

A DIVERSIDADE DE GNETALES DA FORMAÇÃO CRATO: PERSPECTIVAS A PARTIR DOS MACROFÓSSEIS

THE DIVERSITY OF GNETALES FROM THE CRATO FORMATION: PERSPECTIVES BASED ON MACROFOSSILS

Thiago Henrique Melo Silva ^{1*}, Flaviana Jorge de Lima ^{1,2}

¹ Universidade Federal de Pernambuco - UFPE, Programa de Pós-Graduação em Geociências – PPGEOC. Av. Arquitetura s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, 50.740-550, Brasil.

² Universidade Federal de Pernambuco - UFPE, Centro Acadêmico da Vitória – CAV. Rua Alto do Reservatório, s/n, Bela Vista, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, 55.608-680, Brasil. *Autor correspondente. E-mail: thiago.melosilva@ufpe.br

Recebido em 10/11/2025. Aprovado em 01/12/2025.

RESUMO

Desde a primeira publicação sobre plantas fósseis da Bacia do Araripe, realizada por Duarte em 1985, muitos fósseis foram descritos, e a paleoflora da região, especialmente da Formação Crato, Cretáceo Inferior, passou a ser considerada uma das mais importantes do mundo para o entendimento do declínio das gimnospermas e do início da radiação das angiospermas. Os elementos vegetais encontrados são, por vezes, fragmentados, mas chama a atenção o elevado número de táxons preservados em excelente estado, frequentemente completos e articulados, incluindo raízes, caules, folhas, esporângios ou estruturas florais conectadas, além da ocorrência de paleossolos associados a alguns espécimes. Fósseis de Gnetales são preservados em depósitos sedimentares ao redor do mundo, representando um grupo de antigas gimnospermas arbustivas com uma longa história evolutiva (pelo menos ~125 Ma) e ainda existente na atualidade. Na Formação Crato, esse grupo possui um registro particularmente expressivo, preenchendo lacunas importantes no entendimento de sua diversidade durante o Cretáceo. Esses fósseis corroboram que as Gnetales foram amplamente distribuídas e diversas no Gondwana. Compreender essa diversidade é fundamental também para explicar a redução de sua representatividade nos ecossistemas modernos. Apesar da sua relevância, novos táxons foram descritos apenas esporadicamente, e um intervalo de cerca de dez anos sem publicações específicas evidencia a falta de continuidade nos estudos sobre as Gnetales da Formação Crato. Neste trabalho, apresentamos uma revisão taxonômica abrangente e ricamente ilustrada de todos os táxons já propostos para a Formação Crato, acompanhada de uma síntese dos dados disponíveis. Nosso objetivo é estabelecer uma base sólida para pesquisas futuras e propor diretrizes que avancem a compreensão das Gnetales na Bacia do Araripe.



Palavras-chave: Cretáceo; bacia do Araripe; Gymnospermae; taxonomia.

ABSTRACT

Since the first publication on fossil plants from the Araripe Basin by Duarte in 1985, numerous fossils have been described, and the paleoflora of the region, particularly that of the Lower Cretaceous Crato Formation, has come to be regarded as one of the most significant worldwide for understanding the decline of gymnosperms and the early radiation of angiosperms. The plant remains recovered are often fragmentary, yet the remarkably high number of taxa preserved in exceptional condition is notable, with many specimens being complete and articulated, including roots, stems, leaves, sporangia or attached floral structures, as well as paleosols associated with some samples. Fossils of Gnetales are preserved in sedimentary deposits across the globe, representing a lineage of ancient shrubby gymnosperms with a long evolutionary history (at least ~125 Ma) that persists to the present days. In the Crato Formation, this group has an especially prominent fossil record, filling important gaps in our understanding of its diversity during the Cretaceous. These fossils support the notion that Gnetales were widely distributed and diverse throughout Gondwana. Understanding this diversity is also essential for explaining the marked reduction in their representation within modern ecosystems. Despite their significance, new taxa have been described only sporadically, and a gap of roughly ten years without dedicated publications highlights the lack of continuity in studies focusing on Gnetales from the Crato Formation. In this study, we provide a comprehensive and richly illustrated taxonomic revision of all taxa proposed from the Crato Formation, accompanied by a synthesis of available data. Our aim is to establish a robust foundation for future research and to propose guidelines that advance the understanding of Gnetales in the Araripe Basin.

Keywords: Cretaceous; Araripe basin; Gymnospermae; taxonomy.

1. INTRODUÇÃO

A paleoflora da Bacia do Araripe tem seus principais e mais abundantes registros preservados no Grupo Santana, especialmente nas formações Crato e Romualdo, datadas do Cretáceo Inferior (Lima et al., 2012). Composta por samambaias, gimnospermas e angiospermas, essa flora é amplamente dominada pelas gimnospermas, tanto no registro palinológico quanto no registro de macrofósseis (Lima et al., 2012; Saraiva et al., 2021).

Desde a década de 1980, esses fósseis vêm sendo estudados de forma contínua devido à sua preservação excepcional e à grande abundância. Isso faz com que essa paleoflora seja uma das poucas do norte do Gondwana que recebeu atenção sistemática e prolongada ao longo dos anos (Friis et al., 2011). A Formação Crato é a unidade com o maior número de descrições de macro e microfósseis vegetais da Bacia do Araripe, fato que pode ser atribuído à fácil visualização das partes vegetais preservadas, incluindo estruturas delicadas e até plantas completas, o que facilita sua localização em campo, coleta e identificação (Lima et al., 2012).

