR. O. (Eds). **Paleontologia: Cenários de Vida - Paleoclimas**. Rio de Janeiro: Interciência, 2014, p. 99-118.

BIFFIN, E.; HILL, R. S.; LOWE, A. J. Did Kauri (Agathis: Araucariaceae) really survive the Oligocene drowning of New Zealand? **Systematic Biological**, v. 59, p. 594-602, 2010.

BIGWOOD, A. J.; HILL, R. S. Tertiary araucarian macrofossils from Tasmania. **Australian Journal of Botany**, v. 33, n. 6, p. 645-656, 1985.

BOANARES, D.; FERREIRA, B. G.; KOZOVITS, A. R.; SOUSA, H. C.; ISAIAS, R. M. S.; FRANÇA, M. G. C. Pectin and cellulose cell wall composition enables different strategies to leaf water uptake in plants from tropical fog ountain. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 122, p. 57-64, 2018.

BREDENKAMP C. L.; VAN WYK, A. E. Structure of mucilaginous epidermal cell walls in *Passerina* (Thymelaeaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 129, p. 223-238, 1999.

BURROWS, G. E.; BULLOCK, S. Leaf anatomy of Wollemi pine (*Wollemia nobilis*, CANTRILL, D. J. Araucarian foliage from the Lower Cretaceous of southern Victoria, Australia. **International Journal of Plant Sciences**, v. 153, n. 4, p. 622-645, 1992.

CLARKE A. E.; ANDERSON, R. L.; STONE, B. A. Form and function of arabinogalactans and arabinogalactan-proteins. **Phytochemistry**, v. 18, p. 521-540, 1979.

CLIFFORD, H. T.; DETTMANN, M. E.; HOCKNULL, S. A. Numerical analysis of the inter-relationships of some extinct and extant taxa of Araucariaceae. **Memoirs of the Queensland Museum Nature**, v. 59, p. 27-38, 2015.

COOKSON, I.; DUIGAN, S. L. Tertiary Araucariaceae from south-eastern Australia, with notes on living species. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 4, n. 4, p. 415-449, 1951.

CRISP, M. D.; COOK, L. G. Cenozoic extinctions account for the low diversity of extant gymnosperms compared with angiosperms. **New Phytol**, v. 192, p. 997-1009, 2011.

DEL FUEYO, G. M.; ARCHANGELSKY, A. *Araucaria grandifolia* Feruglio from the Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research**, v. 23, n. 2, p. 265-277, 2002.

DETTMANN, M. E.; CLIFFORD, H. T. Biogeography of Araucariaceae. In: DARGAVEL, J (Ed). **Australia and New Zealand forest histories: Araucarian forests**. Kingston: Australian Forest History Society, 2005, p. 1-9.

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

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

DUTRA, T. L.; STRANZ, A. História das Araucariaceae: a contribuição dos fósseis para o entendimento das adaptações modernas da família no Hemisfério Sul, com vistas a seu manejo e conservação. In: RONCHI, L. H.; Coelho, O. G. W. (Eds). **Tecnologia, diagnóstico e planejamento ambiental**. São Leopoldo: UNISINOS, 2003, p. 293-351.

ENRIGHT, N. J.; HILL, R. S.; VEBLEN, T. T. The southern conifers—an introduction. In: ENRIGHT, N. J; HILL, R. S. (Eds). **Ecology of the southern conifers**. Austrália: Melbourne University Press, 1995, p. 1-9.

ESAU, K. **Plant anatomy**. New York: John Wiley & Sons, 1965.

ESCAPA, I. H.; CATALANO, S. A. Phylogenetic analysis of Araucariaceae: integrating molecules, morphology, and fossils. **International Journal of Plant Sciences**, v. 174, n. 8, p. 1153-1170, 2013.

FAHN, A. **Secretory tissues in plants**, London: Academic Press, 1979.

FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **Taney Review**, v. 14, p. 16-257, 1987.

FARJON, A. **World Checklist and Bibliography of Conifers**. Kew: The Royal Botanic Gardens, 2010.

FARJON, A.; FILER, D. **An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status**. EUA: Brill, 2013.

GHANEM, M. E.; HAN, R. M., CLASSEN; B., QUETIN-LECLERQ, J.; MAHY, G.; RUAN, C. J.; QIN, P.; PÉREZ-ALFOCEA, L., S. Mucilage and polysaccharides in the halophyte plant species *Kosteletzkya virginica*: localization and composition in relation to salt stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 5, p. 382-392, 2010.

GILMORE, S.; HILL, K. D. Relationships of the Wollemi Pine (*Wollemia nobilis*) and a molecular phylogeny of the Araucariaceae. **Telopea**, v. 7, p. 275-291, 1997.

GOULD, R. E. **Fossil flora of the Walloon Coal Measures: a survey**. Proceedings, 1974.

GOULD, R. E. The succession of Australian pre-Tertiary megafossil floras. **The Botanical Review**, v. 41, n. 4, p. 453-483, 1975.

GRIFFITH, M. M. **A study of the shoot apex and leaf histogenesis in certain species of *Araucaria***. 1950. 99 f. University of California, Berkeley, 1950.

HARRIS, T. M. **The Yorkshire Jurassic flora V, Coniferales**. London: Trustees of the British Museum, 1979.

HILL, R. S. *Araucaria* (Araucariaceae) species from Australian Tertiary sediments—a micromorphological study. **Australian systematic botany**, v. 3, n. 2, p. 203-220, 1990.

JONES, W. G.; HILL, K. D.; ALLEN, J. M. *Wollemia nobilis*, a new living Australian genus and species in the Araucariaceae. **Telopea**, v. 6, p. 173-176, 1995.

KENDALL, M. W. Some conifers from the Jurassic of England. **Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.**, v. 12, p. 583-594, 1947.

KERSHAW, P.; WAGSTAFF, B. The southern conifer family Araucariaceae: history, status, and value for paleoenvironmental reconstruction. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 397-414.

KUNZMANN, L. Araucariaceae (Pinopsida): aspects in palaeobiogeography and palaeobiodiversity in the Mesozoic. **Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology**, v. 246, n. 4, p. 257-277, 2007.

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

LANGENHEIM, J. H. **Plant resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany**. USA: Timber Press, 2003.

LESLIE, A. B.; BEAULIEU, J. M.; RAI, H. S.; CRANE, P. R.; DONOGHUE, M. J.; MATHEWS, S. (2012). Hemisphere-scale differences in conifer evolutionary dynamics. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, v. 109, p. 16217-16221, 2003.

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

MARTILL, D. M.; LOVERIDGE, R. F.; ANDRADE, D.; GOMES, J. A. F.; CARDOSO, A. H. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: the Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. **Palaeontology**, v. 48, n. 6, p. 1399-1408, 2005.

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

MASTROBERTI, A. A., MARIATH, J. E. A. Leaf anatomy of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, n. 3, p. 343-353, 2003a.

MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A. Compartmented cells in the mesophyll of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Australian journal of botany**, v. 51, n. 3, p. 267-274, 2003b.

MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A. Development of mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Protoplasma**, v. 232, n. 3-4, p. 233-245, 2008a.

MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. D. A. Immunocytochemistry of the mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 31, n. 1, p. 1-13, 2008b.

MEYBERG, M. Cytochemistry and ultrastructure of the mucilage secreting trichomes of *Nymphoides peltata* (Menyanthaceae). **Annals of Botany**, v. 62, p. 537-547, 1988.

MILL, R. R.; RUHSAM, M.; THOMAS, P. I.; GARDNER, M. F.; HOLLINGSWORTH, P. M. *Araucaria goroensis* (Araucariaceae), a new monkey puzzle from New Caledonia, and nomenclatural notes on *Araucaria muelleri*. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 74, n. 2, p. 123-139, 2017.

MOHR, B. A.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **International Journal of Plant Sciences**, v. 161, n. 6, p. 155-167, 2000.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; LOVERIDGE, R. F. 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: Cambridge University, 2007, p. 537-565.

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

MONTEIRO, S. M.; FERREIRA, A. G.; FLORES, F. E. V. Anatomia da plântula de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. (Nota prévia). In: XXI Congresso Nacional de Botânica, 1977, Curitiba. **Anais**, Curitiba: UFRGS, 1977, p. 393-399.

NEUMANN, V. H. L. **Estratigrafía, sedimentología, geoquímica y diagénesis de los sistemas lacustres aptiense-albienses de la Cuenca de Araripe (Noreste de Brasil)**. 1999. 244 f. (PhD em Geociências), Universitat de Barcelona, Thesis, 1999.

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

OHSAWA, T.; NISHIDA, H.; NISHIDA, M. *Yezonia*, a new section of *Araucaria* (Araucariaceae) based on permineralized vegetative and reproductive organs of *A. vulgaris* comb. nov. from the upper cretaceous of Hokkaido, Japan. **Journal of Plant Research**, v. 108, n. 1, p. 25-39.

SCOTESE, C. R. **Online PALEOMAP Project**. [S. l.], [s. n.]. Disponível em: <http://scotese.com>. Acesso em 20 dez. 2018.

STOCKEY, R. A. The Araucariaceae: an evolutionary perspective. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, p. 133-154, 1982.

STOCKEY, R. A. Mesozoic Araucariaceae: morphology and systematic relationships. **Journal of Plant Research**, v. 107, p. 493-502, 1994.

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

TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L. **The Biology and Evolution of Fossil Plants**. Prentice-Hall: Englewood Cliffs, 1993.

TOMESCU, A. M. F. Development: Paleobotany at the High Table of Evo-Devo. **Curr. Biol.** v. 26, p. 505-508, 2016.

TRACHTENBERG, S.; FAHN, A. The mucilage cells of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. – development, ultrastructure, and mucilage secretion. **Botanical Gazette**, v. 142, p. 206-213, 1981.

TRACHTENBERG, S.; MAYER, A.M. Calcium oxalate crystals in *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. Development and relation to mucilage cells – a stereological analysis. **Protoplasma**, v. 109, p. 271-283, 1982.

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

VASILYIEVA, G. V. A contribution to the comparative anatomy of leaves of the species of *Araucaria* Juss. **Botanicheskii Zhurnal**, v. 54, p. 448-459, 1969.

VEILLON, J. M. Architecture of the New Caledonian species of *Araucaria*. **Tropical trees as living systems**, p. 233-245, 1978.

VIANA, M. S. S. Estratigrafia e paleontologia da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ**, v. 16, p. 110-111, 1993.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (Eds). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. DNPM/CPRM. 2002, p. 113-120.

## APÊNDICE A

Lista de caracteres morfológicos modificada de Escapa e Catalano (2013).

0. Ovuliferous cone length. Continuous character.
1. Ovuliferous cone width. Continuous character.
2. Seed length. Continuous character.
3. Seed width. Continuous character.
4. Pollen cone length. Continuous character.
5. Pollen cone with. Continuous character.
6. Microsporangia number. Continuous character.
7. Mature leaf length. Continuous character.
8. Mature leaf width. Continuous character.
9. Maximum tree height. Continuous character.
10. Ovuliferous cone morphology: (0) spherical/globose, (1) ellipsoidal/subglobose, (2) cylindrical, (3) irregular.
11. Ovuliferous cone spreading at maturity: (0) absent, (1) present.
12. Ovuliferous cone at maturity: (0) mostly lignified (woody), (1) mostly coriaceous, (2) mostly fleshy.
13. Number of ovuliferous complexes (OC; =bract/scale complex) per cone: (0) 1, (1) 2–10, (2) 11–20, (3) more than 20. Ordered character.
14. OC phyllotaxis: (0) helical, (1) decussate, (2) whorled.
15. OC morphology: (0) peltate, (1) nonpeltate.
16. OC spreading from the cone at maturity: (0) present, (1) absent.
17. OC proximal scallop: (0) absent, (1) present.
18. Bract/scale fusion at OC: (0) absent, (1) present.
19. Bract/scale degree of fusion: (0) totally fused, (1) relictual scale tip, (2) free scale up to one-third of OC length, (3) free scale more than one-third of OC length. Ordered character.

20. Bract/scale length: (0) bract longer than scale, (1) bract and scale mostly equal in length, (2) scale longer than bract.
21. OC lateral extensions: (0) absent, (1) present.
22. OC lateral extension morphology: (0) woody, (1) thin.
23. OC vascularization at origin: (0) independent trace for bract and scale, (1) unique trace for bract and scale.
24. Bract similar to vegetative leaves: (0) absent, (1) present.
25. Number of seeds per OC: (0) 1, (1) 2–4, (2) 5–10, (3) more than 10. Ordered character.
26. Seed embedded in ovuliferous scale tissues: (0) absent, (1) present.
27. Ovule orientation at maturity: (0) erect, (1) recurved.
28. Seed abscission: (0) absent, (1) present.
29. Integumentary seed wings: (0) absent, (1) present.
30. Integumentary seed wing number: (0) 1, (1) 2.
31. Integumentary seed wing symmetry: (0) asymmetric, (1) symmetric.
32. Seed position on OC: (0) adaxial, (1) terminal.
33. Epimatium: (0) absent, (1) present.
34. Pollen cone disposition: (0) axillary, (1) terminal.
35. Pollen cone aggregation: (0) absent, (1) present.
36. Pollen cone morphology: (0) spherical/globose, (1) ellipsoidal/subglobose, (2) cylindrical, (3) irregular.
37. Microsporophyll phyllotaxy: (0) decussate, (1) helical, (2) whorled.
38. Pollen sacci: (0) nonsaccate, (1) saccate.
39. Basal bracts on pollen cone: (0) absent, (1) present.
40. Pollination drop: (0) absent, (1) present.
41. Number of cotyledons: (0) 2, (1) more than 2, (2) cotyledon tube.
42. Germination: (0) epigeal, (1) cryptogeal.
43. Seedling: (0) not fleshy, (1) fleshy.
44. Phyllotaxis of mature leaves: (0) helical, (1) whorled, (2) opposite to subopposite.
45. Mature leaves in transversal section: (0) rhomboidal to tetragonal, (1) thin and broad.



46. Mature leaf apex: (0) acute, (1) obtuse.
47. Mature leaf apex curvature: (0) straight, (1) curved.
48. Mature leaf venation: (0) midrib, (1) two visible veins, (2) multiple veins, (3) without visible veins.
49. Mature leaf insertion: (0) sessile, (1) reduced base, (2) petiolate.
50. Mature leaf margin: (0) entire, (1) aserrate, (2) minutely denticulate.
51. Stomata disposition on mature leaves: (0) amphistomatic, (1) hypostomatic.
52. Stomata orientation on mature leaves: (0) mostly parallel to leaf axis, (1) mostly oblique to leaf axis, (2) mostly perpendicular to leaf axis.
53. Florin rings: (0) present, (1) absent.
54. Frequent number of subsidiary cells: (0) 4–5, (1) more than 5, (2) fewer than 4.
55. Habit: (0) monoecious, (1) dioecious.
56. Phyllotaxy of first-order branches: (0) whorled to pseudowhorled, (1) helical, (2) irregular.
57. Branching orders: (0) 2, (1) 3, (2) 4.
58. Last-order branch arrangement: (0) mostly tridimensional, (1) mostly pinnate.
59. Chromosome number (n): (0) 10, (1) 11, (2) 12, (3) 13, (4) more than 13.
60. Mucilaginous cells in leaves: (0) absent, (1) present.

## APÊNDICE B

Matriz modificada de Escapa e Catalano (2013).

*Abies alba* 0.322-0.491 0.102-0.183 0.127-0.168 ? 0.072 ? 0 0.583-0.642 0.128-0.266 0.022-0.044 1 0 0 3 0 1 0 0 0 - 0 1 0 ? 0 1 0 1 1 0 - - 0 0 0 0 ? 1 1 ? 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 ? ? ? 0 0 ? 2 0

*Dacrycarpus dacrydioides* 0.000-0.006 0.000-0.008 0.056-0.066 ? 0.024-0.032 0 0 0.642 0.000-0.009 0.000-0.012 3 ? 2 1 ? 1 0 0 1 3 2 0 - ? 0 0 1 1 1 0 - - 1 1 1 [01] 1 1 1 1 1 ? 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 ? 1 ? 1 ? ? 0 0 0

*Podocarpus latifolius* 0.010-0.030 0.012-0.028 0.127-0.208 ? 0.072-0.112 0.020-0.041 0 0.285 0.311-0.724 0.112-0.233 3 0 2 1 1 1 0 0 1 3 2 0 - ? 0 0 1 1 1 0 - - 1 1 0 [01] 2 1 1 1 1 ? 0 1 0 1 0 0 0 2 0 1 ? 0 ? 1 1 ? 0 ? ?