Essa formação foi depositada em um período de clima quente e árido, condição refletida na flora preservada, composta majoritariamente por plantas adaptadas a ambientes áridos e semiáridos. Além disso, incluem-se também plantas que habitavam áreas periodicamente inundadas, vegetação arbustiva e grandes árvores, como indica a diversidade de cones de coníferas encontrados na região (Mendes et al., 2024; Ribeiro et al., 2021; Kunzmann et al., 2023).

Nesse contexto, as Gnetales, gimnospermas que ainda possuem espécies viventes e que compartilham características semelhantes às angiospermas, são peças chave na

transição para o domínio das angiospermas. Atualmente são divididas em três famílias monogenéricas, Ephedraceae, Welwitschiaceae e Gnetaceae (Kubitzki, 1990; Crane, 1996). Trata-se de plantas lenhosas, dióicas, com folhas opostas ou verticiladas, simples e amplamente elípticas, lineares ou aciculadas, apresentando estruturas reprodutivas unissexuais organizadas em estróbilos compostos ou “inflorescências” e xilema secundário com vasos apresentando placas de perfuração (Kubitzki, 1990). Essas três famílias de gnetófitas são completamente distintas entre si, compartilhando apenas alguns traços, como a disposição das estruturas reprodutivas, a presença de envoltório ao redor do óvulo e das anteras, a projeção micropilar e a presença de vasos no xilema (Crane, 1996; Doyle, 1996; Yang, 2010).

Fósseis de Gnetales são encontrados em depósitos sedimentares de várias partes do mundo, representando um grupo de antigas gimnospermas arbustivas com uma longa história evolutiva (Friis et al., 2011) e representam um grupo característico na paleoflora da Bacia do Araripe, sendo a maior parte dos registros de natureza palinológica, com cerca de 66 táxons descritos. Esses constituem um dos componentes mais típicos da palinoflora da Formação Crato, apresentando alta diversidade e frequência de espécies, e atuando como importantes indicadores das adaptações e da evolução das plantas durante o Cretáceo (Hofmann et al., 2022). No registro macrofóssil, observa-se um cenário distinto, com poucas espécies descritas em comparação a outros vegetais fósseis dessa localidade, e isso pode estar relacionado à quantidade de fósseis coletados e ao impacto de comércio ilegal de fósseis (Cisneros et al., 2022).

O estudo das Gnetales fósseis é importante não apenas para compreender a evolução e diversificação das plantas, mas também porque esses táxons constituem excelentes indicadores paleoambientais e paleoclimáticos. Diante disso, este trabalho tem como objetivo realizar um levantamento dos macrofósseis desse grupo na Formação Crato, buscando compreender sua diversidade e estabelecer novas perspectivas para futuras pesquisas. Reconhecer e revisar adequadamente os espécimes já descritos é fundamental para que novas Gnetales possam ser identificadas e caracterizadas. A atualização e sistematização do material disponível, bem como a reunião de informações taxonômicas dispersas, são passos para construir uma base sólida que permita avançar em análises morfológicas, filogenéticas e paleoecológicas.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO DA OCORRÊNCIA DE GNETALES NA BACIA DO ARARIPE

A Bacia do Araripe, a maior das bacias interiores do Nordeste brasileiro, possui uma área aproximada de 9.000 km² de extensão e está situada na porção sul do Estado do Ceará, noroeste de Pernambuco e leste do Piauí (Assine, 2007). Encontra-se implantada no domínio da Zona Transversal da Província da Borborema, entre as zonas de cisalhamento de Patos e de Pernambuco (Fambrini et al., 2020). É composta por unidades estratigráficas associadas aos períodos pré-, sin- e pós-fragmentação do supercontinente Gondwana, formando um arcabouço de mega sequências que datam do Paleozoico ao Mesozoico (Assine et al., 2014). O Grupo Santana, uma supersequência pós-rifte do supercontinente Gondwana, datada do Aptiano Superior/Albiano Inferior (Cretáceo Inferior), representa o último ciclo granodecrescente da Bacia do Araripe (Fambrini et al., 2020). Esse grupo é constituído pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo, sendo as formações Crato e Romualdo aquelas que possuem um registro significativo de plantas fósseis com excelente preservação (Lima et al. 2012; Kunzmann et al., 2024).

A Formação Crato (Aptiano) é caracterizada por apresentar camadas lateralmente descontínuas de calcários micríticos laminados, intercalados com folhelhos, arenitos e lamitos, formando uma sucessão de cerca de 90 metros de espessura (Varejão et al. 2021).

Sua base e topo são compostos por folhelhos calcíferos e argilas que abrigam um extenso registro de conchas de bivalves, ostracodes e conchostráceos (Martill et al., 2007). No entanto, o destaque dessa formação são os calcários micríticos laminados, que formam bancos descontínuos com espessura superior a 20 metros (Martill et al., 2007) e que apresentam fósseis excepcionalmente preservados consagrando-a como um importante depósito do tipo *Konservat-Lagerstätte* (Varejão et al., 2019).

O sistema deposicional da Formação Crato é tido como lacustre dentro de um contexto costeiro, no qual o paleolago teria recebido frequentes incursões marinhas associadas a ciclos sazonais intensos, sob condições climáticas quentes e áridas (Varejão et al., 2021). As regiões marginais e centrais desse paleolago podem ser diferenciadas por fácies descontínuas, sugerindo a existência de um corpo d'água amplo e bem desenvolvido (Varejão et al., 2021). A ausência de bioturbação indica que as águas profundas do paleolago eram anóxicas, e a ocorrência de pseudomorfo de halita evidencia episódios de hipersalinidade (Storari et al., 2021). Essas condições, desfavoráveis a necrófagos, associadas ao rápido soterramento, favorecem a preservação de organismos articulados, completos, incluindo partes reprodutivas e vegetativas, como é o caso das plantas preservadas nos calcários laminados da Formação Crato. Estudos recentes também destacam o papel de tapetes microbianos nessa preservação excepcional (Varejão et al., 2019).