*Podocarpus macrophyllus* 0.016-0.033 0.020-0.028 0.188-0.229 0.132-0.150 0.072-0.153 0.010-0.020 0 0.166 0.357-0.908 0.072-0.193 3 0 2 1 1 1 0 0 1 3 2 0 - ? 0 0 1 1 1 0 - - 1 1 0 [01] 2 1 1 1 1 ? 0 1 0 1 0 0 0 0 0 1 ? 1 0 1 1 ? 0 ? 0

*Araucaria araucana* 0.491-0.661 0.591-0.795 0.695-1.000 0.168-0.256 0.314-0.596 0.791-1.000 0.444-0.722 0.523 0.220-0.541 0.294-0.596 1 0 0 3 0 1 1 0 1 1 0 0 - 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 0 [01] 2 1 0 ? 0 0 1 1 0 1 0 0 2 0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria angustifolia* 0.389-0.661 0.306-0.714 0.797 0.256 0.314-0.596 0.270-0.583 0.333-0.555 0.523 0.128-0.449 0.052-0.395 1 0 0 3 0 1 1 0 1 1 0 0 - 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 0 [01] 2 1 0 ? 0 0 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria bidwillii* 0.661-1.000 0.795-1.000 0.797-1.000 0.433-0.522 0.233-0.596 0.124-0.270 0.333-0.444 0.464 0.082-0.449 0.052-0.294 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 0 1 2 1 0 ? 0 2 1 1 0 1 0 0 2 1 0 0 0 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria hunsteinii* 0.491-0.830 0.469-0.632 0.594 0.132 0.395-0.879 0.187-0.479 0.333-0.444 1 0.449-0.908 0.233-0.395 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 0 1 ? 1 0 ? 0 0 0 0 1 0 0 2 1 0 0 0 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria bernieri* 0.254-0.322 0.244-0.306 0.290-0.391 0.097-0.132 0.133-0.173 0.135-0.166 0.111-0.222 0.523 0.220-0.422 0.294-0.495 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria biramulata* 0.288-0.355 0.306-0.387 0.391-0.492 0.132-0.168 0.233-0.274 0.270-0.374 0.277-0.333 0.285 0.036-0.082 0.052-0.112 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 ? 2 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria columnaris* 0.254-0.322 0.265-0.326 0.350-0.594 0.097-0.203 0.153-0.274 0.229-0.416 0.444-0.555 0.523-0.642 0.027-0.064 0.028-0.092 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria cunninghamii* 0.179-0.389 0.163-0.306 0.290-0.391 0.079-0.132 0.072-0.213 0.020-0.104 0.111-0.166 0.714 0.027-0.091 0.012-0.062 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 2 1 3 1

*Araucaria heterophylla* 0.237-0.338 0.306-0.448 0.492-0.594 0.203-0.256 0.153-0.193 0.166-0.270 0.444-0.555 0.523-0.761 0.027-0.055 0.052-0.072 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 1 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria humboldtensis* 0.203-0.288 0.163-0.306 0.330-0.432 0.150-0.168 0.112-0.133 0.145-0.166 0.222 0.000-0.285 0.027-0.045 0.032-0.082 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria laubenfelsii* 0.322-0.423 0.265-0.346 0.269-0.310 0.097-0.132 0.314-0.435 0.374-0.583 0.444-0.555 0.285 0.064-0.174 0.072-0.233 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 ? 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 2 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria luxurians* 0.322-0.389 0.306-0.387 0.350-0.492 0.097-0.168 0.475-0.596 0.374-0.541 0.555-0.722 0.404 0.027-0.137 0.042-0.122 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 ? 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 ? 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria montana* 0.254-0.355 0.265-0.346 0.391-0.492 0.115-0.132 0.193-0.657 0.270-0.583 0.444-0.555 0.404 0.064-0.128 0.112-0.213 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria muelleri* 0.355-0.491 0.346-0.428 0.330-0.432 0.150-0.168 0.798-1.000 0.583-0.791 0.722-1.000 0.107-0.166 0.174-0.284 0.183-0.364 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 ? 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria nemorosa* 0.010-0.389 0.224-0.387 0.391-0.432 0.115-0.150 0.193-0.475 0.166-0.374 0.555 0.166 0.027-0.082 0.018-0.052 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria rulei* 0.254-0.389 0.204-0.306 0.310-0.391 0.15 0.314-1.000 0.374-0.687 0.444-0.777 0.166-0.226 0.110-0.220 0.092-0.274 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 ? 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria schmidii* 0.220-0.288 0.183-0.224 0.391 0.132 0.072-0.193 0.104-0.187 ? 0.285 0.036-0.073 0.016-0.032 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 ? 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria scopulorum* 0.169-0.288 0.163-0.285 0.330-0.391 0.097-0.150 0.092-0.213 0.166-0.208 0.222-0.333 0.166 ? 0.042-0.062 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Araucaria subulata* 0.237-0.389 0.244-0.387 0.330-0.391 0.132-0.150 0.193-0.395 0.208-0.249 0.444 0.523 0.027-0.045 0.012-0.042 [01] 0 0 3 0 1 1 0 1 2 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 1 3 1

*Agathis robusta* 0.254-0.491 0.306-0.387 0.229-0.269 0.115-0.132 0.153-0.233 0.124-0.229 0.000-0.333 0.523 0.449-1.000 0.193-0.596 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 ? 1 0 1 0 0 0 0 2 1 1 0 2 2 0 [01] 1 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis australis* 0.000-0.237 0.000-0.285 0.148-0.188 0.079 0.112-0.193 0.104-0.166 ? 0.583 0.201-0.357 0.173-0.294 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 0 0 2 1 [01] 0 2 2 0 [01] a 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis dammara* 0.322-0.423 0.387-0.510 0.229-0.290 0.115-0.132 0.032-0.072 0.083-0.124 0.055-0.222 0.583-0.702 0.220-0.724 0.395-0.798 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 ? 0 0 2 1 [01] 0 2 2 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis atropurpurea* 0.101-0.169 0.122-0.183 0.127-0.168 0.061-0.079 0.028-0.056 0.041-0.114 0.000-0.166 0.523 0.449-0.724 0.294-0.596 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 0 0 2 1 1 0 2 2 0 0 [012] 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis borneensis* 0.322-0.423 0.387-0.510 0.229-0.290 0.115-0.132 0.072-0.153 0.166-0.479 0.111-0.444 0.523-0.583 0.220-0.908 0.395-0.999 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 [12] 1 0 1 0 0 0 0 2 1 1 0 2 2 0 0 [12] 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis lanceolata* 0.322-0.389 0.387-0.469 0.229-0.290 0.115 0.072-0.092 0.124-0.166 ?  
 0.404-0.523 0.541-0.724 0.294-0.395 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 [12]  
 1 0 1 0 0 0 0 2 1 1 0 2 2 0 0 [12] 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis macrophylla* 0.322-0.423 0.387-0.510 0.229-0.290 0.115-0.132 0.092-0.173 0.124-  
 0.270 ? 0.345-0.404 0.357-0.724 0.294-0.596 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0  
 0 0 2 1 0 1 0 0 0 0 2 1 [01] 0 2 2 0 0 [12] 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis microstachya* 0.237-0.372 0.244-0.387 0.188-0.229 0.097-0.132 0.032-0.056 0.062-  
 0.124 0.000-0.166 0.523 0.266-0.724 0.193-0.435 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0  
 0 0 0 0 [12] 1 0 1 0 0 0 0 2 1 1 0 2 2 0 0 1 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis montana* 0.288 0.265 0.107-0.148 0.079 0.153-0.193 0.124-0.166 ? 0.047-0.166  
 0.495-0.816 0.274-0.435 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 2 1 0 1 0 0 0 2  
 1 1 0 2 2 0 0 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis moorei* 0.322-0.491 0.346-0.469 0.290-0.391 0.132-0.168 0.092-0.112 0.083-0.145 ?  
 0.404-0.523 0.403-0.633 0.153-0.233 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 2 1  
 0 1 0 0 0 0 2 1 1 0 2 2 0 0 [12] 0 0 0 0 0 0 3 0

*Agathis ovata* 0.186 0.183 0.168-0.208 0.115-0.132 0.112-0.193 0.166-0.270 ? 0.047-0.226  
 0.357-0.770 0.294-0.999 [01] 0 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 2  
 1 1 0 2 2 0 0 [12] 0 0 0 0 0 0 3 0

*Wollemia nobilis* 0.406 0.387 0.127-0.208 1 0.435 0.354 0.111-0.388 0.404 0.174-0.724  
 0.032-0.092 [01] ? 0 3 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 1 0 0 1 0 2 1 0 1 0 0 0 0 [02] 1 ? 0 2 1 0  
 0 1 1 0 0 0 ? 0 3 1

*Araucaria mirabilis* 0.067-0.254 0.081-0.306 0.148-0.249 0.026-0.097 ? ? ? 0.523 ? ? [01] ? 0  
 3 0 1 ? 0 1 [23] 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 - - 0 0 ?

*Araucarites bindrabunensis* 0.237 0.163 0.249 0.053 ? ? ? ? ? ? ? 0 3 0 1 ? 0 1 2 0 1 0 0 ? 0 1  
 1 0 0 - - 0 0 ?

*Araucaria sphaerocarpa* 0.423-0.491 0.510-0.591 0.31 0.115 ? ? ? ? ? ? ? 0 ? 0 3 0 1 ? 0 1 2 0 1  
 0 0 ? 0 1 1 0 0 - - 0 0 ?

*Araucaria nipponensis* 0.101-0.186 0.122-0.224 0.188-0.229 ? ? ? ? ? 0.018 ? [01] ? 0 3 0 1 ?  
 0 1 1 0 1 [01] a ? 0 1 1 0 0 - - 0 0 ?

*Araucaria vulgaris* 0.057 0.069 ? ? ? ? ? ? 0.112-0.133 ? ? 0 3 0 1 ? 0 1 2 0 1 [01] 0 ? 0 1 1 0  
0 - - 0 0 ? ? ? ? ? ? 0 ?

*Araucaria brownii* ? 0.163-0.183 0.148 0.044 ? ? ? ? ? ? ? ? 0 3 0 1 ? 0 1 3 0 1 0 0 ? 0 1 1 0 0 -  
- 0 0 ?

*Wairarapaia mildenhalli* 0.118 0.224 0.148 0.026 ? ? ? ? ? ? ? ? 0 3 0 1 ? ? 1 0 1 1 0 ? ? 0 0 1  
1 1 2 1 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? 0 ?

*Emwadea microcarpa* 0.013-0.030 0.004-0.016 0.000-0.026 0.000-0.012 ? ? ? ? 0.009-0.018  
0.020-0.028 1 ? 0 3 0 1 ? ? 1 0 1 1 ? 1 0 0 0 1 1 1 1 1 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? 0 ? ? 0 0 0 ? 2 0 ? ? ? ? ? ?  
? ? ? ? ? ? 1

*Araucaria* sp. nov. ?  
? 0 0 0 1 2 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 1

**5 MANUSCRITO V**

**Peronosporomycete exceptionally preserved on a new species of *Brachyphyllum*<sup>1</sup>**

---

1 Manuscrito a ser submetido. Formatado de acordo com as normas da Biblioteca da UFC.

**Peronosporomycete exceptionally preserved on a new species of *Brachyphyllum***

Maria Edenilce Peixoto Batista<sup>1</sup>, Marcos A. F. Sales<sup>2</sup>, George Poinar Jr.<sup>3</sup>, Lutz Kunzmann<sup>4</sup>,  
Artur A. Sá<sup>5,6</sup>, Antônio A. F. Saraiva<sup>7</sup>, & Maria Iracema Bezerra Loiola<sup>1,8</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brazil. <sup>2</sup>Instituto Federal de Ciência e Tecnologia do Ceará, Campus Acopiara, Acopiara, Brazil. <sup>3</sup>Department of Integrative Biology, Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA. <sup>4</sup>Senckenberg Natural History Collections, Königsbrücker Landstr. Dresden, Germany. <sup>5</sup>Departamento de Geologia, Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Quinta de Prados, Vila Real, Portugal. <sup>6</sup>Centro de Geociências, Universidade de Coimbra-Polo II, Coimbra, Portugal. <sup>7</sup>Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Regional do Cariri, Crato, Brazil. <sup>8</sup>Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brazil.

**ABSTRACT**

Peronosporomycetes, or Oomycetes, is a group of fungus-like heterotrophic eukaryotes that differs from true fungi by having, for instance, cellulosic cell walls, heterokont biflagellate zoospores and oogamous sexual reproduction. One of its lineages, the Albuginales, comprises obligate biotrophic pathogens of flowering plants and causes the white rust or white blister disease mainly in eudicots, including economically important crops. Although hypothesized as an early branch of the Peronosporomycetes radiation, white rusts have no indisputable fossil representative, despite a putative record. Here we present the first fossil remains of Albuginales, corresponding to mycelia on a conifer leaf from the Lower Cretaceous Crato Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. Both the albuginalean and host plant represent new taxa and are named Albuginales gen. et sp. nov. and *Brachyphyllum* sp. nov. sp. nov., respectively, hence, enlarging the biodiversity recorded from that Brazilian Lagerstätte. Among Albuginales, Albuginales gen. et sp. nov. is unique in forming sporangia on the host surface, which was likely an evolutionary stage preceding the derived and sophisticated subepidermal sporulation. Thus, Albuginales gen. et sp. nov. might have been more dependent on moist conditions than living white blister rusts. In addition, the record of Albuginales gen. et sp. nov. on *Brachyphyllum* sp. nov. is the first conclusive evidence that the evolutionary history of Albuginales included hosts other than weedy angiosperms, in this case a gymnosperm tree species. Our study reinforces the pivotal role of exceptional fossil sites for better depicting the diversity and ecological interactions of ancient ecosystems, hence enlightening some issues on the evolution of extant plants and their parasites.

**Keywords:** Albuginales. Ecological interaction. Gymnosperm.



## Introduction

The Araripe Basin has long been well known due to its exquisitely preserved fossils, recovered from beds once included among the ten main *Fossil Lagerstätten* of the world (MARTILL, 1990; MAISEY, 1991). One of its units, the Lower Cretaceous Crato Formation, is regarded as one of the best windows into a Cretaceous Gondwanan ecosystem (MARTILL, 2007). The diverse fossil assemblage preserved in its laminated micritic limestones contrasts, however, with the scanty reports on ecological interactions between components of the Crato palaeoenvironment (MAISEY, 1994; BRAZ *et al.*, 2011; FILHO *et al.*, 2017). Regarding interactions between plants and microorganisms, possible evidence of them has not been fully addressed (SUCERQUIA, 2013).

Here, we report a conifer leaf from the Crato Formation, previously regarded as *Brachyphyllum obesum*, covered by a mycelial organism attributed to Albuginales, a Peronosporomycetes order that encompasses the white blister rusts of angiosperms (THINES; SPRING, 2005; THINES; VOGLMAYR, 2009; THINES, 2010). This fossil record of Albuginales extends its evolutionary history back at least to the Lower Cretaceous, and is the first evidence of interactions between this clade and gymnosperms. The preserved mycelia include sexual and asexual structures, which is also a rare condition for the fossil record of Peronosporomycetes as a whole (TAYLOR *et al.*, 2015). Furthermore, both the host plant and the microorganism correspond to new taxa and are described below.

## Geological context

The Araripe Basin is located in the central part of the Proterozoic Borborema Tectonic Province. This corresponds more precisely to the border areas of Ceará, Pernambuco and Piauí states. It is the most extensive intracratonic basin of northeastern Brazil, covering an area of about 9,000 km<sup>2</sup>. Its depositional history seems to have ranged at least from the Upper Jurassic to the Upper Cretaceous. The origin of this basin was related to the reactivation of faults in the basement, which was caused by tectonic movements that led to the opening of the South Atlantic and the subsequent separation of South America and Africa (ASSINE, 1992, 2007; CARVALHO *et al.*, 1995; VALENÇA *et al.*, 2003).

The limestone slabs containing the fossil specimens reported in this study were collected in a commercial quarry known as Mina Pedra Branca, in Nova Olinda, Ceará State, where the Crato Formation outcrops (Fig. 1 and 2). This unit was deposited during the post-rift tectonic

phase and mainly comprises light-coloured to greyish laminated micritic limestones, interspersed with dark and calciferous shales. The lithology is indicative of a lacustrine environment that was characterized by low terrigenous influx and that was deposited under a seasonal climate with high temperatures and long dry and short wet seasons (BEURLEN, 1971; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003; MARTILL *et al.*, 2007). There are, however, claims for a more saline water body or at least periodical marine ingressions, which have recently received more support based on evidence of stromatolithic microbialites in these layers (WARREN *et al.*, 2017).

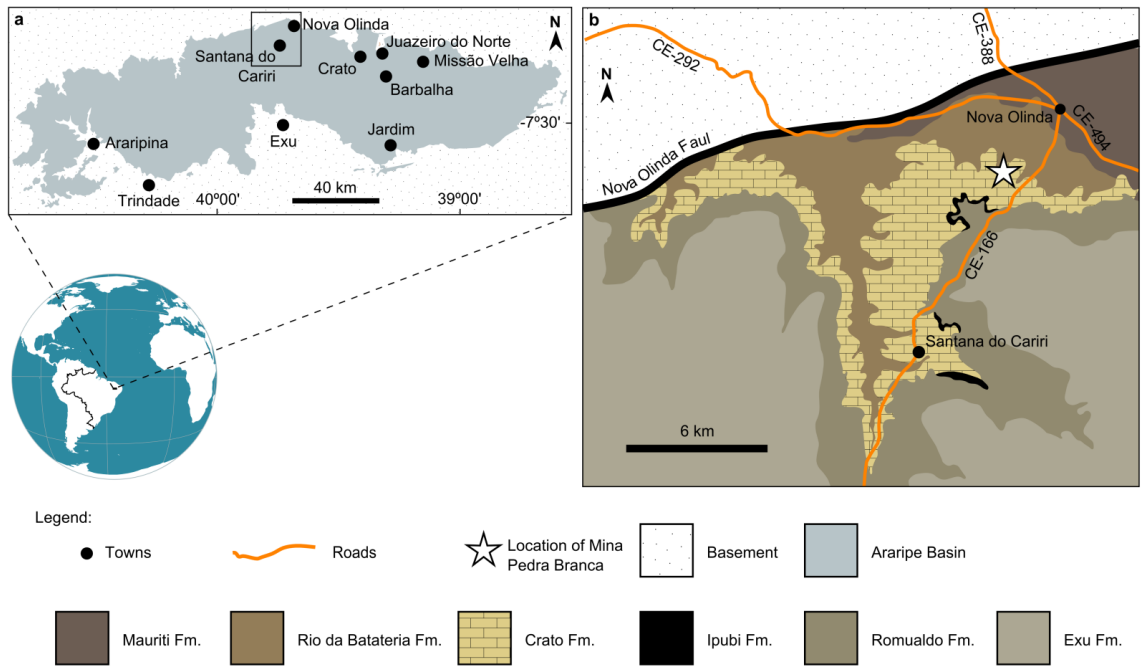


Figure 1. Provenience of studied specimens. a, Location of the Araripe Basin, northeastern Brazil. b, Simplified geological map of the area indicated by the rectangle in a. Abbreviation: fm, formation. Modified from Batista *et al.* (2017) after Martill *et al.*(2007).