Apesar da abundância de plantas fósseis, o registro de Gnetales sofreu um hiato de uma década, possivelmente devido a um viés de coleta. Isso ocorre porque a prospecção é realizada, em grande parte, em pedreiras que exploram calcário para fins comerciais; além disso, muitos fósseis encontram-se em coleções particulares formadas a partir do comércio ilegal (Cisneros et al., 2022), dificultando o acesso aos fósseis que possivelmente complementaríamos a história das Gnetales na Bacia do Araripe. A coleta desordenada também prejudica a compreensão dos aspectos paleoecológicos mais amplos, uma vez que grande parte dos fósseis publicados não possui informação precisa de procedência. Portanto, é necessário que mais fósseis sejam recuperados em escavações controladas (Storari et al., 2021).

Assim, o que se conhece sobre a paleoflora concentra-se principalmente em suas características. Por exemplo, a Formação Crato foi depositada em um período em que o clima da região era quente e árido, refletido pela presença de plantas adaptadas a ambientes áridos e semiáridos. Além disso, inclui táxons que habitavam áreas periodicamente inundadas, vegetação arbustiva e grandes árvores, como indica a diversidade de cones de coníferas encontrados na região (Mendes et al., 2024; Ribeiro et al., 2021; Kunzmann et al., 2023).

3. TAXONOMIA DAS GNETALES DA FORMAÇÃO CRATO

Aqui são abordados criticamente todos os táxons de Gnetales propostos para a Formação Crato da Bacia do Araripe, apresentando informações relevantes sobre suas diagnoses, histórico de pesquisa e validade taxonômica. As principais informações estão sintetizadas na Tabela 1. Até a publicação deste trabalho, apenas dez espécies de macrofósseis de Gnetales haviam sido descritas, todas provenientes da Formação Crato e coletadas no município de Nova Olinda (CE). Os vegetais fósseis pertencem exclusivamente às famílias Welwitschiaceae e Ephedraceae, além de alguns táxons sem designação de família, mas que apresentam maior afinidade com esses grupos do que com *Gnetum* sp.

Tabela 1. Resumo dos táxons de Gnetales descritos para a Bacia do Araripe. Fonte: Compilado pelos autores (2026).

Espécie	Espécimes referidos	Dados de Coleta	Posição sistemática	Partes preservadas
<i>Cratonia cotyledon</i> Rydin et al., 2003	Holótipo: 1999/609	Município de Crato (Coordenadas 7°10 S, 39°25 W)	Família Welwitschiaceae	Cotilédones, raiz principal e uma raiz lateral alimentadora
<i>Priscowelwitschia austroamericana</i> Dilcher et al., 2005	Holótipo: GP/3E-7529 Parátipos: GP/3E-7530a e GP/3E-7530b	Provenientes de diferentes afloramentos da Formação Crato. Fósseis coletados por colecionadores amadores ou adquiridas de colecionadores	Família Welwitschiaceae	Eixo sustentando dois cotilédones lanceolados
<i>Welwitschiophyllum brasiliense</i> Dilcher et al., 2005	Holótipo: GP/3E-6035 Parátipos: GP/3E-6033, GP/3E-6034a, GP/3E-6034b e SMB'-16480	Provenientes de diferentes afloramentos da Formação Crato. Fósseis coletados por colecionadores amadores ou adquiridas de colecionadores	Família Welwitschiaceae	Folha triangular com simetria isobilateral
<i>Welwitschiostrobus murili</i> Dilcher et al., 2005	Holótipo: MNHN 40033 Parátipos: GP/3E-5802 e GP/3E-7531	Provenientes de diferentes afloramentos da Formação Crato. Fósseis coletados por colecionadores amadores ou adquiridas de colecionadores	Família Welwitschiaceae	Ramo com cones reprodutivos terminais
<i>Ephedra paleoamericana</i> Kerkhoff & Dutra, 2007	Holótipo: UFRJ-DG 876 Pb	Mina Pedra Branca localizada na rodovia que conecta as cidades de Nova Olinda e Santana do Cariri, no Estado do Ceará	Família Ephedraceae	Ramo com cones reprodutivos laterais
<i>Cearania heterophylla</i> Kunzmann et al., 2009	Holótipo: MMG PB SAK 64 Parátipos: MB Pb. 553, MB Pb. 1999/2294 e	Coletados em minas a céu aberto próximas à cidade de Nova Olinda e Santana do Cariri,	Ordem Gnetophyta	Ramos com folhas coriáceas e estruturas reprodutivas ovaladas/elipsoidais terminais

	MB Pb. 2001/1457	no Estado do Ceará		
<i>Cariria orbiculiconiformis</i> Kunzmann et al., 2011	Holótipo: SM.B 16474 Parátipos: MB Pb. 1998/485 e MB Pb. 2000/68	Coletados em minas a céu aberto próximas à cidade de Nova Olinda e Santana do Cariri, no Estado do Ceará	Ordem Gnetophyta	Ramos com folhas megáfilas e estruturas reprodutivas ovaladas a orbiculadas, com grão de pólen <i>in situ</i>
<i>Itajuba yansanae</i> Ricardi-Branco et al., 2013	Holótipo: MPMA 30- 0042.03	Mineradora Pedra Branca	Família Ephedraceae	Caules ramificados com cones femininos reprodutivos terminais
<i>Friedsellowia gracilifolia</i> Löwe et al., 2013	Holótipo: MB.Pb.1999/544 Parátipo: MB.Pb.1997/1292	Coletado em minas a céu aberto entre Nova Olinda e Santana do Cariri, no Estado do Ceará	Ordem Gnetophyta	Ramos com estruturas reprodutivas terminais masculinas e femininas. Folhas adultas
<i>Arlenea delicata</i> Ribeiro et al., 2024	Holótipo: MPSC PL 3863 Parátipos: MPSC PL 3862, MPSC PL 5250 p/cp e MPSC PL 635	Mina do Idemar, Município de Nova Olinda (Coordenadas 24M – 0423025E / UTM 9212692N)	Família Ephedraceae	Ramos com cones femininos terminais