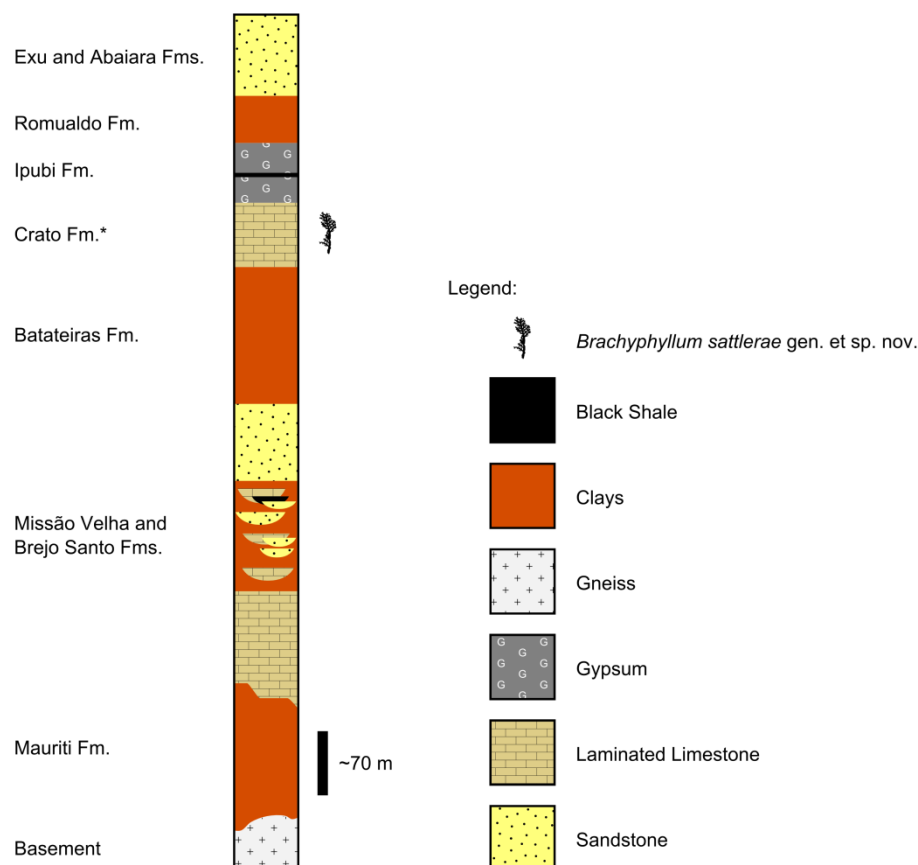


Figure 2. Generalised lithostratigraphic log for the northern central region of the Araripe Basin. After Martill *et al.* (2007). The *Brachyphyllum* silhouette is from Batista *et al.* (2017).

As a *Konservat Lagerstätte*, the Crato Formation has yielded many exquisitely preserved fossil specimens, including invertebrates, vertebrates, plant megafossils, trace fossils and palynomorphs (VIANA *et al.*, 2002; MARTILL *et al.*, 2007). Fishes are abundant, especially the genus *Dastilbe*, generally preserved by pyritization, limonitization or carbonization processes (VIANA, 1993; VIANA *et al.*, 2002). This processes, along with impressions and moulds, also enabled the fossilisation of plant remains (SUCERQUIA, 2006). Regarding the diversity of the Crato Formation taphoflora, it includes sphenophytes, lycophytes, monilophytes, gnetaleans, conifers and angiosperms (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; MARTILL *et al.*, 2007). Among the conifers are represented the families Cheirolepidiaceae and Araucariaceae, both characterized by large trees (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; MARTILL *et al.*, 2007; BARRAL *et al.*, 2016). Particularly, the conifer taxon *Brachyphyllum obesum* is among the most common plant megafossils collected from the Crato Formation (DUARTE, 1985, 1993; MARTILL *et al.*, 2007). Based on its palynological assemblages the Crato Formation is considered to be upper Aptian in age (VIANA *et al.*, 2002; MARTILL *et al.*, 2007).

## Material and methods

All studied fossil specimens were collected at the limestone quarry known as Pedra Branca, in Nova Olinda, Ceará State, Brazil. Small samples of the best-preserved specimen, MPSC PL 561, were subject to SEM analyses in order to observe anatomical features of the leaf surface and, consequently, the fossil Peronosporomycete. First, they were attached to aluminium stubs with carbon tape and covered with a 20-nm-thick gold layer. The analyses were conducted at the Central Analítica of the Universidade Federal do Ceará (UFC), Fortaleza, Ceará State, Brazil, with the scanning electron microscopes Inspect S50 and Quanta 450 FEG, FEI Company.

## Systematic description

Pinidae Cronquist, Takhtajan and Zimmerman, 1966

*Brachyphyllum* Brongniart, 1828 emend. Harris, 1979

*Brachyphyllum* sp. nov.

*Holotype*. MPSC PL 561 (Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, Santana do Cariri, Ceará State, Brazil), a leafy shoot preserved in a limestone slab (Fig. 3 and 4).

*Referred specimens*. MPSC PL 563 and MPSC PL 804, leafy shoots preserved in a limestone slab (Fig. 3).

*Horizon and locality*. Lower Cretaceous (upper Aptian) Crato Formation of the Araripe Basin; Nova Olinda, Ceará State, northeastern Brazil (Figs. 1 and 2).

*Diagnosis*. *Brachyphyllum* sp. nov. is distinguishable from all other *Brachyphyllum* species by having penultimate branches opposite; scale leaves arranged decussately or almost decussately in a very low spiral; abaxial leaf surface rugose and bearing stomata arranged in longitudinal rows separated by a variable number of rows of elongate ordinary epidermal cells; stomata monocyclic, with four to six non-papillate subsidiary cells; stomatal apertures mainly obliquely oriented; ordinary epidermal cells non-papillate; hypodermal bundles of sclerenchyma heavily lignified and with sinuous patterns around the uppermost portions of the substomatal chamber; tracheids of the primary xylem with scalariform thickenings.

*Description*. *Brachyphyllum* sp. nov. has leafy shoots regularly branched with both straight main and lateral branches (Fig. 3). The analyzed specimens show only two orders of branching, in which the ultimate branches are oppositely arranged and diverge from the main axis at angles of 37°–65°. The distance between successive lateral branches ranges from 1.0 to

5.6 mm. The main axes of the specimens are *ca.* 6–8 mm in width and *ca.* 40–100 mm in length, whereas the short lateral branches are *ca.* 4–6 mm in width and *ca.* 15 mm in maximum length.

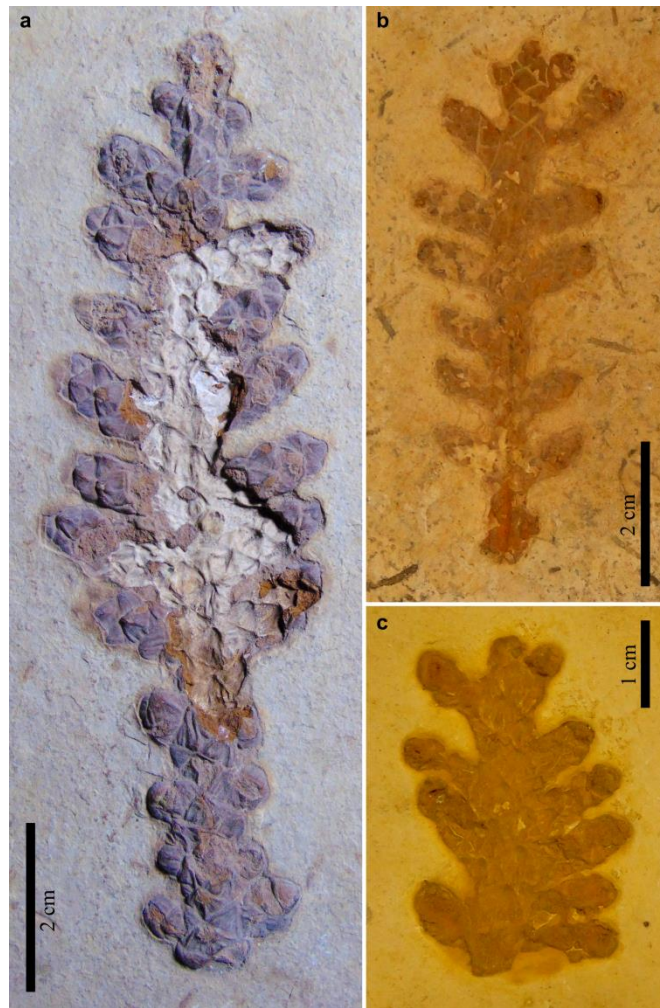


Figure 3. *Brachyphyllum* sp. nov. sp. nov. a, Specimen MPSC PL 561, holotype. b, Specimen MPSC PL 563. c, Specimen MPSC PL 804.

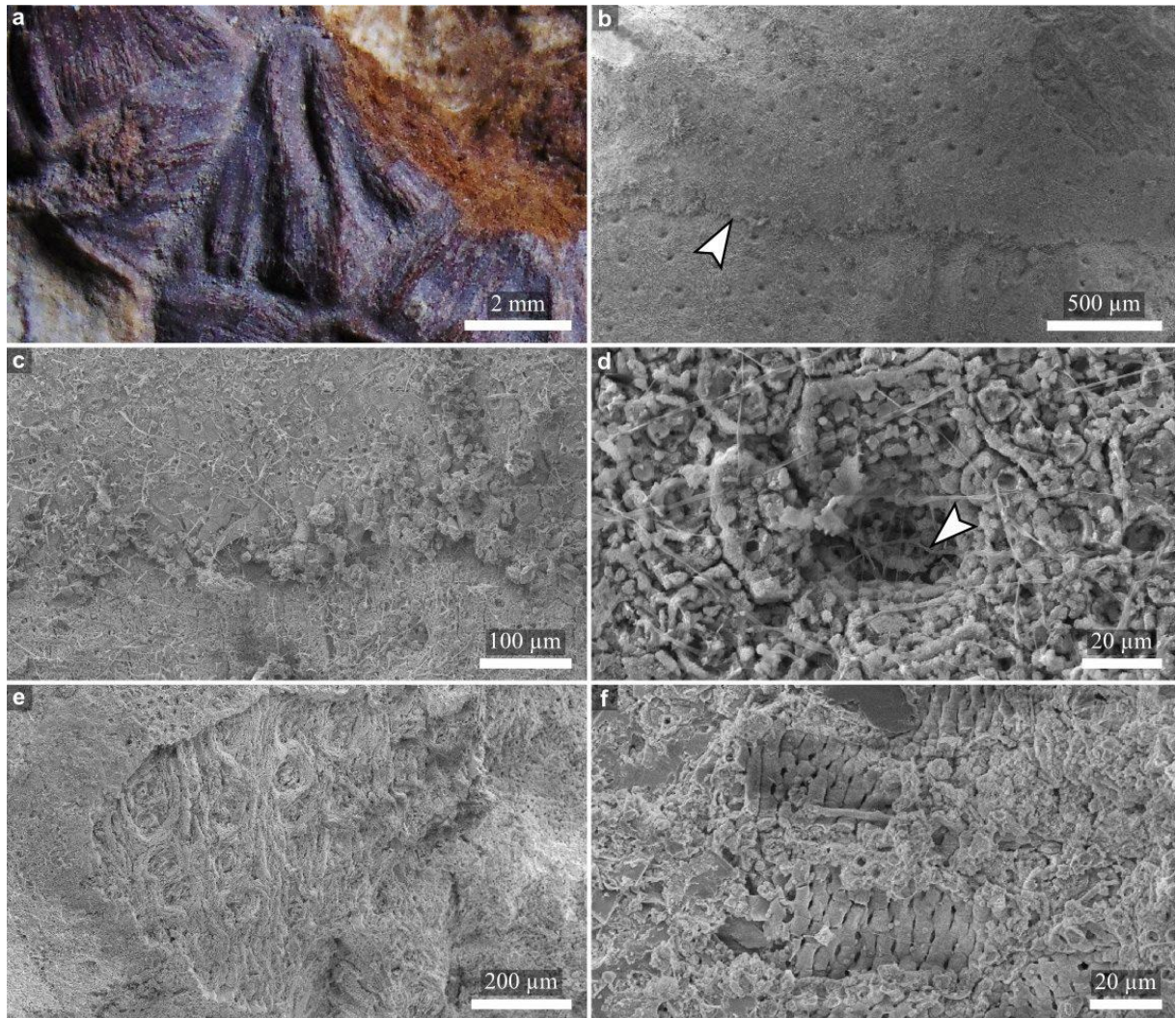


Figure 4. *Brachyphyllum* sp. nov. sp. nov. a, Specimen MPSC PL 561, the holotypic shoot of *Brachyphyllum* sp. nov.. b, Detail of a leaf of MPSC PL 561 showing the rugose abaxial surface and the acute leaf apex. c, Margin of another leaf (arrowhead) lacking stomata. d, Detail of the scarios condition of the leaf margin shown in c. e, Stomatum of *Brachyphyllum* sp. nov. penetrated by hyphae (arrowhead). f, Sinuous hypodermis around the substomatal chambers of *Brachyphyllum* sp. nov.. g, Tracheids of *Brachyphyllum* sp. nov. with scalariform thickenings.

All branches are densely covered with coriaceous or ‘fleshy’ leaves, which are decussately or occasionally almost decussately arranged in a very low spiral. They do not differ significantly in their shape from each other. The leaves are scale-like, rhomboidal, imbricated and adpressed to the stem, reaching with their apices the bases of the following leaves. In general, they are wider (5.9–6.9 mm) than long (4–5.1 mm). Leaves of lateral branches are 5–5.1 mm in width and 3–3.9 mm in length and, hence, smaller than those of the main axis. The abaxial leaf surface is rugose, which may be due to the presence of three to four keels on it that become less marked towards the leaf apex (Fig. 4a). Particularly, the apex is acute and curves towards the axis. Leaf size varies, *i.e.* those at the main axis are larger than those at the lateral

branches. Leaf margins are scarious, with a thin layer of cells building a fringe which adheres to the neighbouring leaf (Fig. 4c). These cells are *ca.* 98  $\mu\text{m}$  in length and 30  $\mu\text{m}$  in base width.

Stomata are present on almost the entire abaxial leaf surface except for areas adjacent to the leaf margin (Fig. 4b). They gradually become less numerous towards the leaf base. They are arranged in longitudinal rows that converge towards the leaf apex. The stomatal apparatus is monocyclic, with four to six subsidiary cells that vary in shape oval to roundish. These stomatal apparatuses are *ca.* 77–105  $\mu\text{m}$  in diameter, whereas the rounded ones are *ca.* 71–85  $\mu\text{m}$  in diameter and never shares subsidiary cells with adjacent stomata. Guard cells are kidney-shaped and sunken and form stomatal apertures that are obliquely oriented in relation to the longitudinal leaf axis (Fig. 4d). Ordinary epidermal cells are longitudinally arranged in rows in relation to the leaf margin and they can be either square-shaped or polygonal to rectangular in outline. Those at the leaf base are wider (*ca.* 30–40  $\mu\text{m}$ ) but shorter (*ca.* 23–35  $\mu\text{m}$ ) than the others (*ca.* 16–23  $\mu\text{m}$  in width and 46–92  $\mu\text{m}$  in length). All epidermal cells, including the subsidiaries, have thickened (*ca.* 4  $\mu\text{m}$ ) anticlinal walls but lack papillae and hairs. The cuticle is relatively thin (*ca.* 3  $\mu\text{m}$ ). Sinuous bundles of sclerenchyma, heavily lignified, occur in the hypodermis around the uppermost portions of the substomatal chambers (Fig. 4e). The primary xylem has tracheids with scalariform thickenings (Fig. 4f).

Peronosporomycetes Dick, 2001

Cf Albuginales Thines and Spring, 2005

Albuginales gen. et sp. nov.

*Holotype.* MPSC PL 561, mycelia on the leaf surface of *Brachyphyllum* sp. nov. (Figs. 5, 6 and 7).

*Horizon and locality.* The same for *Brachyphyllum* sp. nov..

*Diagnosis.* An albuginalean distinguishable from all extant white rusts by the diminutive size of all its sexual and asexual structures, the oogonial wall ornamented with exceptionally prominent baculate tubercles, the formation of sporangia on the host surface and the gymnosperm host.

*Description.* The fossilised hyphae of Albuginales gen. et sp. nov. sp. nov. include asexual and sexual stages (Figs. 5, 6 and 7). Among the preserved asexual structures are unbranched basipetal chains of sporangia borne on clavate sporangiophores (= sporogenous hyphae), which are scattered on the abaxial leaf surface of *Brachyphyllum* sp. nov. (Fig. 5b). However, it is not possible to determine the number of sporangia in a chain since some apical sporangia could have been lost. Sporangioophores are 3.4–4.2  $\mu\text{m}$  in length, whereas sporangia

are smooth and spherical (with a diameter of 1.4–1.9  $\mu\text{m}$ ) to ellipsoid-cylindrical (with a length of 3.3–3.7  $\mu\text{m}$ ) in shape (Fig. 5b–d). Some spherical sporangia are separated by intercalary-like bodies (Fig. 5d). Furthermore, some sporangia have their interior exposed, showing a granular deposit that most likely represents zoospores (Fig. 6a). These reach *ca.* 0.1  $\mu\text{m}$  in length. Interestingly, some germ tubes arise from other sporangia (Fig. 6b).

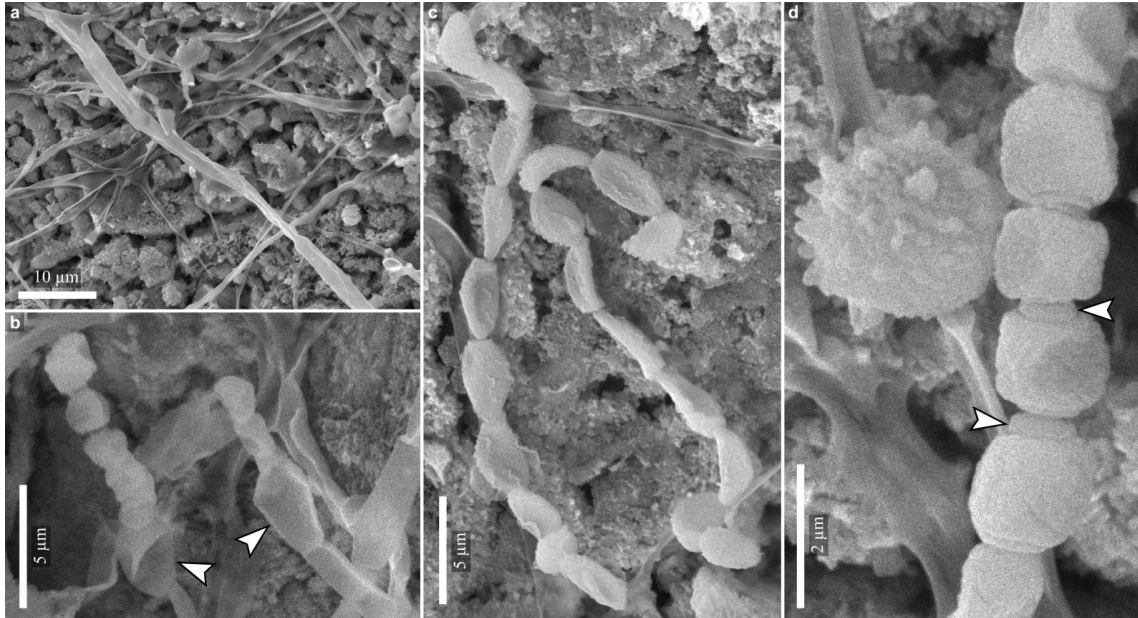


Figure 5. *Albuginales* gen. et sp. nov. a, Range in size and texture of hyphae. b, Sporangial chains borne on clavate sporangiophores (arrowheads). c, Two unbranched chains of ellipsoid-cylindrical sporangia. d, Detail of a chain of spherical-sub-spherical sporangia separated by intercalary-like bodies (arrowheads) close to an isolated oospore.

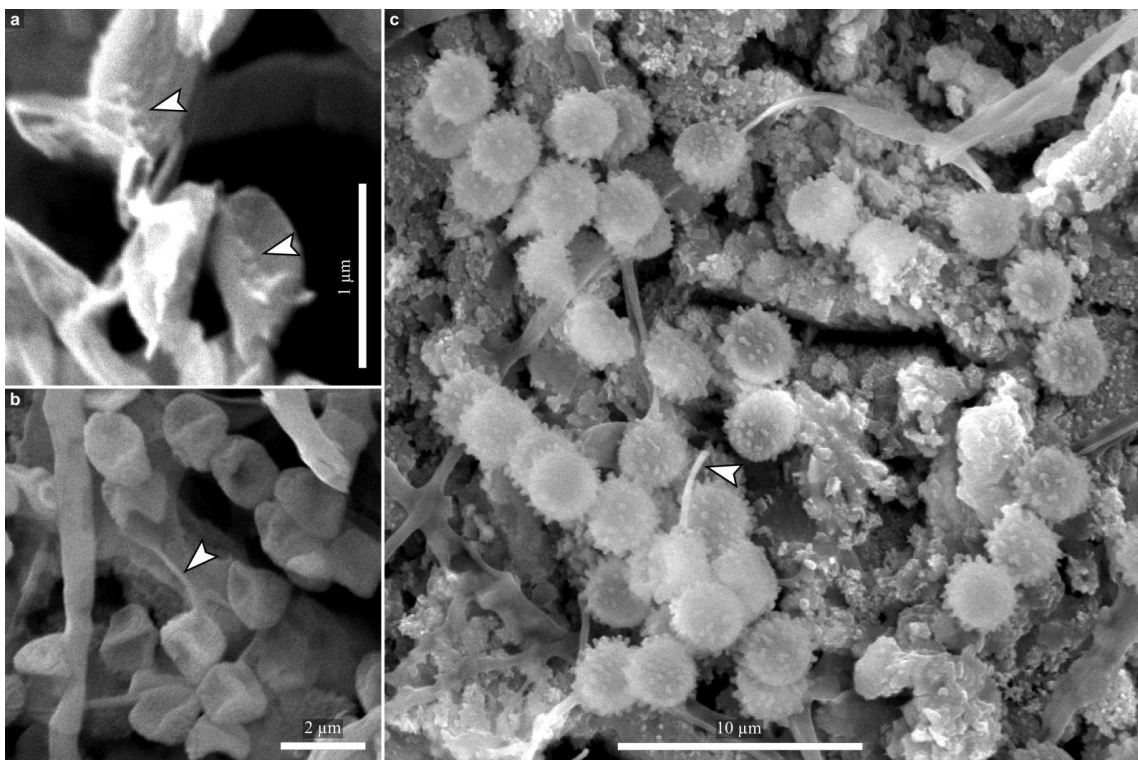




Figure 6. *Albuginales* gen. et sp. nov. a, Sporangium with a granular content that might correspond to some remaining zoospores (arrowheads). b, Detached sporangium with a germ tube (arrowhead). c, Cluster of oospores, one of which has a germ tube (arrowhead).

Sexual elements are represented mainly by round structures (*ca.* 1.5–3.3  $\mu\text{m}$  in diameter) corresponding to oogonia and oospores, which can be seen isolated or clustered (Fig. 5b and 6c). The oogonial wall is covered by prominent, erect baculate to aculate tubercles ranging from 0.4 to 0.5  $\mu\text{m}$  in length (Fig. 7b,c). As the oogonium diameter increases due to the internal development of the oospore, the tubercles become less prominent. There are also some partial reticulations and granules between the tubercles, none of which are enclosed within areoles. Some flap-shaped structures attached to the oogonial walls are considered to represent remnants of antheridia (Fig. 7a). In addition, germ tubes protrude from some mature oospores (Fig. 6c).

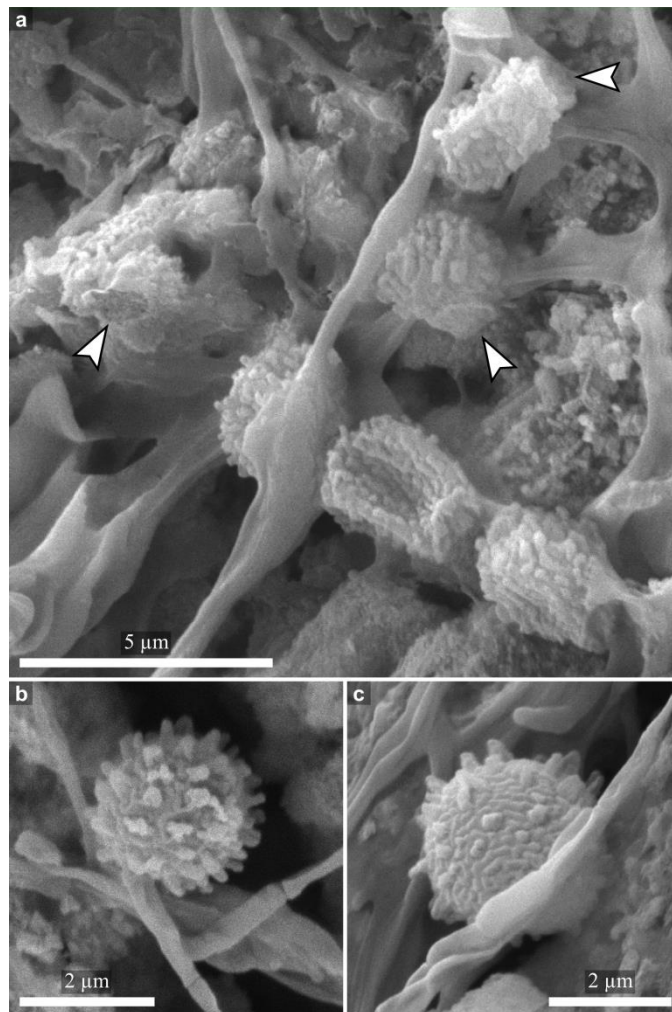


Figure 7. *Albuginales* gen. et sp. nov. a, Remnants of antheridia (arrowheads) attached to the oogonial walls. b, Detail of an oogonium with prominent tubercles. c, An isolated oospore surrounded by the oogonial wall.

Finally, the vegetative hyphae are abundant on the abaxial leaf surface of *Brachyphyllum* sp. nov. (Fig. 5a), although some of them can be seen crossing the stomatal pits (Fig. 4d), suggesting that some portions were inside the host tissues. Their widths range from 0.6 to 3.9  $\mu\text{m}$ .

## Comparisons and discussion

### *Brachyphyllum* sp. nov.

*Brachyphyllum* Brongniart, 1828 emend. Harris, 1979 is solely defined on gross-morphological features, *i.e.* adpressed scale leaves that are shorter than wide or as long as wide. Its leaves are also imbricated and spirally arranged. However, the epidermal features can vary significantly (Tables 1, 2) (DU *et al.*, 2013). Due to this fact, species lacking anatomical characters, *e.g.*, epidermal or vascular, cannot be assigned to a family. Furthermore, it is rather difficult to distinguish *Brachyphyllum* species only based on their morphological and morphometric features.

For instance, *Brachyphyllum* sp. nov. shares with *B. obesum*, the most common species in the Crato Formation, the same stomatal type and the arrangement of stomata on the abaxial leaf surface. These attributes lead to the assignment of both of them to Araucariaceae. However, these species are distinct by specific epidermal and morphological characters. Leaves of *B. obesum* from Brazil, as well as from Portugal, are arranged in well-marked spirals and exhibit striated abaxial surfaces, which is a diagnostic feature (HEER, 1881; SAPORTA, 1894; DUARTE, 1985; KUNZMANN *et al.*, 2004; YABE & KUBOTA, 2004; BATISTA *et al.*, 2017). Kunzmann *et al.* (2004) and Batista *et al.* (2017) showed that the abaxial striations of *B. obesum* are well-defined, prominent and closely arranged stomatal rows longitudinally oriented. On the other hand, the abaxial surface of *Brachyphyllum* sp. nov. is rugose and its stomata are not in prominent rows, although the stomata are visible in low magnification, which is a matter of their sizes and the fact that their apertures are frequently filled with sediment that underlines with its distinct colour the visibility of stomata on the brownish leaf surfaces. Additionally, the distances between adjacent stomata and neighbouring stomatal rows are greater in *Brachyphyllum* sp. nov. than in *B. obesum*. Another difference between the two species is the oblique orientation of the stomatal apertures of *Brachyphyllum* sp. nov., whereas these structures are more perpendicularly or randomly oriented in *B. obesum* (KUNZMANN *et*

*al.*, 2004; BATISTA *et al.*, 2017). Moreover, stomata are evenly distributed throughout the whole leaf surface of *B. obesum* (KUNZMANN *et al.*, 2004), whereas in *Brachyphyllum* sp. nov. they are scarce at the leaf base and absent close to the leaf margins. Another species from the Araripe Basin is *B. castilhoi* (DUARTE, 1985; KUNZMANN *et al.*, 2004), whose coniferous nature has not been unambiguously shown to date. However, it does not share any feature with *Brachyphyllum* sp. nov. and, hence, both taxa cannot be synonyms. Thus, the former species will not be further considered here.

Observing most of the lateral branches, the phyllotaxis of *Brachyphyllum* sp. nov. is almost exclusively decussate, which is a common character in several Cupressaceae genera, such as *Thuja*, *Thujopsis*, *Calocedrus*, and *Chamaecyparis*, as well as in non-frenelopsid Cheirolepidiaceae (ALVIN, 1982). However, in some branches, the phyllotaxy of *Brachyphyllum* sp. nov. is spiral to a certain extent. This condition resembles that of *B. elegans* from the Jurassic of England, whose submain branches have a decussate phyllotaxis, whereas on larger branches it becomes partly spiral (KARAKITSIOS *et al.*, 2015). In *Brachyphyllum* sp. nov. variations of phyllotaxis may have occurred in a similar way, but it is not possible to definitely state that as only submain branches are available so far. However, *B. elegans* differs from *Brachyphyllum* sp. nov. by its non-scarious leaf margins and smooth abaxial surfaces, along with the remarkable size difference between these species (KARAKITSIOS *et al.*, 2015).

Actually, the scarious leaf margins seen in *Brachyphyllum* sp. nov. are quite common in many *Brachyphyllum* species and help to distinguish these taxa from those lacking this feature. Among the species with scarious margins are *B. castatum*, *B. comancheanum*, *B. crucis*, *B. expansum*, *B. kachaikensis*, *B. mamillare*, *B. obesum*, *B. pulcher*, *B. scalbiensis*, *B. squamosum*, *B. tigrense* and *B. baqueroense* (BANCROFT, 1912; KENDAL, 1947, 1949; TRAVERSO, 1966, 1968; LORCH, 1968; HARRIS, 1979; GIVULESCU; BUCUR, 1985; WATSON *et al.*, 1987; RAUBESON; GENSEL, 1991; ASH, 1999; KUNZMANN *et al.*, 2004; KVAČEK, 2007; PASSALIA, 2007). On the other hand, these species can also be set apart from *Brachyphyllum* sp. nov. based on various differences (Tables 1, 2). For instance, *B. castatum* has stomata distributed in a scattered way, with 5–12 subsidiary cells and their leaves are clearly spirally arranged (WATSON *et al.*, 1987). *B. kachaikensis* presents stomatal openings randomly oriented and its phyllotaxis is also spirally (PASSALIA, 2007). *B. expansum* shows obtuse leaf apices and falciform abaxial surfaces, although its spiral phyllotaxis is not very clear (KENDAL, 1949; GIVULESCU; BUCUR, 1985). *B. tigrense* has a spiral phyllotaxis, stomata are arranged in well defined rows, and leaves exhibit smooth abaxial surfaces (TRAVERSO, 1966).

As reported by Kunzmann *et al.* (2004), no hypodermis of *B. obesum* is known, but in *Brachyphyllum* sp. nov. it is easily observed, being sinuous and heavily lignified. Actually, the presence of a hypodermis is also a common feature of *Brachyphyllum* (Table 2) (BANCROFT, 1912; KENDAL, 1947, 1949; TRAVERSO, 1966; LORCH, 1968; HARRIS, 1979; GIVULESCU; BUCUR, 1985; WATSON *et al.*, 1987; OHANA; KIMURA, 1993; VAN DER HAM *et al.*, 2003; PASSALIA, 2007; BARALE; APPERT, 2007). In *B. kachaikensis*, for instance, hypodermal cells are heavily lignified and form a ring around the substomatal chamber (PASSALIA, 2007). In *B. patens*, these cells present a sinuous pattern around the substomatal chambers (VAN DER HAM *et al.*, 2003), as in *Brachyphyllum* sp. nov. too. However, the former species differs from the latter in having stomata arranged in a scattered way on the abaxial surface (VAN DER HAM *et al.*, 2003).

Table 1. Macromorphological comparisons of *Brachyphyllum* species.

| Species                   | Branch arrangement        | Leaf shape and phyllotaxy  | Abaxial surface  | Leaf apex                             | Geological epoch | Locality                                      | Reference   |
|---------------------------|---------------------------|--|--|---------------------------------------|------------------|---|---|
| <i>B. ardenicum</i>       | Unknown                   | Rhomboidal and spirally  | No data  | Acute                                 | Middle Jurassic  | England                                       | Harris 1979   |
| <i>B. castatum</i>        | Unknown                   | Scale-like and spirally  | Unkeeled   | Acute, obtuse or rounded              | Lower Cretaceous | England                                       | Watson <i>et al.</i> 1987   |
| <i>B. baqueroense</i>     | In different planes       | Scale-like and spirally  | No venation  | Acute, slightly rounded               | Lower Cretaceous | Argentina                                     | Traverso 1968   |
| <i>B. comancheanum</i>    | Opposite or helical       | Scale-like, rhomboidal or oval, helically arranged in a low spiral | Keeled   | Acute                                 | Upper Triassic   | United States                                 | Ash 1999  |
| <i>B. crassifolium</i>    | Not informed              | Multiveined and spirally   | Keeled   | Acute                                 | Upper Cretaceous | Netherlands                                   | Bosma <i>et al.</i> 2009  |
| <i>B. crucis</i>          | Not informed              | Heteromorphic and spirally   | Convex   | Obtuse in general                     | Middle Jurassic  | England                                       | Kendal 1947; Harris 1979  |
| <i>B. desnoyersii</i>     | Not informed              | Pyramid-like and spirally  | Many keels   | Not informed                          | Middle Jurassic  | England                                       | Kendal 1947   |
| <i>B. elegans</i>         | Sub-opposite or alternate | Scale-like, decussately or almost decussately in a very low spiral | Smooth   | Rounded to slightly bluntly apiculate | Lower Jurassic   | Greece  | Karakitsios <i>et al.</i> 2015  |
| <i>B. expansum</i>        | Alternate                 | Rhomboidal, inconspicuously spirally                               | Falciform  | Obtuse                                | Middle Jurassic  | England                                       | Kendal 1949; Givulescu & Bucur 1985   |
| <i>B. hegewaldia</i>      | Not informed              | Triangular and spirally  | Striated   | Sharp, acuminate                      | Upper Triassic   | United States                                 | Ash 1973  |
| <i>B. kachaikensis</i>    | Not informed              | Scale-like, rhomboidal or elongate and spirally                    | Not informed   | Acute                                 | Lower Cretaceous | Argentina                                     | Passalia 2007   |
| <i>B. lorchii</i>         | Not informed              | Rhomboidal and spirally  | Keeled and striated  | Rounded, typically aquiliform         | Upper Jurassic   | Israel  | Raab <i>et al.</i> 1986   |
| <i>B. madagascariense</i> | Unbranched                | Rhomboidal and spirally  | Striated   | Acute                                 | Upper Jurassic   | Madagascar                                    | Barale & Appert 2007  |
| <i>B. mamillare</i>       | Pinnate                   | Rhomboidal and spirally  | Keeled and striated  | Obtuse or rounded                     | Middle Jurassic  | England                                       | Bancroft 1913; Kendal 1947; Harris 1979   |
| <i>B. negevensis</i>      | Not informed              | Rhomboidal and spirally  | Apparently keeled  | Obtuse                                | Lower Jurassic   | Israel  | Lorch 1968  |
| <i>B. ningshiaense</i>    | Unbranched                | Scale-like and spirally  | Convex, keeled and striated                                | Acute                                 | Lower Cretaceous | China   | Du <i>et al.</i> 2013   |
| <i>B. obesum</i>          | Opposite or sub-opposite  | Scale-like with a rounded base and spirally                        | Convex and striated  | Acute with rounded tip                | Lower Cretaceous | Brazil and Japan                              | Heer 1881; Saporta 1894; Duarte 1985; Kunzmann <i>et al.</i> 2004; Batista <i>et al.</i> 2017 |
| <i>B. obtusum</i>         | Unbranched                | Rhomboidal and scale-like imbricate, spirally loosely arranged     | Striated   | Obtuse                                | Lower Cretaceous | China   | Du <i>et al.</i> 2013   |
| <i>B. patens</i>          | Unbranched                | Rhomboidal, multiveined and spirally                               | Convex, with some folds at the base and keeled at the apex | Obtuse                                | Upper Cretaceous | Netherlands                                   | van der Ham <i>et al.</i> 2003  |
| <i>B. porrigente</i>      | Not informed              | Rhomboidal and spirally  | Not informed   | Rounded                               | Lower Jurassic   | Israel  | Lorch 1968  |
| <i>B. pulcher</i>         | Not informed              | Scale-like and spirally  | Striated   | Acute                                 | Lower Jurassic   | Israel  | Lorch 1968  |
| <i>B. tigrense</i>        | In different planes       | Scale-like and spirally  | No venation  | Acute                                 | Lower Cretaceous | Argentina                                     | Traverso 1966   |
| <i>B. scalbiensis</i>     | Not informed              | Rhomboidal and spirally  | Keeled   | Acute                                 | Middle Jurassic  | England                                       | Kendal 1947   |
| <i>B. squamosum</i>       | Regular branching         | Scale-like or rhomboidal and spirally                              | Striated   | Obtuse                                | Upper Cretaceous | Czech Republic and southeastern United States | Raubeson & Gensel 1991; Kvaček 2007   |

|                               |  |  |              |           |                  |         |                     |
|-------------------------------|--|--|--------------|-----------|------------------|---------|---------------------|
| <i>B. stemonium</i>           | Irregular branching                    | Spirally   | Not informed | Rounded   | Middle Jurassic  | England | Kendal 1947         |
| <i>B. vulgare</i>             | Pinnate and sub-opposite or alternate, | Rhomboidal and phyllotaxy difficult to be determined                 | Striated     | Mucronate | Upper Cretaceous | Japan   | Ohana & Kimura 1993 |
| <i>Brachyphyllum</i> sp. nov. | Opposite or rarely alternate           | Rhomboidal or scale-like and almost decussately in a very low spiral | Rugous       | Acute     | Lower Cretaceous | Brazil  | This paper          |

Modified from Du *et al.* (2013).