3.1. Família Welwitschiaceae

A família Welwitschiaceae Markgraf, 1926 tem como principal característica suas folhas longas, de venação paralela, e o caule robusto e não ramificado. Atualmente possui apenas uma espécie vivente, *Welwitschia mirabilis* Hooker, 1863, restrita aos desertos e regiões áridas da África. O registro fóssil da família é marcado sobretudo pela preservação de suas folhas tão características.

A primeira descrição dessa família para a Formação Crato foi realizada em 2003, com a publicação de *Cratonia cotyledon* Rydin, Mohr, Friis & Dilcher, 2003. De modo geral, trata-se de um fóssil com cotilédones grandes e ovais, arredondados na base e convexos no ápice. As margens das folhas são inteiras, com nervuras primárias paralelas e equidistantes. A raiz apresenta ramificação lateral a partir de um eixo principal, incluindo uma espessa radícula lateral abaixo dos cotilédones. Os estômatos são levemente afundados e distribuídos de maneira dispersa, enquanto as células-guarda estão dispostas longitudinalmente (Rydin et al., 2003).

O único espécime conhecido corresponde a uma plântula, ou seja, uma planta no início do seu desenvolvimento. Suas folhas exibem venação primária paralela, enquanto as nervuras secundárias divergem aproximadamente 45° das primárias e se unem na região mediana da folha, formando arcos em “Y” invertidos - característica marcante que se assemelha à venação de Welwitschias modernas. Essa é a evidência-chave sustenta sua

inclusão na família, levando os autores a postularem que *C. cotyledon* registra a divergência evolutiva entre *Welwitschia* e seu grupo-irmão, *Gnetum*, no Aptiano–Albiano ou antes. O holótipo está depositado na coleção do Instituto de Paleontologia do Museu de História Natural em Berlim, Alemanha.

Dilcher et al. (2005) descreveram, em um único estudo, três novas espécies pertencentes à família Welwitschiaceae, ampliando significativamente o registro desse grupo na Formação Crato.

As espécies *Priscowelwitschia austroamericana* Dilcher, Bernardes-de-Oliveira, Pons & Lott, 2005; *Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher, Bernardes-de-Oliveira, Pons & Lott, 2005; e *Welwitschiostrobus murili* Dilcher, Bernardes-de-Oliveira, Pons & Lott, 2005 representam diferentes estágios e estruturas vegetativas e reprodutivas, permitindo compreender aspectos morfológicos das Welwitschiaceae do Cretáceo Inferior.

Priscowelwitschia austroamericana (Figura 1) corresponde a uma plântula com eixo principal ovoidal e dois cotilédones lanceolados, opostos, medindo entre 5,8–6,3 cm de comprimento e 0,7–1 cm de largura. Os cotilédones emergem do eixo formando um ângulo de 90° e se abrem em direção ao ápice com ângulo de 45–60°. A venação é paralelinérvea, equidistante e caracterizada por nervuras que se originam sucessivamente de uma nervura marginal, com veias de segunda ordem intercaladas entre as veias de primeira ordem. Mesmo em estágio inicial de desenvolvimento, o fóssil já apresenta a venação típica da família, com arcos formando o padrão em “Y”, além de seus cotilédones morfológicamente semelhantes aos da espécie vivente *Welwitschia mirabilis*. A espécie foi inicialmente nomeada *Welwitschiella austroamericana*, mas teve seu nome corrigido para *Priscowelwitschia austroamericana* após a constatação de que o gênero *Welwitschiella* era ilegítimo devido a um homônimo pré-existente. Contudo, trabalhos posteriores como os de Lima et al. (2012), Friis et al. (2014) ainda citam essa espécie com o seu nome ilegítimo. O holótipo encontra-se depositado na Coleção Murilo Rodolfo de Lima, no Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (Brasil).

A segunda espécie, *Welwitschiophyllum brasiliense* (Figura 2), é representada por folhas isoladas, triangulares, com simetria isobilateral, variando de 8 a 70 cm de comprimento. Essas folhas possuem margem inteira, base curvada, ápice agudo e um vinco longitudinal que se estende até a metade do limbo. A venação primária é subparalela e converge em direção ao ápice, com alguns feixes desaparecendo na margem. A densa venação é equidistante, com 9–15 feixes por centímetro, pode totalizar até 40–50 nervuras entre as margens, e sugere fixação direta da folha ao caule ao longo de toda a largura da base. O holótipo também está depositado na Coleção Murilo Rodolfo de Lima da USP.

A terceira espécie, *Welwitschiostrobus murili* (Figura 3), corresponde a ramos estriados que portam cones reprodutivos masculinos terminais, elípticos e de ápice agudo. Esses cones apresentam padrão de escamas decussado, com cada escama dobrada ao longo da linha longitudinal, e são estruturalmente compactos, assemelhando-se aos cones de pólen atuais de *Welwitschia*. Um exemplar bem preservado possui cerca de 20 mm de comprimento por 6,5 mm de largura. O holótipo está depositado no Museu Nacional de História Natural, em Paris, França.