Table 2. Micromorphological comparisons of *Brachyphyllum* species. See Table S1 for references.

| Species                   | Leaf margins                      | Stomatal arrangement  | Stomatal apparatus                      | Guard cells     | Subsidiary cells | Stomatal aperture orientation | Epidermal cells   | Hypoderm                          |
|---------------------------|-----------------------------------|---|---|-----------------|------------------|-------------------------------|---|-----------------------------------|
| <i>B. ardenicum</i>       | Not scarios, but with projections | Longitudinal rows, except for the leaf margins and middle region of the surface | Monocyclic                              | Sunken          | 4-6              | Random                        | Rectangular in longitudinal rows  | Present                           |
| <i>B. castatum</i>        | Scarios                           | Scattered   | Monocyclic or dicyclic                  | Sunken          | 5-12             | Longitudinal or oblique       | Square-shaped, rectangular or rounded, arranged randomly                  | Present and irregularly developed |
| <i>B. baqueroense</i>     | Scarios                           | Tending to form rows  | Monocyclic and imperfectly dicyclic     | Not informed    | 4-6              | Random, tending to oblique    | Rectangular, isodiametric and polyhedral                                  | Not informed                      |
| <i>B. comancheanum</i>    | Scarios                           | Longitudinal rows   | Monocyclic                              | Sunken          | 6-8              | Random                        | Rectangular in leaf margins and polygonal or square-shaped in other areas | Not informed                      |
| <i>B. crassifolium</i>    | Entire                            | Longitudinal rows   | Not informed                            | Sunken          | 4-5              | Random                        | Elongate or isodiametric, between the stomatal rows                       | Not informed                      |
| <i>B. crucis</i>          | Scarios                           | Scattered except for the middle region of the surface                           | Not informed                            | Sunken          | 4-6              | Random                        | Rectangular in longitudinal rows  | Present                           |
| <i>B. desnoyersii</i>     | Not informed                      | Somehow in rows   | Not informed                            | Sunken          | 4-6              | Random                        | Rectangular with rounded corners in longitudinal rows                     | Unknown                           |
| <i>B. elegans</i>         | Almost smooth                     | Scattered along the leaf margins  | Monocyclic or almost amphycyclic        | Not informed    | 4-6              | Not informed                  | Isodiametric or elongate in leaf margins                                  | Not informed                      |
| <i>B. expansum</i>        | Scarios                           | Spaced longitudinal rows  | Amphycyclic or haplocheilic             | Sunken          | 4-7              | Unknown                       | Isodiametric or elongate  | Present                           |
| <i>B. hegewaldia</i>      | Not informed                      | Scattered, except for leaf margins and base                                     | Not informed                            | Sunken          | 4-6              | Longitudinal                  | Square-shaped or elongate, randomly arranged                              | Not informed                      |
| <i>B. kachaikensis</i>    | Scarios                           | Scattered or in poorly defined rows   | Monocyclic                              | Sunken          | 4-6              | Random                        | Isodiametric or rectangular in longitudinal rows                          | Present                           |
| <i>B. lorchiei</i>        | Entire                            | Well defined longitudinal rows  | Not informed                            | Sunken          | 4-5              | Not informed                  | Isodiametric in longitudinal rows   | Not informed                      |
| <i>B. madagascariense</i> | Entire                            | Well defined longitudinal rows, except for leaf apex and margins                | Haplocheilic or monocyclic              | Slightly sunken | 4-6              | Not informed                  | Square-shaped, elongate or diamond-shaped                                 | Present                           |
| <i>B. mamillare</i>       | Scarios close to the Apex         | Longitudinal rows   | Amphycyclic or incompletely amphycyclic | Sunken          | 2-4              | Random                        | Rectangular in longitudinal rows  | Present                           |

|                               |                    |   |  |                 |      |  |  |                               |
|-------------------------------|--------------------|---|--|-----------------|------|--|--|-------------------------------|
| <i>B. negevensis</i>          | Not informed       | Longitudinal rows   | Dicyclic   | Sunken          | 4-5  | Not informed   | Rectangular or isodiametric  | Not informed                  |
| <i>B. ningshiaense</i>        | Entire             | Longitudinal rows, except for leaf margins  | Haplocheilic, round, elliptic or narrowly elliptic | Sunken          | 6-9  | Longitudinal to oblique                                      | Rectangular, pentagonal or rhomboidal, isodiametric                            | Not informed                  |
| <i>B. obesum</i>              | Scarious           | Longitudinal rows on the whole leaf surface   | Monocyclic or incompletely amphycyclic             | Sunken          | 4-6  | Mainly transversal, but occasionally oblique or longitudinal | Isodiametric in longitudinal rows  | Not informed                  |
| <i>B. obtusum</i>             | Not informed       | Longitudinal rows, except for leaf margins  | Round or elliptical                                | Sunken          | 7-11 | Random   | Obliquely rectangular, pentagonal or rhomboidal; longitudinal and isodiametric | Not informed                  |
| <i>B. patens</i>              | Not informed       | Scattered, except for leaf margins  | Dicyclic   | Sunken          | 4-6  | Longitudinal to oblique                                      | Isodiametric   | Present                       |
| <i>B. porrigente</i>          | Smooth             | Well marked longitudinal rows   | Monocyclic or rarely amphycyclic                   | Sunken          | 4-5  | Oblique  | Often wider than long, arranged in rows  | Present                       |
| <i>B. pulcher</i>             | Scarious           | Poorly defined longitudinal rows  | Elliptical   | Sunken          | 5-6  | Random   | Rectangular or square-shaped, in rows  | Present                       |
| <i>B. tigrense</i>            | Sometimes scarious | Scattered, except for leaf margins and base   | Monocyclic and imperfectly dicyclic                | Slightly sunken | 4-6  | Random, tending to oblique                                   | Isodiametric or rectangular  | Present                       |
| <i>B. scalbiensis</i>         | Scarious           | Very spaced longitudinal rows   | Monocyclic   | Sunken          | 4-5  | Random longitudinal or perpendicular                         | Rectangular or irregular, in longitudinal rows                                 | Present, sclerified           |
| <i>B. squamosum</i>           | Scarious           | Longitudinal rows   | Monocyclic or incompletely dicyclic                | Slightly sunken | 4-6  | Random perpendicular   | Square-shaped or polygonal, in rows  | Not informed                  |
| <i>B. stemonium</i>           | Smooth             | Spaced longitudinal rows  | Not informed                                       | Sunken          | 4-6  | Unknown  | Almost square-shaped in longitudinal rows                                      | Present                       |
| <i>B. vulgare</i>             | Entire             | Longitudinal rows   | haplocheilic or monocyclic                         | Sunken          | 4-6  | Random longitudinal or oblique                               | Isodiametric or rectangular in longitudinal rows                               | Present, but sparse           |
| <i>Brachyphyllum</i> sp. nov. | Scarious           | Longitudinal rows on the leaf surface, but scarce at the leaf base and absent close to the leaf margins | Monocyclic   | Sunken          | 4-6  | Oblique  | Elongated rectangular or square-shaped at the leaf base or near the margins    | Present and heavily lignified |

Modified from Du *et al.* (2013).

In short, the presence of (1) rugose abaxial leaf surfaces, (2) an opposite arrangement of lateral branches at least in submain shoots, (3) almost exclusively decussately arranged leaves, (4) stomata distributed in longitudinal rows except close to the leaf margins and scarce at the leaf base, (5) obliquely oriented stomatal openings, (6) scarious leaf margins, and (7) hypodermis with a sinuous pattern around the substomatal chambers indicate that *Brachyphyllum* sp. nov. is indeed a new conifer species as this combination of features is not observed in any other *Brachyphyllum* species.

### **Albuginales gen. et sp. nov.**

The fossilisation of sexual and asexual stages of Albuginales gen. et sp. nov. is a rare condition in the fossil record of Peronosporomycetes (TAYLOR *et al.*, 2015). Among the preserved structures, the unbranched basipetal chains of sporangia borne on clavate sporangiophores are typical of extant white rusts (DICK, 2001; THINES; SPRING, 2005; HELLER; THINES, 2009; THINES; VOGLMAYR, 2009). Thus, Albuginales gen. et sp. nov. can be regarded as the first conclusive fossil record of Albuginales (TAYLOR *et al.*, 2015), despite a putative record (STIDD; COSENTINO, 1975). Actually, it is also the first fossil peronosporomycete to be confidently identified based on structures other than oogonium-antherium complexes (TAYLOR *et al.*, 2015).

On the other hand, Albuginales gen. et sp. nov. differs from other albuginaleans regarding many features. First, the fossil genus is named after its small-sized sexual and asexual structures, including sporangia and oospores. In fact, they are much smaller than those of living white rusts (BIGA, 1955; CHOI; PRIEST, 1995; THINES; SPRING, 2005; VOGLMAYR; RIETHMÜLLER, 2006). The small size of Albuginales gen. et sp. nov. structures might be an adaptive response to the hot, arid to semi-arid climate of the region of the Araripe Basin during the upper Aptian (CHUMAKOV *et al.*, 1995; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2015), as the size of sporangia and other structures of white rusts seems to be negatively and positively correlated with temperature and humidity, respectively (MÄKINEN; HEITARJÄRVI, 1965; CHOI; PRIEST, 1995).

In addition, the oogonial walls of Albuginales gen. et sp. nov. are very distinctive regarding their ornamentation. In general, the oogonial surface of white rusts is smooth, but it can be reticulated or tuberculated in some species. However, the fossil species presents oogonial walls covered mainly by prominent tubercles, which, in relation to the total diameter of both oogonia and oospores, are much larger than tubercles of extant members of Albuginales (STEVENS, 1899; WILSON, 1907; BIGA, 1955; WATERHOUSE, 1973; CHOI; PRIEST,



1995; VOGLMAYR; RIETHMÜLLER, 2006). In this regard, Albuginales gen. et sp. nov. more closely resembles the pythialean *Pythium periplocum* (GÄUMANN, 1949).

The unbranched sporangial chains of Albuginales gen. et sp. nov. present a basipetal succession, like in other white rusts, as aforementioned. The flat intercalary-like bodies separating some spherical sporangia may just be gelatinization of the outer layer of the cell walls at their point of contact and the formation of small gelatinous discs between them (FRITZPATRICK, 1930). In sporangial chains of *A. candida*, Gäumann (1949) referred to these structures as “disjunctors”. However, the most remarkable feature of Albuginales gen. et sp. nov. is the aerial condition of the observed sporangial chains and sporangiophores, although some hyphae crossing the stomatal pits of *Brachyphyllum* sp. nov. cast doubt on whether those reproductive structures were exclusively external to the host epidermis. In any case, the aerial sporangia and sporangiophores seen in the fossil species are unique among Albuginales, as all extant albuginaleans described so far grow internally and produce sporangia underneath the host epidermis (DICK, 2001; THINES; SPRING, 2005; THINES; VOGLMAYR, 2009; THINES, 2010). White rust are usually regarded as more independent from water for asexual reproduction, *i.e.* sporulation, than other peronosporomycetes, once their sporangiophores are protected by the host epidermis (THINES; VOGLMAYR, 2009; THINES, 2010, 2014). In this sense, Albuginales gen. et sp. nov. would resemble peronosporomycetes other than albuginaleans and, accordingly, would have been more dependent on water for forming sporangia. Thus, at least the asexual reproduction of the fossil species would have occurred mainly during the short wet seasons of the local arid to semi-arid climate.

Nevertheless, as some remnants of antheridia seem to have been preserved and both oogonia and mature oospores were present at the time of their burial, it is possible that sexual and asexual reproductions were somehow simultaneous and, hence, the former also took place during the rainy seasons. Germ tubes protruding from sporangia and mature oospores of Albuginales gen. et sp. nov. is a germination mode that resembles the condition of other peronosporomycetes (DICK, 1995, 2001). On the other hand, zoospores of extant white rusts more often germinate after being released by sporangia and oospores (THIRUMALACHAR *et al.*, 1949). Thus, the germination of zoospores within sporangia and oospores may have been one more adaptation of the fossil species to its hot and arid to semi-arid palaeoenvironment, considering its likely greater dependence on humid conditions. Also, the germ tubes are additional evidence suggesting that specimen MPSC PL 561 was deposited during favourable conditions for the development of Albuginales gen. et sp. nov..

All living white rusts are internal obligate plant biotrophs and their mycelia interact with host cells through their typical small, stalked and globose haustoria (COFFEY, 1975; DICK, 2001). However, the mycelia of *Albuginales* gen. et sp. nov. were likely both partially aerial and subepidermal. Also, our scanning electron microscopic analyses of the leaf surface of *Brachyphyllum* sp. nov. was not able to show such any haustorium. Thus, it is not possible to assert if *Albuginales* gen. et sp. nov. was an obligate biotroph or at least a hemibiotroph. Nevertheless, if it was a true obligate plant biotroph, the fossil albuginean would have differed from extant white rusts. During sporulation, extant members of *Albuginales* have their sporangial chains arranged in sori as pustules, which later become exposed on the leaf surface after the enzymatic rupture of the host epidermis (THINES; SPRING, 2005; HELLER; THINES, 2009; THINES; VOGLMAYR, 2009). This process might be regarded as a high-level adaptation for biotrophy (THINES; VOGLMAYR, 2009). In turn, the aerial sporulation of *Albuginales* gen. et sp. nov. and the non-amassment of sporangial chains in sori indicate that the infection by *Albuginales* gen. et sp. nov. would not have developed pustules or blisters as a symptom on leaves of *Brachyphyllum* sp. nov.

Under an evolutionary perspective, the external mycelia of *Albuginales* gen. et sp. nov. likely correspond to growth and interaction modes preceding the derived subepidermal sporulation and, perhaps, the associated enzymatic apparatus for releasing sporangia of white rusts. Nevertheless, as recent phylogenies of both Peronosporomycetes and *Albuginales* are based on molecular data (RIETHMÜLLER *et al.*, 2002; HUDSPETH *et al.*, 2003; THINES; SPRING, 2005; VOGLMAYR; RIETHMÜLLER, 2006), it is not possible to determine the relationship between *Albuginales* gen. et sp. nov. and crown Albuginaceae, even though the general features of the fossil species suggests it as the sister group of the clade formed by the living ones.

Finally, the record of *Albuginales* gen. et sp. nov. is unique in having a conifer host, *Brachyphyllum* sp. nov.. It clearly demonstrates that *Albuginales* once included both gymnosperms and trees in their host range. This is in accordance with the hypothesis of an early divergence of this group within Peronosporomycetes (RIETHMÜLLER *et al.*, 2002; HUDSPETH *et al.*, 2003; THINES; VOGLMAYR, 2009; THINES, 2010, 2014), which would imply the need for other plant host prior to the origin of weedy angiosperms (DICK, 2001). Furthermore, it extends the evolutionary history of *Albuginales* and its interaction with plant hosts back into the Lower Cretaceous, more precisely the upper Aptian. However, new fossil evidence is required to determine how the shift of host type was temporally, evolutionarily and

ecologically related to the evolution of the exclusively subepidermal sporulation of extant white rusts.

## References

- ALVIN, K. L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, n. 1, p. 71-98, 1982.
- ASH, S. An Upper Triassic upland flora from north-central New Mexico, U.S.A. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 105, p. 183-199, 1999.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 22, p. 289-300, 1992.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.
- BANCROFT, N. II. On some Indian Jurassic Gymnosperms. **Transactions of the Linnean Society of London**, v. 8, n. 2, p. 69-86, 1913.
- BARALE, G.; APPERT, O. Gymnospermes s.l. du Jurassique supérieur du massif Manamana, Sud-Ouest de Madagascar: une nouvelle paléoflore gondwanienne. **Swiss Journal of Geosciences**, v. 100, p. 199-214, 2007.
- BARRAL, A.; GOMEZ, B.; ZORRILLA, J. M.; SERRANO, J. M.; YANS, J.; CAZEDEBAT, M.; DAVIERE-GOMEZ, V.; EWIN, T. AM.; LÉCUYER, C. Local-scale analysis of plant community from the Early Cretaceous riparian ecosystem of Hautrage, Belgium. **Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology**, v. 443, p. 107-122, 2016.
- BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. C.; SALES, M. A. F.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PloS One**, v. 12, n. 3, p. 1-18, 2017.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B.; DINO, R.; GUERRA-SOMMER, M.; GARCIA, M. J.; SUCERQUIA, P. R. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO I. C.; CASSAB, R. C. T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; DE CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA M. E. Q. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007, p. 203-242.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN J. R. O. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida-Paleoclimas**. Rio de Janeiro: Interciência, 2015, p. 101-119.

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

BIGA, M. L. B. Riesaminazione delle specie del genere *Albugo* in base alla morfologia dei conidi. **Sydowia**, v. 9, p. 339-358, 1955.

BRAZ, F. F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B.; WAPPLER, T. In: CARVALHO, I. S.; SRIVASTAVA N. K.; STROCHSCHOEN, O. J.; LANA, C. C. (Eds). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Interciência, 2011, p. 209-219.

CARVALHO, I.S.; VIANA, M.S.S.; Lima Filho, M. F. Os icnofósseis de dinossauros da bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará-Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 67, p. 433-442, 1995.

CHOI, D.; PRIEST, M. J. A key to the genus *Albugo*. **Mycotaxon**, v. 53, p. 261-272, 1995.

CHUMAKOV, N. M.; ZHARKOV, M. A.; HERMAN, A. B.; DOLUDENKO, M. P.; KALANDADZE, N. N.; LEBEDEV, E. L.; PONOMARENKO, A. G.; RAUTIAN, A. S. Climatic belts of the mid-Cretaceous time. **Stratigraphy and Geological Correlation**, v. 3, p. 241-260, 1995.

COFFEY, M. D. Ultrastructural features of the haustorial apparatus of the white blister rust *Albugo candida*. **Canadian Journal of Botany**, v. 53, p. 1285-1299, 1975.