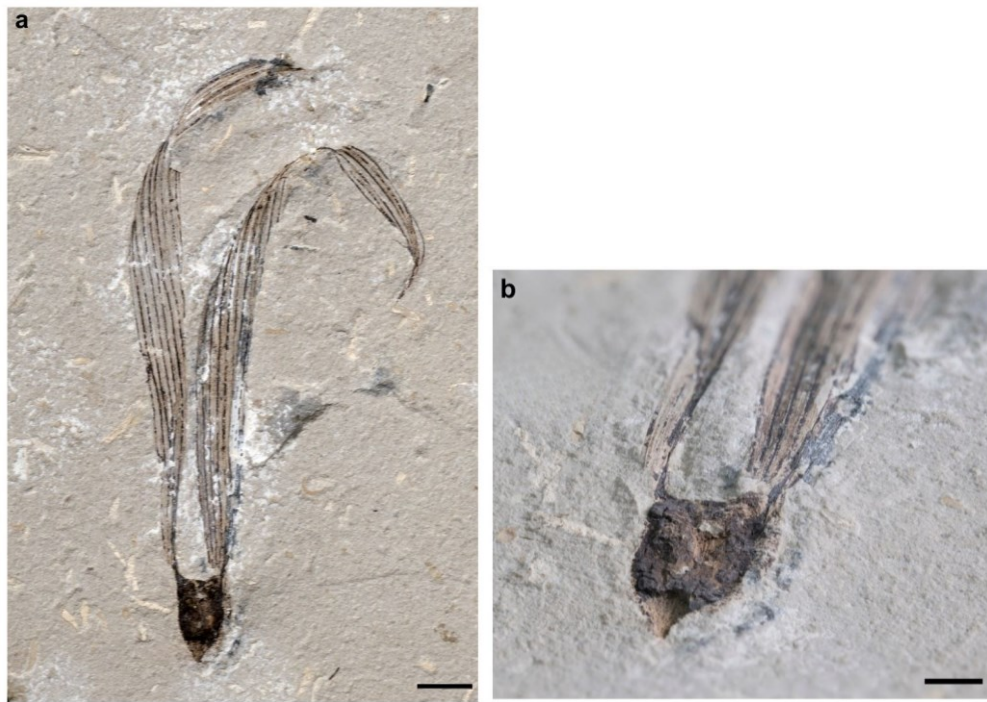


Figura 1. *Priscowelwitschia austroamericana* (CAV0051-P 1). a) Espécime completo apresentando dois cotilédones lanceolados, opostos, com venação paralelinérvea bem marcada partindo do eixo; b) Detalhe da inserção dos cotilédones no seu eixo. Barras de escala: 1 cm.



Figura 2. Folhas de *Welwitschiophyllum brasiliense* da coleção de Paleobotânica do Museu Nacional. a) Espécime MN Pb 3511 com ápice agudo danificado e base parcialmente preservada; b) Espécime MN Pb 3512 com base bastante curvada e bem preservada; c) Espécime MN Pb 3513 com margem inteira bem preservada, venação primária destacada, base parcialmente preservada e dano na porção próxima à base. Barras de escala: 1 cm.



Figura 3. Exemplos de *Welwitschiostrobus murili*. a) LPU 075, ramo com estrias bem definidas e cone reprodutivo terminal; b) Espécime MN Pb 3514, ramo estriado com duas ramificações e três cones reprodutivos apresentando padrão de escamoso bem definido. Barra de escala: 1 cm.

3.2 Família Ephedraceae

As plantas dessa família possuem geralmente folhas reduzidas ou são áfilas, apresentando hábito arbustivo e caule lenhoso, delgado e ramificado. Quando presentes, as folhas costumam ser lineares, semelhantes a agulhas, e as estruturas reprodutivas consistem em estróbilos compostos por unidades que lembram flores, com grãos de pólen estriados e poliplicados característicos (Crane, 1996; Doyle, 1996). Os registros de Gnetales mais completos encontrados na Formação Crato pertencem a essa família, sendo bastante significativos para a compreensão dessa paleoflora. Além disso, corroboraram hipóteses paleoclimáticas e paleoambientais previamente propostas, já que as espécies atuais do grupo ocorrem exclusivamente em regiões quentes e áridas, cenário também sugerido para essa formação (Ickert-Bond & Renner, 2015; Ribeiro et al., 2021).

Cronologicamente, a primeira descrição de um gênero e espécie dessa família para a Formação Crato foi realizada por Kerkhoff & Dutra (2007), que descreveram *Ephedra paleoamericana* (Figura 4). Essa espécie apresenta ramos reprodutivos férteis, articulados, com estrias longitudinais e ramificações decussadas. Os cones masculinos são laterais, opostos e peciolados, divergindo aos pares a partir de nós compostos distribuídos ao longo do ramo. Cada cone é composto por oito a dez brácteas verticiladas, também estriadas, distinguindo-se das formas presentes em Welwitschiaceae e em *Gnetum* sp. pela organização dos seus estróbilos no ramo (Kerkhoff & Dutra, 2007). O holótipo, constituído exclusivamente pelo ramo com a estrutura fértil, está depositado na Coleção de

Macrofósseis do Departamento de Geologia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

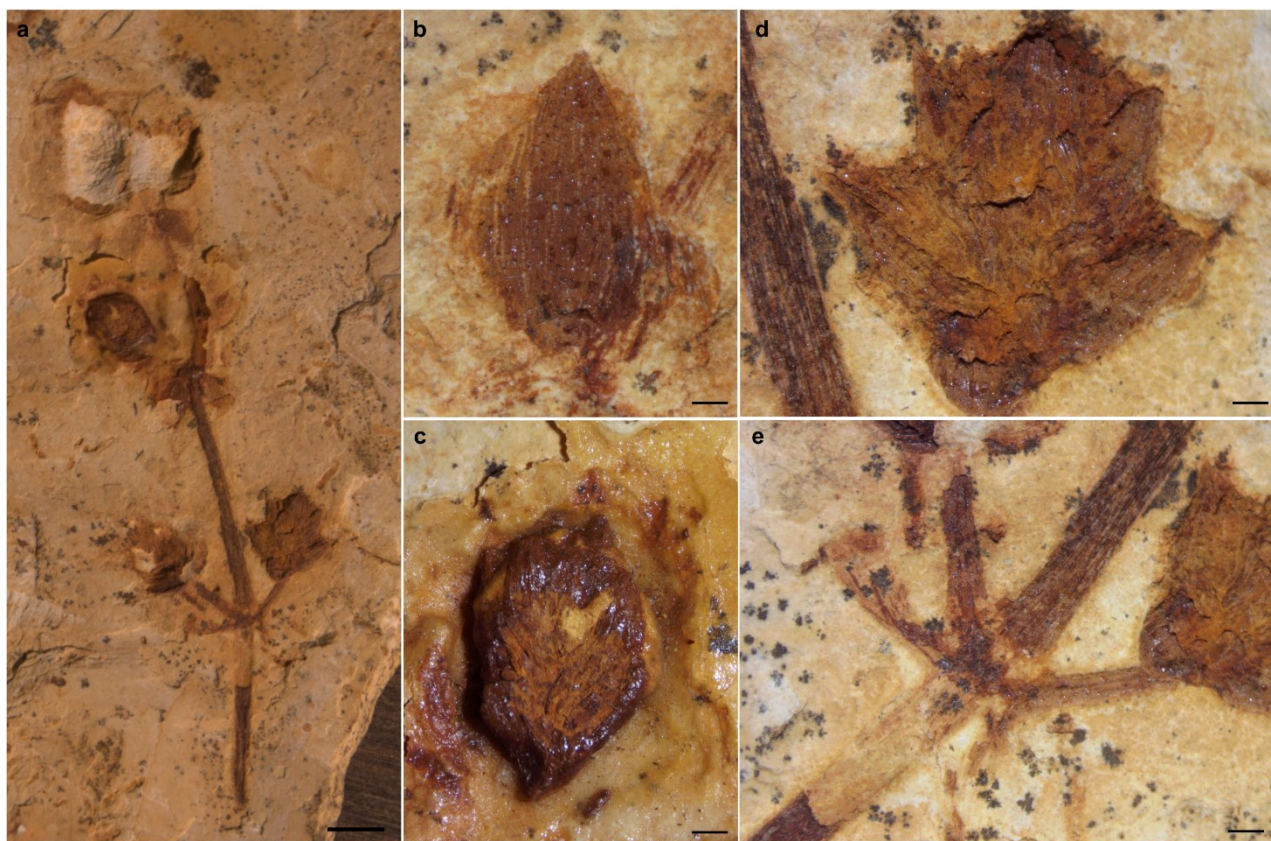


Figura 4. Holótipo de *Ephedra paleoamericana* (876-PB DGEO/UFRJ): a) Espécime constituído por ramo lenhoso com estrias longitudinais e três cones reprodutivos laterais opostos; b) Detalhe das brácteas com estrias bem definidas; c) Cone reprodutivo com brácteas menos evidentes; d) Cone reprodutivo com brácteas verticiladas bem definidas; e) Ramificação do caule em duas estruturas reprodutivas. Barras de escala: a): 1cm; b-e): 5mm.

Itajuba yansanae Ricardi-Branco, Torres, Tavares, Carvalho, Tavares & Campos 2013 é a representante mais típica da família Ephedraceae encontrada nessa formação. Possui um sistema de ramos que apresenta cones femininos terminais e caule estriado nos entrenós, sendo o caule principal lenhoso, com nós inchados. O xilema é composto por vasos e traqueídeos, sendo as traqueídes mais abundantes que os vasos; ambos com pontuações areoladas, distribuídas alternadamente. Possui traqueídes fibrosas, longas e finas. As estruturas reprodutivas consistem em cones femininos ovalados, solitários, localizados em ramificações terminais, medindo entre 3,6 e 5,3 mm de comprimento e 2,6 e 2,8 mm de largura. Cada cone contém um único óvulo e é envolvido por dois pares de brácteas fusionadas na base, com pontas agudas, que se estendem até ou além da estrutura reprodutiva (Ricardi-Branco et al., 2013). O holótipo está depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto “Prof. Antônio C. Arruda-Campos” em São Paulo, Brasil (Figura 5).