DICK, M. W. Sexual reproduction in the *Peronosporomycetes* (chromistan fungi). **Canadian Journal of Botany**, v. 73, p. 712-724, 1995.

DICK, M. W. *The Mycota* vol VII, Part A. In: MCLAUGHLIN, D. J.; MCLAUGHLIN, E. G.; LEMKE, P. A. (Eds). **Systematics and Evolution**. Berlin: Springer-Verlag, 2001. p. 39-72.

DU, B. X.; SUN, B. N.; FERGUSON, D. K.; YAN, D. F.; DONG, C.; JIN, P. H. Two *Brachyphyllum* species from the Lower Cretaceous of Jiuquan Basin, Gansu Province, NW China and their affinities and palaeoenvironmental implications. **Cretaceous Research**, v. 41, p. 242-255, 2013.

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

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

FILHO, E. B. D. S.; ADAMI-RODRIGUES, K.; LIMA, F. J. D.; BANTIM, R. A. M.; WAPPLER, T.; SARAIVA, A. A. F. Evidence of plant-insect interaction in the Early Cretaceous Flora from the Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Historical Biology**, p. 1-12, 2017.

FITZPATRICK, H. M. **The Lower Fungi-Phycomycetes**. New York: McGraw-Hill, 1930.

GÄUMANN, E. **Die Pilze**. Switzerland: Verlag Birkhäuser, 1949.

GIVULESCU, R.; BUCUR, I. I. Un *Brachyphyllum expansum* (Sternberg) Seward à structure conservée dans la flore du Jurassique moyen de la Roumanie. **Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"**, v. 28, p. 12-19, 1985.

HARRIS, T. M. **The Yorkshire Jurassic flora V, Coniferales**. London: Trustees of the British Museum, 1979.

HEER, O. **Contributions à la flore fossile du Portugal**. Lisbon: l'Académie royale des sciences, 1881.

HELLER, A.; THINES, M. Evidence for the importance of enzymatic digestion of epidermal walls during subepidermal sporulation and pustule opening in white blister rusts (Albuginaceae). **Mycology Research**, v. 113, p. 657-667, 2009.

HUDSPETH, D. S. S.; STENGER, D.; HUDSPETH, M. E. S. A COX2 phylogenetic hypothesis of the downy mildews and white rusts. **Fungal Diversity**, v. 13, p. 47-57, 2003.

KARAKITSIOS, V.; KVAČEK, Z.; MANTZOUKA, D. The first plant megafossil in the Early Jurassic of Greece: *Brachyphyllum* (Coniferales) from the Lower Posidonia Beds (Toarcian) in the Ionian zone (NW Greece) and its palaeogeographic implications. **Neues Jahrbuch Geol Paleontologie**, v. 278, n. 1, p. 79-94, 2015.

KENDALL, M. W. On five species of *Brachyphyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Wiltshire. **Journal of Natural History**, v. 14, p. 225-251, 1947.

KENDALL, M. W. On *Brachyphyllum expansum* (Sternberg) Seward, and its cone. **Journal of Natural History**, v. 2, p. 308-320, 1949.

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

KVAČEK, J. The conifer *Brachyphyllum squamosum* from the Bohemian Cenomanian. **Acta Palaeobotanica**, v. 47, p. 25-35, 2007.

LORCH, J. Some Jurassic conifers from Israel. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 61, p. 177-188, 1968.

MAISEY, J. G. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. **Environmental Biology of Fishes**, v. 40, p. 1-22, 1994.

MÄKINEN, Y.; HEITARJÄRVI, L. On Finnish micromycetes. 5. *Albugo candida* in Finland, with special reference to the variation in the size of the conidia. **Annales Botanici Fennici**, v. 2, p. 33-46, 1965.

MARTILL, D. M. The significance of the Santana Biota. In: Atas, I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do nordeste, 1990, Crato. **Anais**, Crato: Universidade Regional do Cariri, 1990. p. 241-252.

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

OHANA, T.; KIMURA, T. Permineralized *Brachyphyllum* leafy branches from the Upper Yezo Group (Coniacian-Santonian), Hokkaido, Japan. **Bulletin of the National Science Museum**, v. 19, n. 2, p. 41-64, 1993.

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

PASSALIA, M. G. Cretaceous pCO<sub>2</sub> estimation from stomatal frequency analysis of gymnosperm leaves of Patagonia, Argentina. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 273, p. 17-24, 2009.

RAUBESON, L. A.; GENSEL, P. G. Upper Cretaceous conifer leaf fossils from the Black Creek Formation with an assessment of affinities using principal components analysis. **Botanical Gazette**, v. 152, p. 380-391, 1991.

RIETHMULLER, A.; VOGLMAYR, H.; GOKER, M.; WEISS, M.; OBERWINKLER, F. Phylogenetic relationships of the downy mildews (Peronosporales) and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. **Mycologia**, v. 94, p. 834-849, 2002.

SAPORTA, G. *Paléontologie française: Plantes jurassiques*. Masson, 1884.

STEVENS, F. L. The compound oosphere of *Albugo bliti*. **Botanical Gazette**, v. 28, p. 225-245, 1899.

STIDD, B. M.; COSENTINO, K. *Albugo*-Like Oogonia from the American Carboniferous. **Science**, v. 190, p. 1092-1093, 1975.

SUCERQUIA, P. A. **Gimnospermas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. 2006. 108 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

SUCERQUIA, P. A. **Taxonomia, modos de preservação e fitogeografia de Coníferas aptianas da região Paleoequatorial da América do Sul**. 2013. 86 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

TAYLOR, T. N.; KRINGS, M.; TAYLOR, E.L. **Fossil Fungi**. Academic Press, 2015.

THINES, M. Evolutionary history and diversity of white blister rusts. **Polish Botanical Journal**, v. 55, p. 259-264, 2010.

THINES, M. Phylogeny and evolution of plant pathogenic oomycetes a global overview. **European Journal of Plant Pathology**, v. 138, p. 431-447, 2014.

THINES, M.; SPRING, O. A revision of *Albugo* (Chromista, Peronosporomycetes). **Mycotaxon**, v. 92, p. 443-458, 2005.

THINES, M.; VOGLMAYR, H. In: LAMOUR, K., KAMOUN, S. (Eds). **Oomycete genetics and genomics: Diversity, interactions and research tools**. Wiley. 2009, p. 7-92.

THIRUMALACHAR, M. J.; WHITEHEAD, M. D.; BOYLE, J. S. Gametogenesis and Oospore Formation in *Cystopus (Albugo) evolvuli*. **Botanical Gazette**, v. 110, p. 487-491, 1949.

TRAVERSO, N. E. *Brachyphyllum tigrense*, nueva conífera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz. **Ameghiniana**, v. 4, p. 189-194, 1966.

TRAVERSO, N. E. *Brachyphyllum baqueroense* otra nueva conifera de la Formación Baquero, cretácico de Santa Cruz. **Ameghiniana**, v. 5, p. 374-378, 1968.

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

VAN DER HAM, R. W. J. M.; VAN KONIJNENBURG-VAN C. J. H. A.; DORTANGS, R. W.; HERNGREEN, G. F. W.; VAN DER BURGH, J. *Brachyphyllum patens* (Miquel) comb. nov. (Cheirolepidiaceae?): remarkable conifer foliage from the Maastrichtian type area (Late Cretaceous, NE Belgium, SE Netherlands). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 127, p. 77-97, 2003.

VIANA, M. S. S. Estratigrafia e paleontologia da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ**, v. 16, p. 110-111, 1993.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (Eds). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. DNPM/CPRM. 2002, p. 113-120.

VOGLMAYR, H.; RIETHMÜLLER, A. Phylogenetic relationships of *Albugo* species (white blister rusts) based on LSU rDNA sequence and oospore data. **Mycological Research**, v. 110, p. 75-85, 2006.

WARREN, L. V.; VAREJÃO, F. G.; QUAGLIO, F.; SIMÕES, M. G.; FURSICH, F. T.; POIRÉ, D. G.; CATTO, B.; ASSINE, M. L. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Facies**, v. 63, 2017.

WATERHOUSE, G. M. In: AINSWORTH, G. C.; SPARROW, F. K.; SUSSMAN, A. S. (Eds). **The Fungi – An Advanced Treatise**. New York: Academic Press, 1973, p. 165-183.

WATSON, J.; FISHER, H. L.; HALL, N. A. A new species of *Brachyphyllum* from the English Wealden and its probable female cone. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 51, p. 169-187, 1987.

WILSON, G. W. Studies in North American Peronosporales I, the genus *Albugo*. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 34, p. 61-84, 1907.

YABE, A.; KUBOTA, K. *Brachyphyllum obesum*, newly discovered thermophilic conifer branch from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group, Central Japan.

**Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum, v. 3, p. 23-29, 2004.**



## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS

As coníferas da Bacia do Araripe são de extrema importância para a compreensão da diversidade florística do Brasil no Eocretáceo. No campo da taxonomia, a presente tese aportou três novas espécies, sendo *Pseudofrenelopsis salesii* (Cheirolepidiaceae) para a Formação Romualdo e *Araucaria* sp. nov. e *Brachyphyllum* sp. nov. (Araucariaceae) para a Formação Crato, corroborando a hipótese que esse grupo foi mais diverso no passado nessa localidade. Além disso, questões ainda pendentes sobre a taxonomia de *Brachyphyllum obesum* da Formação Crato foram finalmente resolvidas, como a sua posição na família Araucariaceae. Por outro lado, o artigo cuja ênfase é a reavaliação do registro fóssil de *Brachyphyllum* na Bacia do Araripe, demonstra a complexidade e questões a serem ainda elucidadas futuramente.

Com relação às contribuições paleoecológicas, corroborando a hipótese de que as espécies apresentariam adaptações às condições paleoambientais estressantes devido à aridez e/ou salinidade, as novas espécies, juntamente com novos espécimes analisados apresentaram diversificadas estratégias adaptativas para ambas as formações Crato e Romualdo. Folhas reduzidas, cutícula espessa, estômatos afundados, hipoderme lignificada, traqueídes espessadas e presença de células mucilaginosas são as características xeromórficas mais evidentes, cuja função principal é minimizar ou evitar a perda de água ou mesmo o seu armazenamento para funcionamento em tempos de seca ou compensação de potencial osmótico em condições salinas.

As evidências de interação de *Brachyphyllum* sp. nov. com um peronosporomiceto revela que, como um dos principais componentes florísticos da Bacia do Araripe, assumia diversificados papéis funcionais dentro daquele paleoecossistema. Além disso, acende para um campo ainda obscuro da paleontologia da Bacia do Araripe, cuja expansão requer análises mais cuidadosas dos espécimes estudados.

Em suma, os resultados obtidos, constituem contribuições inéditas e servirão de substrato para pesquisas futuras a fim de elucidar os demais aspectos obscuros relativos às coníferas do Eocretáceo do Brasil e sua evolução. Certamente, este é um campo científico que continua convidativo e receptivo a contribuições futuras.

## REFERÊNCIAS

- ALROY, J. **Online paleogeographic map generator**. [S. l.], [s. n.]. Disponível em: <http://paleodb.org/?a=mapForm>. Acesso em: 16 jun. 2016.
- ALVIN, K. L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, n. 1, p. 71-98, 1982.
- ALVIN, K. L.; FRASER, C. J.; SPICER, R. A. Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. **Palaeontology**, v. 24, p. 759-778, 1981.
- ARAI, M. Paleogeografia do Atlântico Sul no Aptiano: um novo modelo a partir de dados micropaleontológicos recentes. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 17, p. 331-351, 2009.
- ARAI, M. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do Nordeste do Brasil. **Geociências**, v. 25 n. 1, p. 7-15, 2006.
- ASH, S. An Upper Triassic upland flora from north-central New Mexico, U.S.A. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 105, p. 183-199, 1999.
- ASH, S. R. Two new late Triassic plants from the Petrified Forest of Arizona. **Journal of Paleontology**, v. 47, n. 1, p. 46-53, 1973.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 22, p. 289-300, 1992.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.
- AXSMITH, B. J. The vegetative structure of a Lower Cretaceous conifer from Arkansas: further implications for morphospecies concepts in the Cheirolepidiaceae. **Cretaceous Research**, v. 27, p. 309-317, 2006.
- AXSMITH, B. J.; ESCAPA, I. H.; HUBER, P. An araucarian conifer bract-scale complex from the Lower Jurassic of Massachusetts: Implications for estimating phylogenetic and stratigraphic congruence in the Araucariaceae. **Palaeontol. Electronica**, v. 11, n. 3, p. 9-13, 2008.
- BAKER, R. T.; SMITH, H. G. **A Research on the Pines of Australia**. Sydney: SW Govt. Printer, 1910.
- BAKKER M. E.; GERRITSEN A. F.; VAN DER SCHAAF J. P. Development of oil and mucilage cells in *Cinnamomum burmanni*. An ultrastructural study. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 40, p. 339-356, 1991.
- BAKKER, M. E.; GERRITSEN, A. F. (1992). The development of mucilage cells in *Hibiscus schizopetalus*. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 41, p. 31-42, 1992.

- BAKKER, M. E.; GERRITSEN, A. F. A suberized layer in the cell wall of the mucilage cells of *Cinnamomum*. **Annals of Botany**, v. 63, p. 441-448, 1989.
- BAMBER, R. K.; SUMMERVILLE, R.; GREGORY, J. Unusual cells in the mesophyll zone of the leaves of *Araucaria*. **Australian Journal of Botany**, v. 26, n. 2, p. 177-187, 1978.
- BANCROFT, N. II. On some Indian Jurassic Gymnosperms. **Transactions of the Linnean Society of London**, v. 8, n. 2, p. 69-86, 1913.
- BARALE, G.; APPERT, O. Gymnospermes s.l. du Jurassique supérieur du massif Manamana, Sud-Ouest de Madagascar: une nouvelle paléoflore gondwanienne. **Swiss Journal of Geosciences**, v. 100, p. 199-214, 2007.
- BARALE, G.; BARBACKA, M.; PHILIPPE, M. Early Cretaceous flora of Hungary and its palaeoecological significance. **Acta Palaeobotanica**, v. 42, p. 13-27, 2002.
- BARRAL, A.; GOMEZ, B.; ZORRILLA, J. M.; SERRANO, J. M.; YANS, J.; CAZEDEBAT, M.; DAVIERE-GOMEZ, V.; EWIN, T. AM.; LÉCUYER, C. Local-scale analysis of plant community from the Early Cretaceous riparian ecosystem of Hautrage, Belgium. **Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology**, v. 443, p. 107-122, 2016.
- BATISTA, M. E. P.; SALES, A. M. F.; PINHEIRO, A. P.; BARROS, O. A. Tafonomia de moluscos do Sítio Barreiros, município de Moreilândia, PE, Bacia do Araripe. **Estudos Geológicos**, v. 25, n. 2, p. 53-60, 2015.
- BATISTA, M. E. P.; SILVA, D. C.; SALES, M. A. F.; SÁ, A. A.; SARAIVA, A. A.; LOIOLA, M. I. B. New data on the stem and leaf anatomy of two conifers from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil, and their taxonomic and paleoecological implications. **PloS One**, v. 12, n. 3, p. 1-18, 2017.
- BATTEN, D. J. Spores and pollen from the Crato Formation: biostratigraphic and palaeoenvironmental implications. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Eds). **The Crato fossil beds of Brazil: window into an ancient world**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007, p. 566-573.
- BERENDSE, F.; SCHEFFER, M. The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's 'abominable mystery'. **Ecology Letters**, v. 12, p. 1-8, 2009.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; BARRETO, A. M. F.; RICARDI B. F.; MOHR, B.; FERNANDES, M. C. C. O Estado d'arte da Taoflora do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur, 2002, Rio Claro. **Anais**, Rio Claro: UNESP, 2002. p. 61-65.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B.; DINO, R.; GUERRA-SOMMER, M.; GARCIA, M. J.; SUCERQUIA, P. R. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO I. C.; CASSAB, R. C. T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; DE CARVALHO,

M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA M. E. Q. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007, p. 203-242.

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

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; SUCERQUIA, P. A.; MOHR, B.; DINO, R.; ANTONIOLI, L.; GARCIA, M. J. Indicadores paleoclimáticos na paleoflora do Crato, final do Aptiano do Gondwana Norocidental. In: CARVALHO, I. S.; GARCIA, M. J.; LANA, C. C.; STROHSCHOEN JR. O. (Eds). **Paleontologia: Cenários de Vida - Paleoclimas**. Rio de Janeiro: Interciência, 2014, p. 99-118.

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

BIFFIN, E.; HILL, R. S.; LOWE, A. J. Did Kauri (Agathis: Araucariaceae) really survive the Oligocene drowning of New Zealand? **Systematic Biological**, v. 59, p. 594-602, 2010.

BIFFIN, E.; BRODRIBB, T. J.; HILL, R. S.; THOMAS, P.; LOWE, A. J. Leaf evolution in Southern Hemisphere conifers tracks the angiosperm ecological radiation. **Proceedings of the Royal Society Biological Sciences** v. 279, p. 341-348, 2012.

BIGA, M. L. B. Riesaminazione delle specie del genere *Albugo* in base alla morfologia dei conidi. **Sydowia**, v. 9, p. 339-358, 1955.

BIGWOOD, A. J.; HILL, R. S. Tertiary araucarian macrofossils from Tasmania. **Australian Journal of Botany**, v. 33, n. 6, p. 645-656, 1985.

BOANARES, D.; FERREIRA, B. G.; KOZOVITS, A. R.; SOUSA, H. C.; ISAIAS, R. M. S.; FRANÇA, M. G. C. Pectin and cellulose cell wall composition enables different strategies to leaf water uptake in plants from tropical fog ountain. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 122, p. 57-64, 2018.

BOSE, M. N.; BANERJI, J. Fossil floras of Kachchh. I. Mesozoic megafossils. **Palaeobotanist**, v. 33, p. 1-189, 1984.

BOUCHE, P. S.; LARTER, M.; DOMEK, J. C.; BURLETT, R.; GASSON, P.; JANSEN, S.; DELZON, S. A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, p. 4419-4431, 2014.

BRAZ, F. F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B.; WAPPLER, T. In: CARVALHO, I. S.; SRIVASTAVA N. K.; STROCHSCHOEN, O. J.; LANA, C. C. (Eds). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Interciência, 2011, p. 209-219.