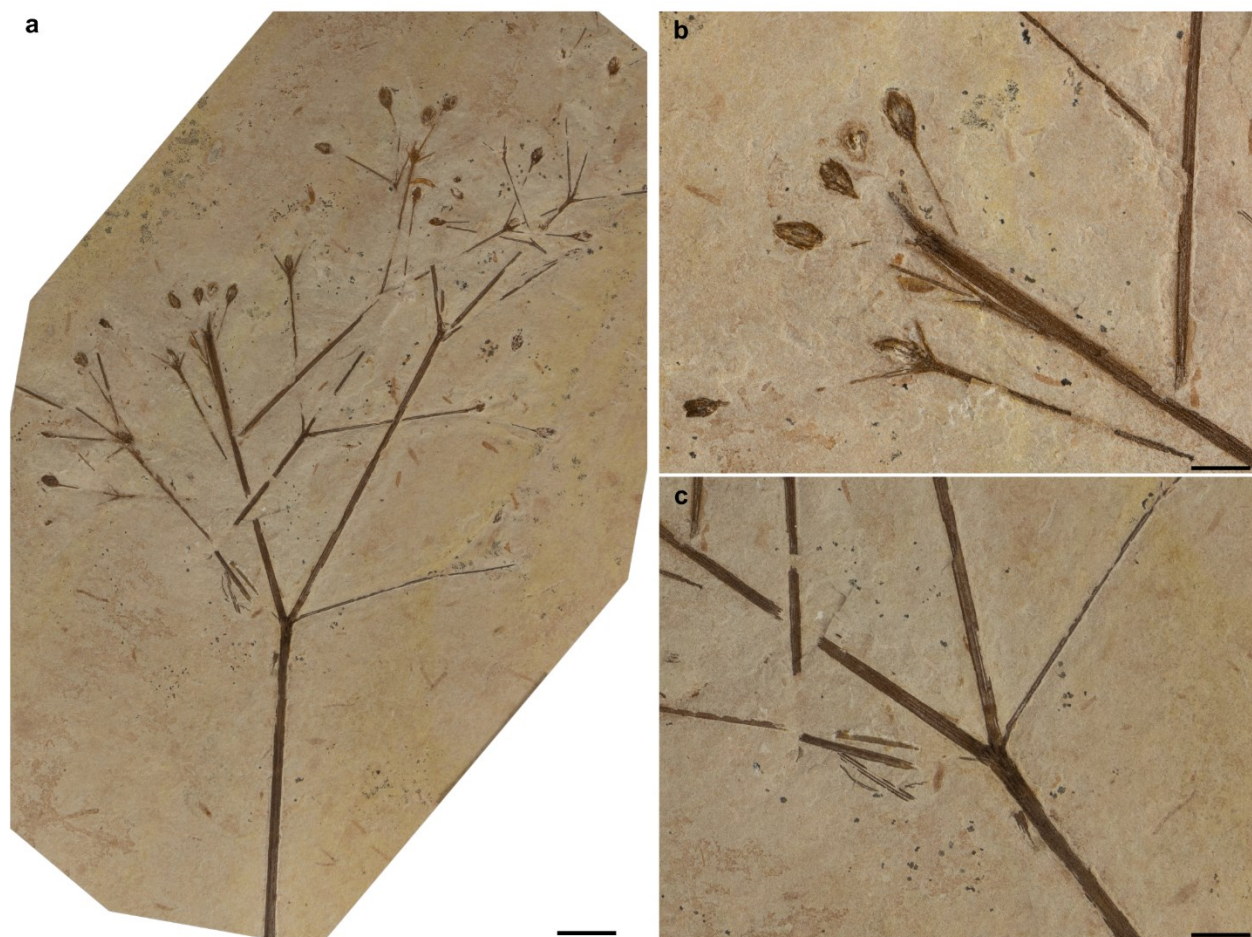


Figura 5. Espécime de *Itajuba yansanae* (MN Pb 3515): a) Exemplar com ramos estriados, bastante ramificados, e cones femininos terminais; b) Detalhe dos cones reprodutivos contendo dois pares de brácteas fusionadas; c) Ramificação principal mostrando os ramos com estrias bem definidas. Barras de escala: 2 cm.

A descrição de uma nova Ephedraceae ocorreu cerca de dez anos depois, com a publicação da *Arlenea delicata* Ribeiro, Yang, Saraiva, Bantim, Calixto Junior & Lima 2024 (Figura 6). O táxon consiste em um conjunto de ramos reprodutivos férteis, áfilos, com cones femininos terminais, internódios com estrias longitudinais e nós inchados, apresentando de duas a três ramificações. A filotaxia é composta por ramos opostos. As estruturas reprodutivas são solitárias e terminais, com formato variando de oval-oblongo a ovoidal e ápice aparentemente obtuso a cúspide. Possuem receptáculo inchado, dois pares de brácteas envolvendo dois clamidósporos internos ovais, possivelmente estriados longitudinalmente. A semente apresenta formato oval alongado a oval-oblongo (Ribeiro et al., 2024). *Arlenea delicata* se destaca por ser o único holótipo desse grupo encontrado na Bacia do Araripe que está depositado na região em que foi descoberto, no Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens, em Santana do Cariri, Ceará, Brasil.