- BREDENKAMP C. L.; VAN WYK, A. E. Structure of mucilaginous epidermal cell walls in *Passerina* (Thymelaeaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 129, p. 223-238, 1999.
- BURROWS, G. E.; BULLOCK, S. Leaf anatomy of Wollemi pine (*Wollemia nobilis*, CANTRILL, D. J. Araucarian foliage from the Lower Cretaceous of southern Victoria, Australia. **International Journal of Plant Sciences**, v. 153, n. 4, p. 622-645, 1992.
- CAO, Z. Early Cretaceous floras in circum-Pacific region of China. **Cretaceous Research**, v. 15, p. 317-332, 1994.
- CARLQUIST, S. J. **Ecological strategies of xylem evolution**. EUA: University of California Press, 1975.
- CARVALHO, I. S.; VIANA, M. S. S.; Lima Filho, M. F. Os icnofósseis de dinossauros da bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará-Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 67, p. 433-442, 1995.
- CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; DE CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA M. E. Q. (Eds). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 203-242.
- CHOI, D.; PRIEST, M. J. A key to the genus *Albugo*. **Mycotaxon**, v. 53, p. 261-272, 1995.
- CHUMAKOV, N. M.; ZHARKOV, M. A.; HERMAN, A. B.; DOLUDENKO, M. P.; KALANDADZE, N. N.; LEBEDEV, E. L.; PONOMARENKO, A. G.; RAUTIAN, A. S. Climatic belts of the mid-Cretaceous time. **Stratigraphy and Geological Correlation**, v. 3, p. 241-260, 1995.
- CLARKE A. E.; ANDERSON, R. L.; STONE, B. A. Form and function of arabinogalactans and arabinogalactan-proteins. **Phytochemistry**, v. 18, p. 521-540, 1979.
- CLIFFORD, H. T.; DETTMANN, M. E.; HOCKNULL, S. A. Numerical analysis of the inter-relationships of some extinct and extant taxa of Araucariaceae. **Memoirs of the Queensland Museum Nature**, v. 59, p. 27-38, 2015.
- COFFEY, M. D. Ultrastructural features of the haustorial apparatus of the white blister rust *Albugo candida*. **Canadian Journal of Botany**, v. 53, p. 1285-1299, 1975.
- COHEN, K. M.; FINNEY, S. C.; GIBBARD, P. L.; FAN, J.-X. The ICS International Chronostratigraphic Chart. **Episodes**, v. 36, p. 199-204, 2013.
- COLLATZ, G. J.; BALL, J. T.; GRIVET, C.; BERRY, J. A. Physiological and environmental regulation of stomatal conditence, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 54, p. 107-136, 1991.
- COMBES, R. **La forme des végétaux el lemilieu**. Paris: Librairie Armand Colin, 1946.
- CONCEICÃO, D. M.; ANDRADE, L. S.; CISNEROS, J. C.; IANNUZZI, R.; PEREIRA, A. A.; MACHADO, F. C. New petrified forest in Maranhão, Permian (Cisuralian) of the

Parnaíba Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 70, p. 308-323, 2016.

COOKSON, I.; DUGAN, S. L. Tertiary Araucariaceae from south-eastern Australia, with notes on living species. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 4, n. 4, p. 415-449, 1951.

CRISP, M. D.; COOK, L. G. Cenozoic extinctions account for the low diversity of extant gymnosperms compared with angiosperms. **New Phytol**, v. 192, p. 997-1009, 2011.

CRONQUIST, A.; TAKHTAJAN, A.; ZIMMERMANN, W. On the higher taxa of Embryobionta. **Taxon**, v. 15, p. 129-134, 1966.

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

DEL FUEYO, G. M.; ARCHANGELSKY, A. *Araucaria grandifolia* Feruglio from the Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research**, v. 23, n. 2, p. 265-277, 2002.

DETTMANN, M. E.; CLIFFORD, H. T. Biogeography of Araucariaceae. In: DARGAVEL, J (Ed). **Australia and New Zealand forest histories: Araucarian forests**. Kingston: Australian Forest History Society, 2005, p. 1-9.

DICK, M. W. Sexual reproduction in the *Peronosporomycetes* (chromistan fungi). **Canadian Journal of Botany**, v. 73, p. 712-724, 1995.

DICK, M. W. *The Mycota* vol VII, Part A. In: MCLAUGHLIN, D. J.; MCLAUGHLIN, E. G.; LEMKE, P. A. (Eds). **Systematics and Evolution**. Berlin: Springer-Verlag, 2001. p. 39-72.

DODD, J. R.; STANTON J. R. J. **Paleoecology: Concepts and Applications**. New York: John Wiley & Sons, 1990.

DOLUDENKO, M. P. *Frenelopsis* (Coniferales) genus and the first findings of its generic types in the Cretaceous deposits of the USSR. **Palaeont. J**, v. 3, p. 107-121, 1978.

DU, B. X.; SUN, B. N.; FERGUSON, D. K.; YAN, D. F.; DONG, C.; JIN, P. H. Two *Brachyphyllum* species from the Lower Cretaceous of Jiuquan Basin, Gansu Province, NW China and their affinities and palaeoenvironmental implications. **Cretaceous Research**, v. 41, p. 242-255, 2013.

DU, B.; ZHANG, M.; DAI, S.; SUN, B. Discovery of *Pseudofrenelopsis* from the Lower Cretaceous of Liupanshan Basin and its paleoclimatic significance. **Cretaceous Research**, v. 48, p. 193-204, 2014.

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

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

DUTRA, T. L.; STRANZ, A. História das Araucariaceae: a contribuição dos fósseis para o entendimento das adaptações modernas da família no Hemisfério Sul, com vistas a seu manejo e conservação. In: RONCHI, L. H.; Coelho, O. G. W. (Eds). **Tecnologia, diagnóstico e planejamento ambiental**. São Leopoldo: UNISINOS, 2003, p. 293-351.

ENRIGHT, N. J.; HILL, R. S.; VEBLEN, T. T. The southern conifers—an introduction. In: ENRIGHT, N. J.; HILL, R. S. (Eds). **Ecology of the southern conifers**. Austrália: Melbourne University Press, 1995, p. 1-9.

ESAU, K. **Plant anatomy**. New York: John Wiley & Sons, 1965.

ESCAPA, I. H.; CATALANO, S. A. Phylogenetic analysis of Araucariaceae: integrating molecules, morphology, and fossils. **International Journal of Plant Sciences**, v. 174, n. 8, p. 1153-1170, 2013.

FAHN, A. **Secretory tissues in plants**, London: Academic Press, 1979.

FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **Taney Review**, v. 14, p. 16-257, 1987.

FAHN, A.; CUTLER D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1992

FALCON-LANG, H. J.; RYGEL, M.; CALDER, J. H.; GIBLING, M. R. An early Pennsylvanian waterhole deposit and its fossil biota in a dryland alluvial plain setting, Joggins, Nova Scotia. **Journal of the Geological Society**, v. 161, p. 209-222, 2004.

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

FARJON, A. **World Checklist and Bibliography of Conifers**. Kew: The Royal Botanic Gardens, 2010.

FARJON, A.; FILER, D. **An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status**. EUA: Brill, 2013.

FERGUSON, D. K. The origin of leaf-assemblages – New light on an old problem. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 46, p. 117-188, 1985.

FILHO, E. B. D. S.; ADAMI-RODRIGUES, K.; LIMA, F. J. D.; BANTIM, R. A. M.; WAPPLER, T.; SARAIVA, A. A. F. Evidence of plant-insect interaction in the Early Cretaceous Flora from the Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Historical Biology**, p. 1-12, 2017.

FITZPATRICK, H. M. **The Lower Fungi-Phycomycetes**. New York: McGraw-Hill, 1930.

FREIRE, T. C.; SILVA, J. H.; SOUSA-FILHO, F. E.; ABAGARO, B. T.; VIANA, B. C.; SARAIVA, G. D.; BATISTA, T. A.; BARROS, O. A.; SARAIVA, A. A. Vibrational

spectroscopy and X-ray diffraction applied to the study of Cretaceous fish fossils from Araripe Basin, Northeast of Brazil. *J. Raman Spectrosc*, v. 45, p. 1225-1229, 2014.

GASTALDO, R. A.; FERGUSON, D. K.; WALTER, H.; RABOLD, J. M. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in tertiary alluvial channel-fills. *Review of palaeobotany and palynology*, v. 91, p. 1-21, 1996.

GÄUMANN, E. *Die Pilze*. Switzerland: Verlag Birkhäuser, 1949.

GERARDS, T.; DAMBLON, F.; WAUTHOZ, B.; GERRIENNE, P. Comparison of cross-field pitting in fresh, dried and charcoaled softwoods. *IAWA Journal*, v. 28, p. 49-60, 2007.

GHANEM, M. E.; HAN, R. M., CLASSEN, B., QUETIN-LECLERQ, J.; MAHY, G.; RUAN, C. J.; QIN, P.; PÉREZ-ALFOCEA, L., S. Mucilage and polysaccharides in the halophyte plant species *Kosteletzkya virginica*: localization and composition in relation to salt stress. *Journal of Plant Physiology*, v. 167, n. 5, p. 382-392, 2010.

GILMORE, S.; HILL, K. D. Relationships of the Wollemi Pine (*Wollemia nobilis*) and a molecular phylogeny of the Araucariaceae. *Telopea*, v. 7, p. 275-291, 1997.

GIVULESCU, R.; BUCUR, I. I. Un *Brachyphyllum expansum* (Sternberg) Seward à structure conservée dans la flore du Jurassique moyen de la Roumanie. *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, v. 28, p. 12-19, 1985.

GOODWIN, S. M.; JENKS, M. A. Plant cuticle function as a barrier to water loss. In: JENKS, M. A.; HASEGAWA, P.M. (Eds). *Plant abiotic stress*. EUA: Blackwell Publishing, 2005, p. 14-36.

GOULD, R. E. *Fossil flora of the Walloon Coal Measures: a survey*. Proceedings, 1974.

GOULD, R. E. The succession of Australian pre-Tertiary megafossil floras. *The Botanical Review*, v. 41, n. 4, p. 453-483, 1975.

GRIFFITH, M. M. *A study of the shoot apex and leaf histogenesis in certain species of Araucaria*. 1950. 99 f. University of California, Berkeley, 1950.

GRIGORE, M. N.; IVANESCU, L.; TOMA, C. *Halophytes: An Integrative Anatomical Study*. New York: Springer International Publishing, 2014.

GRISSINO-MAYER, H. A Familiar Ring: An Introduction to Tree-Ring Dating. *Newsletter of the Violin Society of America*, p. 3-7, 1999.

HARRIS, T. M. *The Yorkshire Jurassic flora V, Coniferales*. London: Trustees of the British Museum, 1979.

HAWORTH, M.; HESSELBO, S. P.; MCELWAIN, J. C.; ROBINSON, S. A.; BRUNT, J. W. Mid-Cretaceous pCO<sub>2</sub> based on stomata of the extinct conifer *Pseudofrenelopsis* (Cheirolepidiaceae). *Geology*, v. 33, p. 749-752, 2005.

HEER, O. *Contributions à la flore fossile du Portugal*. Lisbon: l'Académie royale des sciences, 1881.



HEIMHOFER, U.; HESSELBO, S. P.; PANCOST, R. D.; MARTILL, D. M.; HOCHULI, P. A.; GUZZO, J. V. P. Evidence for photic-zone euxinia in the Early Albian Santana Formation (Araripe Basin, NE Brazil). **Terra Nova**, v. 20, p. 347-355, 2008.

HEIMHOFER, U.; HOCHULI, P. A. Early Cretaceous angiosperm pollen from a low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 161, n. 3, p. 105-126, 2010.

HELLER, A.; THINES, M. Evidence for the importance of enzymatic digestion of epidermal walls during subepidermal sporulation and pustule opening in white blister rusts (Albuginaceae). **Mycology Research**, v. 113, p. 657-667, 2009.

HENDRY, J. P. Calcite cementation during bacterial manganese, iron and sulphate reduction in Jurassic shallow marine carbonate. **Sedimentology**, v. 40, p. 87-106, 1993.

HILL, C. R.; YANG, X. J.; ZHOU, Z.; DOYLE, J. C. Exceptionally preserved conifer twigs of *Pseudofrenelopsis* from the marine Lower Cretaceous of Yorkshire, England. **Acta Paleontologica Sinica**, v. 51, p. 395-410, 2012.

HILL, R. S. *Araucaria* (Araucariaceae) species from Australian Tertiary sediments—a micromorphological study. **Australian systematic botany**, v. 3, n. 2, p. 203-220, 1990.

HILL, R. S. Conifer origin, evolution and diversification in the Southern Hemisphere. **Ecology of the southern conifers**, 1995.

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

HOLDEN, R. On the Cuticles of Some Indian Conifers. **Botanical Gazette**, v. 60, p. 215-227, 1915.

HOLLICK, A.; JEFFREY, E. C. Affinities of certain Cretaceous plant remains commonly referred to the genera *Dammara* and *Brachyphyllum*. **The American Naturalist**, v. 40, p. 189-215, 1906.

HUDSPETH, D. S. S.; STENGER, D.; HUDSPETH, M. E. S. A COX2 phylogenetic hypothesis of the downy mildews and white rusts. **Fungal Diversity**, v. 13, p. 47-57, 2003.

IANNUZZI, R.; VIEIRA, C. E. L. **Paleobotânica**. Porto Alegre: Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2005.

IAWA COMMITTEE. IAWA list of microscopic features for softwood identification. **IAWA Journal**, v. 25, p. 1-70, 2004.

JONES, W. G.; HILL, K. D.; ALLEN, J. M. *Wollemia nobilis*, a new living Australian genus and species in the Araucariaceae. **Telopea**, v. 6, p. 173-176, 1995.

JORDAN, G. J.; WESTON, P. H.; CARPENTER, R. J.; DILLON, R. A.; BRODRIBB, T. J. The evolutionary relations of sunken, covered, and encrypted stomata to dry habitats in Proteaceae. **American Journal of Botany**, v. 95, p. 521-530, 2008.

KARAKITSIOS, V.; KVAČEK, Z.; MANTZOUKA, D. The first plant megafossil in the Early Jurassic of Greece: *Brachyphyllum* (Coniferales) from the Lower Posidonia Beds (Toarcian) in the Ionian zone (NW Greece) and its palaeogeographic implications. **Neues Jahrbuch Geol Paleontologie**, v. 278, n. 1, p. 79-94, 2015.

KELLNER, A. W. A. Remarks on Brazilian dinosaurs. **Memoirs of the Queensland Museum, Brisbane**, v. 39, n. 3p. 611-626, 1996.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. D. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. **Science**, v. 297, p. 389-392, 2002.

KENDALL, M. W. On *Brachyphyllum expansum* (Sternberg) Seward, and its cone. **Journal of Natural History**, v. 2, p. 308-320, 1949.

KENDALL, M. W. On five species of *Brachyphyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Wiltshire. **Journal of Natural History**, v. 14, p. 225-251, 1947.

KERP, H. The Study of Fossil Gymnosperms by Means of Cuticular Analysis. **Palaios**, v. 5, p. 548-569, 1990.

KERSHAW, P.; WAGSTAFF, B. The southern conifer family Araucariaceae: history, status, and value for paleoenvironmental reconstruction. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 397-414.

KIM, J. H.; SEO, J. H.; NAM, G. S. Pseudofrenelopsis cf. parceramosa and its reproductive organs from the Lower Cretaceous Youngdong Group of Korea. **Earth Sciences & Geography**, v. 16, p. 399-407, 2012.

KOZLOWSKI, T. T. **Growth and Development of Trees. Volume II: Cambial Growth, Root Growth and Reproductive Growth**. New York: Academic Press, 1971.

KRASSILOV, V. A. Climatic changes in Eastern Asia as indicated by fossil floras. II. Late Cretaceous and Danian. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 17, n. 2, p. 157-172, 1975.

KUNZMANN, L. Araucariaceae (Pinopsida): aspects in palaeobiogeography and palaeobiodiversity in the Mesozoic. **Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology**, v. 246, n. 4, p. 257-277, 2007.

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

KUNZMANN, L.; MOHR, B. A.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; WILDE, V. Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. **Fossil Record**, v. 9, n. 2, p. 213-225, 2006.

KVAČEK, J., BARRÓN, E., HEŘMANOVÁ, Z., MENDES, M. M., KARCH, J., ŽEMLIČKA, J., & DUDÁK, J. Araucarian conifer from late Albian amber of northern Spain. **Papers in Palaeontology**, v. 4, n. 4, p. 643-656, 2018.

KVAČEK, J. The conifer *Brachyphyllum squammosum* from the Bohemian Cenomanian. **Acta Palaeobotanica**, v. 47, p. 25-35, 2007.

LANDON, J. Interpreting Modern and Paleo-Environments by Analysis of Water-Stress in Xylem: Examples from Nebraska and Arkansas. **Transactions of the Nebraska Academy of Sciences**, v. 16, p. 51-61, 1988.

LANDRUM, J. V. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non-xylyary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. **Journal of Plant Research**, v. 119, p. 497-504, 2006.

LANGENHEIM, J. H. **Plant resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany**. USA: Timber Press, 2003.

LESLIE, A. B.; BEAULIEU, J. M.; RAI, H. S.; CRANE, P. R.; DONOGHUE, M. J.; MATHEWS, S. (2012). Hemisphere-scale differences in conifer evolutionary dynamics. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, v. 109, p. 16217-16221, 2012.

LEWIS, M. C. The physiological significance of variation in leaf structure. **Science progress**, v. 60, p. 25-51, 1972.

LIMA, F. J. D. **Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da formação Romualdo, cretáceo inferior da Bacia do Araripe**. 2013. 75 f. Dissertação (Mestre em Geociências) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2013.

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

LIMA, M. R. **Palinologia da Formação Santana (Cretaceo do Nordeste do Brasil)**. 1978. 397 f. Tese (Doutorado em Geociências), Universidade de Sao Paulo, São Paulo, 1978.

LORCH, J. Some Jurassic conifers from Israel. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 61, p. 177-188, 1968.

LYELL, C. **Principles of Geology; or, The Modern Change of the Earth and its Inhabitants**. London: John Murray, 1850.

MAISEY, J. G. Fossil plants. In: Maisey, J. G. (Eds). **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**. Neptune City: Tfh Publications Incorporated, 1991, p. 414-419.

MAISEY, J. G. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. **Environmental Biology of Fishes**, v. 40, p. 1-22, 1994.

MÄKINEN, Y.; HEITARJÄRVI, L. On Finnish micromycetes. 5. *Albugo candida* in Finland, with special reference to the variation in the size of the conidia. **Annales Botanici Fennici**, v. 2, p. 33-46, 1965.

MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Palaeontology**, v. 31, p. 1-18, 1988.

MARTILL, D. M. The significance of the Santana Biota. In: Atas, I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do nordeste, 1990, Crato. **Anais**, Crato: Universidade Regional do Cariri, 1990. p. 241-252.

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

MARTILL, D. M.; LOVERIDGE, R. F.; ANDRADE, D.; GOMES, J. A. F.; CARDOSO, A. H. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: the Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. **Palaeontology**, v. 48, n. 6, p. 1399-1408, 2005.

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

MARTINE, A. M. **Reconstituições de cenários paleoambientais cretácicos: Membro Crato (Formação Santana, Bacia do Araripe) e Formação Adamantina (Bacia Bauru)**. 2013. 131 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, 2013.

MASTROBERTI, A. A., MARIATH, J. E. A. Leaf anatomy of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, n. 3, p. 343-353, 2003a.

MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A. Compartmented cells in the mesophyll of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Australian journal of botany**, v. 51, n. 3, p. 267-274, 2003b.

MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A. Development of mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Protoplasma**, v. 232, n. 3-4, p. 233-245, 2008a.

MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. D. A. Immunocytochemistry of the mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 31, n. 1, p. 1-13, 2008b.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction**. (2 ed). Oxford: Clarendon Press, 1983.

MEYBERG, M. Cytochemistry and ultrastructure of the mucilage secreting trichomes of *Nymphoides peltata* (Menyanthaceae). **Annals of Botany**, v. 62, p. 537-547, 1988.

MEYEN, S. V. **Fundamentals of Paleobotany**. New York: Chapman and Hall, 1987.

MILL, R. R.; RUHSAM, M.; THOMAS, P. I.; GARDNER, M. F.; HOLLINGSWORTH, P. M. *Araucaria goroensis* (Araucariaceae), a new monkey puzzle from New Caledonia, and nomenclatural notes on *Araucaria muelleri*. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 74, n. 2, p. 123-139, 2017.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; LOVERIDGE, R. F. 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: Cambridge University, 2007, p. 537-565.

MOHR, B. A.; FRIIS, E. M. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. **International Journal of Plant Sciences**, v. 161, n. 6, p. 155-167, 2000.

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

MONTEIRO, S. M.; FERREIRA, A. G.; FLORES, F. E. V. Anatomia da plântula de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. (Nota prévia). In: XXI Congresso Nacional de Botânica, 1977, Curitiba. **Anais**, Curitiba: UFRGS, 1977, p. 393-399.

MORTIMER, R. J. G.; COLEMAN, M. L.; RAE, J. E. Effect of bacteria on the elemental composition of early diagenetic siderite; implications for palaeoenvironmental interpretations. **Sedimentology**, v. 44, p. 759-765, 1997.

MOURA, G. J. B.; BARRETO, A. M. F. Aspectos tafonômicos da anurofauna da formação crato, eocretáceo da bacia do ararape, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 16, n. 1, p. 3-15, 2006.

MOURA, G. J. B.; BARRETO, A.; BÁEZ, A. M. **A Biota da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Ararape, Nordeste do Brasil**. Olinda: Editora Livro Rápido, 2006.

MUSSA, D.; BABINSKI, M.; DINO, R.; ARAI, M. A presença do gênero *Pseudofrenelopsis* Nathorst na bacia mesozóica Lima Campos, Estado do Ceará, Brasil. In: 12º Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1991, São Paulo. **Boletim de Resumos**, São Paulo: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1991, p. 115.

NATHORST, A. G. Pflanzenreste aus dem Neokom von Tlaxiaco. In: FELIX, J.; LENK, H. (Eds). **Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexico, Teil**. Vol. 2. Leipzig: Schweizerbart, 1893, p. 51-54.

NEUMANN, V. H. L. **Estratigrafía, sedimentología, geoquímica y diagénesis de los sistemas lacustres aptiense-albienses de la Cuenca de Ararape (Noreste de Brasil)**. 1999. 244 f. (PhD em Geociências), Universitat de Barcelona, Thesis, 1999.

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

NG, F. S. P. Age of trees in tropical rainforests estimated by timing of wood decay. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 25, p. 437-441, 2013.

OHANA, T.; KIMURA, T. Permineralized *Brachyphyllum* leafy branches from the Upper Yezo Group (Coniacian-Santonian), Hokkaido, Japan. **Bulletin of the National Science Museum**, v. 19, n. 2, p. 41-64, 1993.

OHSAWA, T.; NISHIDA, H.; NISHIDA, M. *Yezonia*, a new section of Araucaria (Araucariaceae) based on permineralized vegetative and reproductive organs of *A. vulgaris* comb. nov. from the upper cretaceous of Hokkaido, Japan. *Journal of Plant Research*, v. 108, n. 1, p. 25-39.

OLIVEIRA, N. C.; SILVA, J. H.; BARROS, O. C.; PINHEIRO, A. P.; SANTANA, W.; SARAIVA, A. A.; FERREIRA, O. P.; FREIRE, P. T.; PAULA, A. J. Large-field electron imaging and X ray elemental mapping unveil the morphology, structure, and fractal features of a Cretaceous fossil at the centimeter scale. **Analytical Chemistry**, v. 87, p. 10088-10095, 2015.

PASSALIA, M. G. 2009. Cretaceous pCO<sub>2</sub> estimation from stomatal frequency analysis of gymnosperm leaves of Patagonia, Argentina. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 273, p. 17-24, 2009.

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

PASSALIA, M. G. Cretaceous pCO<sub>2</sub> estimation from stomatal frequency analysis of gymnosperm leaves of Patagonia, Argentina. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 273, p. 17-24, 2009.

PETTIJOHN, F. J. **Sedimentary rocks**. New York: Harper and Row, 1975.

PHILIPPE, M.; BAMFORD, M. K. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 148, 184-207, 2008.

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

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

POOLE, I.; CANTRILL, D. Fossil woods from Williams Point beds, Livingston Island, Antarctica: a late Cretaceous southern high latitude flora. **Palaeontology**, v. 44, p. 1081-1112, 2001.

PRADO, L. A. C.; PEREIRA, P. A.; SALES, A. M. F.; BARETO, A. M. F. Taphonomic and paleoenvironmental considerations for the concentrations of macroinvertebrate fossils in the Romualdo Member, Santana Formation, Late Aptian–Early Albian, Araripe Basin, Araripina, NE, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 62, p. 218-228, 2015.

RAAB, M.; HOROWITZ, A.; CONWAY, B. H. *Brachyphyllum lorchii* sp. nov. from the Upper Jurassic of Israel. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 46, p. 227-234, 1986.

RAAFAT, A.; HABIB, S. A.; EL-SHAMI, I. Z.; EL-ANTABLY, H. M. The effect of salinity on the anatomical features of tomato plants. **Ann Agric Sci**, v. 36, p. 307-321, 1991.

RAUBESON, L. A.; GENSEL, P. G. Upper Cretaceous conifer leaf fossils from the Black Creek Formation with an assessment of affinities using principal components analysis. **Botanical Gazette**, v. 152, p. 380-391, 1991.

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

RIETHMULLER, A.; VOGLMAYR, H.; GOKER, M.; WEISS, M.; OBERWINKLER, F. Phylogenetic relationships of the downy mildews (Peronosporales) and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. **Mycologia**, v. 94, p. 834-849, 2002.

ROTONDI, A.; ROSSI, F.; ASUNIS, C. Cesaraccio, C. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. **J. Mediterr. Ecol**, v. 4, p. 25-35, 2003.

RUNDEL, P. W.; STECKER, R. E. Morphological adaptations of tracheid structure to water stress gradients in the crown of *Sequoiadendron giganteum*. **Oecologia**, v. 27, n. 2, p. 135-139, 1977.

RUSSELL, D. A.; PAESLER, M. A. Environments of mid-Cretaceous Saharan dinosaurs. **Cretaceous Research**, v. 24, n. 5, p. 569-588, 2003.

SAIKI, K. A new cheirolepidiaceous conifer from the Lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, Japan. **Paleontological Research**, v. 3, p. 29-35, 1999.

SALES, A. M. F. **Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: significado estratigráfico e paleoambiental**. 2005. 155 f. Tese (Doutorado em Geociências) - São Paulo, Universidade de São Paulo, 2005.

SALTZMAN, B. **Dynamical paleoclimatology: generalized theory of global climate change**. Elsevier, 2001.

SAPORTA, G. *Paléontologie française: Plantes jurassiques*. Masson, 1884.

SCHEIHING, M. H.; PFEFFERKORN, H. W. The taphonomy of land plants in the Orinoco Delta: a model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 41, p. 205-240, 1984.

SCHOPF, J. M. Modes of fossil preservation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 20, p. 27-53, 1975.

SCOTESE, C. R. **Online PALEOMAP Project**. [S. l.], [s. n.]. Disponível em: <http://scotese.com>. Acesso em 20 dez. 2018.

SEWARD, A. C. **Catalogue of the Mesozoic Plants in the Department of Geology British Museum (Natural History): Gymnospermae**. London: Order of the Trustees, 1895.

SPERRY, J. S.; TYREE, M. T. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. **Plant, Cell & Environment**, v. 13, p. 427-236, 1990.

- SRINIVASAN, V. Conifers from the Puddledock locality (Potomac Group, Early Cretaceous) in eastern North America. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 89, p. 257-286, 1995.
- STEVENS, F. L. The compound oosphere of *Albugo bliti*. **Botanical Gazette**, v. 28, p. 225-245, 1899.
- STEWART, P. *Cupressus dupreziana*, threatened conifer of the Sahara. **Biological Conservation**, v. 2, n. 1, p. 10-12, 1969.
- STIDD, B. M.; COSENTINO, K. *Albugo*-Like Oogonia from the American Carboniferous. **Science**, v. 190, p. 1092-1093, 1975.
- STOCKEY, R. A. Mesozoic Araucariaceae: morphology and systematic relationships. **Journal of Plant Research**, v. 107, p. 493-502, 1994.
- STOCKEY, R. A. The Araucariaceae: an evolutionary perspective. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 37, p. 133-154, 1982.
- STOCKEY, R. A.; KO, H. Cuticle micromorphology of *Araucaria* de Jussieu. **Botanical Gazette**, v. 147, p. 508-548, 1986.
- SUCERQUIA, P. A. **Gimnospermas eocretáceas da Formação Crato, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. 2006. 108 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.
- SUCERQUIA, P. A. **Taxonomia, modos de preservação e fitogeografia de Coníferas aptianas da região Paleoequatorial da América do Sul**. 2013. 86 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.
- SUCERQUIA, P. A.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E.; MOHR, B. A. Phytogeographic, stratigraphic, and paleoclimatic significance of *Pseudofrenelopsis capillata* sp. nov. from the Lower Cretaceous Crato Formation, Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 222, p. 116-128, 2015.
- SUN, B.; DAI, J.; WANG, Y.; JIA, H.; YAN, D.; JIANG, Z. *Pseudofrenelopsis* fossils from Cretaceous gypsum beds in Guixi, Jiangxi Province, China and their geological significance. **Island Arc**, v. 20, p. 43-56, 2011.
- SYAMPUNGANI, S.; GELDENHUYS, C. J.; CHIRWA, P. W. Age and growth rate determination using growth rings of selected miombo woodland species in charcoal and slash and burn regrowth stands in Zambia. **Ecology and the Natural Environment**, v. 2, p. 167-174, 2010.
- TAYLOR, E. L.; TAYLOR, T. N.; KRINGS, M. **Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants**. Academic Press, 2009.
- TAYLOR, T. N.; KRINGS, M.; TAYLOR, E.L. **Fossil Fungi**. Academic Press, 2015.
- TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L. **The Biology and Evolution of Fossil Plants**. Prentice-Hall: Englewood Cliffs, 1993.



THÉVENARD, F.; GOMEZ, B.; DAVIERO-GOMEZ, V. Xeromorphic adaptations of some Mesozoic gymnosperms. A review with palaeoclimatological implications. **Comptes Rendus Palevol**, v. 4, n. 1, p. 67-77, 2005.

THINES, M. Evolutionary history and diversity of white blister rusts. **Polish Botanical Journal**, v. 55, p. 259-264, 2010.

THINES, M. Phylogeny and evolution of plant pathogenic oomycetes a global overview. **European Journal of Plant Pathology**, v. 138, p. 431-447, 2014.

THINES, M.; SPRING, O. A revision of *Albugo* (Chromista, Peronosporomycetes). **Mycotaxon**, v. 92, p. 443-458, 2005.

THINES, M.; VOGLMAYR, H. In: LAMOUR, K., KAMOUN, S. (Eds). **Oomycete genetics and genomics: Diversity, interactions and research tools**. Wiley. 2009, p. 7-92.

THIRUMALACHAR, M. J.; WHITEHEAD, M. D.; BOYLE, J. S. Gametogenesis and Oospore Formation in *Cystopus (Albugo) evolvuli*. **Botanical Gazette**, v. 110, p. 487-491, 1949.

THOMPSON, W. P. The Structure of the Stomata of Certain Cretaceous Conifers. **Botanical Gazette**, v. 54, p. 63-67, 1912.

TOMESCU, A. M. F. Development: Paleobotany at the High Table of Evo-Devo. **Curr. Biol.** v. 26, p. 505-508, 2016.

TRACHTENBERG, S.; FAHN, A. The mucilage cells of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. – development, ultrastructure, and mucilage secretion. **Botanical Gazette**, v. 142, p. 206-213, 1981.

TRACHTENBERG, S.; MAYER, A.M. Calcium oxalate crystals in *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. Development and relation to mucilage cells – a stereological analysis. **Protoplasma**, v. 109, p. 271-283, 1982.

TRAVERSO, N. E. *Brachyphyllum baqueroense* otra nueva conifera de la Formación Baquero, cretácico de Santa Cruz. **Ameghiniana**, v. 5, p. 374-378, 1968.

TRAVERSO, N. E. *Brachyphyllum baqueroense* otra nueva conifera de la Formación Baquero, cretácico de Santa Cruz. **Ameghiniana**, v. 5, n. 10, p. 374-378, 1968.

TRAVERSO, N. E. *Brachyphyllum tigrense*, nueva conífera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz. **Ameghiniana**, v. 4, p. 189-194, 1966.

TYREE, M. T.; DAVIS, S. D.; COCHARD, H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? **IAWA Journal**, v. 15, p. 335-360, 1994.

UPCHURCH, G. R.; CRANE, J. P. R.; DRINAN, A. N. **The megaflora from the Quantico locality (Upper Albian). Lower Cretaceous Potomac Group of Virginia.** Martinsville: Virginia Museum of Natural History, 1994.

UPCHURCH, G. R.; DOYLE, J. A. Paleocology of the conifers *Frenelopsis* and *Pseudofrenelopsis* (Cheirolepidiaceae) from the Cretaceous Potomac Group of Maryland and Virginia. In: ROMAS, R. C. (Ed). **Geobotany II.** New York: Plenum Press, 1981, p. 167-202.

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

VAN DER HAM, R. W. J. M.; VAN KONIJNENBURG-VAN C. J. H. A.; DORTANGS, R. W.; HERNGREEN, G. F. W.; VAN DER BURGH, J. *Brachyphyllum patens* (Miquel) comb. nov. (Cheirolepidiaceae?): remarkable conifer foliage from the Maastrichtian type area (Late Cretaceous, NE Belgium, SE Netherlands). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 127, p. 77-97, 2003.

VASILYIEVA, G. V. A contribution to the comparative anatomy of leaves of the species of *Araucaria* Juss. **Botanicheskii Zhurnal**, v. 54, p. 448-459, 1969.

VEILLON, J. M. Architecture of the New Caledonian species of *Araucaria*. **Tropical trees as living systems**, p. 233-245, 1978.

VIANA, M. S. S. Estratigrafia e paleontologia da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ**, v. 16, p. 110-111, 1993.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (Eds). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil.** DNPM/CPRM. 2002, p. 113-120.

VOGLMAYR, H.; RIETHMÜLLER, A. Phylogenetic relationships of *Albugo* species (white blister rusts) based on LSU rDNA sequence and oospore data. **Mycological Research**, v. 110, p. 75-85, 2006.

WARREN, L.V.; VAREJÃO, F. G.; QUAGLIO, F.; SIMÕES, M. G.; FURSICH, F. T.; POIRÉ, D. G.; CATTO, B.; ASSINE, M. L. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Facies**, v. 63, 2017.

WATERHOUSE, G. M. In: AINSWORTH, G. C.; SPARROW, F. K.; SUSSMAN, A. S. (Eds). **The Fungi – An Advanced Treatise.** New York: Academic Press, 1973, p. 165-183.

WATSON, J. Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the USA and England. **Palaeontology**, v. 20, p. 715-749, 1977.

WATSON, J. The Cheirolepidiaceae. In: BECK, C. B. (Ed). **Origin and evolution of gymnosperms.** New York: Columbia University Press. 1988, p. 382-447.

- WATSON, J.; FISHER, H. L.; HALL, N. A. A new species of *Brachyphyllum* from the English Wealden and its probable female cone. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 51, p. 169-187, 1987.
- WILLMER, C.; FRICKER, M. Stomata. In: BLACK, M., CHARLWOOD, B. (Eds). **Topics in Plant Functional Biology II** London: Chapman and Hall. 1996, p. 95-125.
- WILSON, G. W. Studies in North American Peronosporales I, the genus *Albugo*. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 34, p. 61-84, 1907.
- YABE, A.; KUBOTA, K. *Brachyphyllum obesum*, newly discovered thermophilic conifer branch from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group, Central Japan. **Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum**, v. 3, p. 23-29, 2004.
- YANG, X.-J. A male cone of *Pseudofrenelopsis dalatzensis* with in situ pollen grains from the Lower Cretaceous of northern China. **Géobios**, v. 41, p. 689-698, 2008.
- YANG, X.-J.; DENG, S. Discovery of *Pseudofrenelopsis gansuensis* from the Lower Cretaceous of Wangqing, Jilin Province, and its significance in correlation of Cretaceous red beds in China. **Acta Geologica Sinica**, v. 81, p. 905-910, 2007.
- YANG, X.-J.; GUIGNARD, F.; THÉVENARD, F.; WANG, Y.-D.; BARALE, W. Leaf cuticle ultrastructure of *Pseudofrenelopsis dalatzensis* (Chow et Tsao) Cao ex Zhou (Cheirolepidiaceae) from the Lower Cretaceous Dalazi Formation of Jilin, China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 153, p. 8-18, 2009.
- ZATOŃ, M.; MARYNOWSKI, L. Konzentrat-Lagerstätte-type carbonate concretions from the uppermost Bajocian (Middle Jurassic) of the Czêstochowa area, South-Central Poland. **Geological Quarterly**, v. 48, p. 339-350, 2004.
- ZHOU, Z. On some Cretaceous pseudofrenelopsids with a brief review of cheirolepidiaceous conifers in China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 84, p. 419-438, 1995.