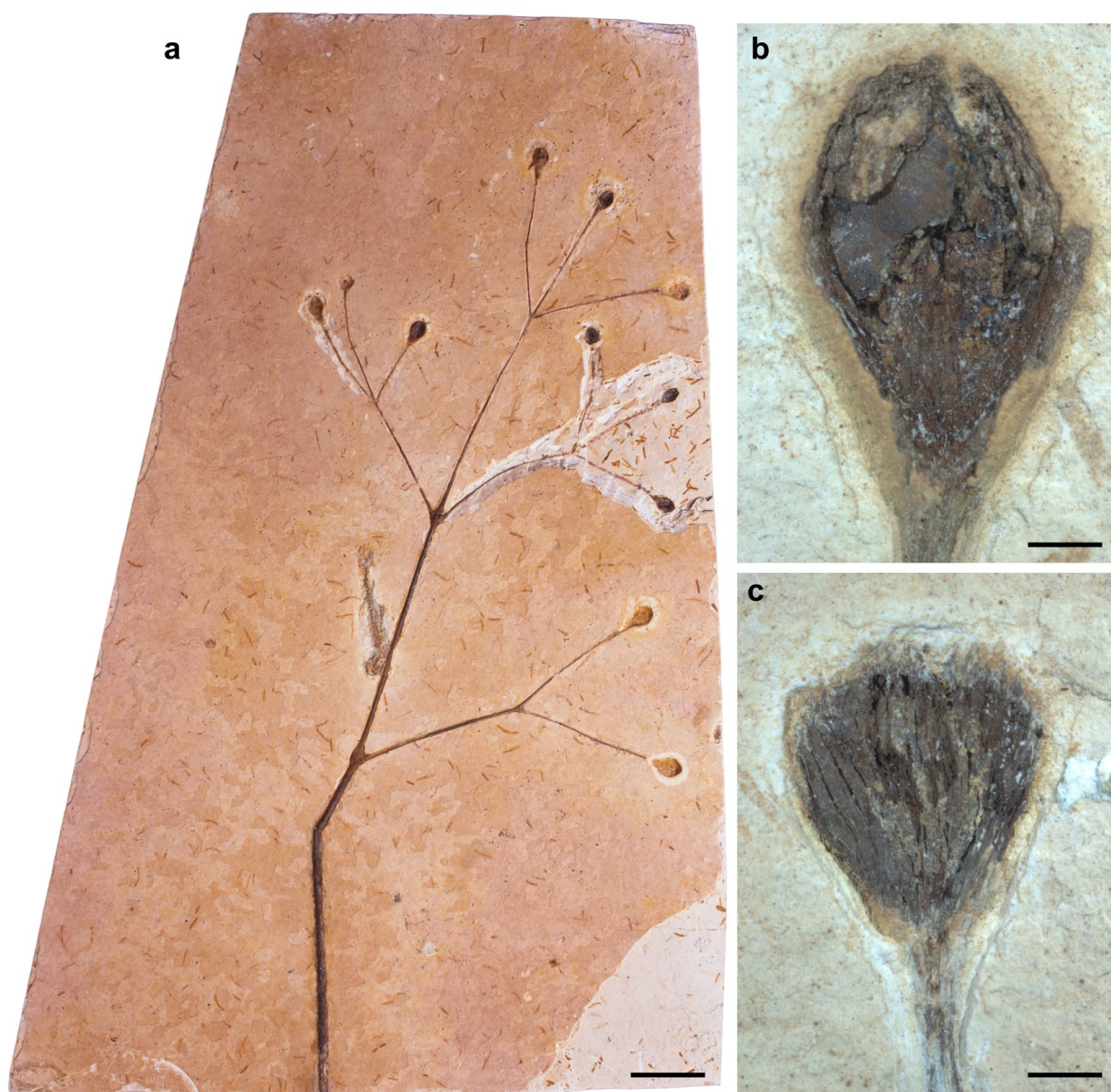


Figura 6. Holótipo de *Arlenea delicata* (MPSC PL 3863): a) Ramos com estrias longitudinais e nós inchados, opostos e férteis com estruturas reprodutivas terminais; b) Detalhe da estrutura reprodutiva em formato ovoidal; c) Detalhe de cone reprodutivo com dois pares de brácteas bem evidentes. Barras de escala: 1 cm.

3.3. Gnetales *Incertae sedis*

Em 2009, a publicação de *Cearania heterophylla* Kunzmann, Mohr & Bernardes-de-Oliveira 2009 (Figura 7), trouxe novos subsídios para o entendimento da paleoflora de Gnetales da Formação Crato. O espécime apresentou, pela primeira vez, estruturas vegetativas e férteis preservadas em conjunto, permitindo inferir um hábito arbustivo ou herbáceo, semelhante ao das espécies viventes de *Ephedra*, com caules delgados e ramos laterais surgindo nas axilas das folhas. Os eixos possuem anatomia caulinar típica de gimnospermas. As folhas são coriáceas, multiveadas (com nove a vinte e cinco nervuras primárias), dispostas em pares opostos-decussados, torcidas na base em cerca de 90° e alinhadas em um único plano. Apresentam heterofilia acentuada: as folhas menores são ovais a circulares, medindo em média 6 mm de comprimento, enquanto as maiores são mais alongadas, lanceoladas, ovadas a cuneadas, variando entre 7 mm e 27 mm de comprimento. A epiderme das folhas e do caule é anfiestomática, com estômatos

paracíticos, distribuídos obliquamente de forma aleatória, orientados transversalmente ao eixo longitudinal da folha e apresentando células-guarda afundadas. Os órgãos são ovalados, com microsporângios terminais, formando uma estrutura cônica elipsoidal composta por, no mínimo, cinco pares de brácteas curtas, o que representa uma organização distinta do padrão típico das Gnetales (Kunzmann et al., 2009). O holótipo está depositado na coleção de História Natural Senckenberg de Dresden, no Museu de Mineralogia e Geologia, em Berlim, Alemanha.



Figura 7. Exemplar de *Cearania heterophylla* (MN Pb 3516): a) Espécime com folhas coriáceas e filotaxia oposta-decussada bem preservadas; b) Detalhe da parte vegetativa, evidenciando a variação dos tamanhos de folhas (heterofilia) e o padrão de venação. Barras de escala: 2 cm.

Cariria orbiculiconiformis Kunzmann, Mohr, Wilde & Bernardes-de-Oliveira 2011 (Figura 8), foi uma planta herbácea ou arbustiva que apresentava eixos ramificados e crescimento simpódio-dicásio, com caules delgados e articulados, superfície estriada e nós inchados, típicos da família. Suas folhas são megafilosas, com filotaxia oposta-decussada. Também foram preservadas suas unidades reprodutivas, consistindo em uma estrutura tripla em múltiplos ramos curtos axilares, onde cada trio possui duas estruturas ovaladas a orbiculadas, com dois pares de escamas, e uma estrutura microsporangiada central em forma de cesta (Kunzmann et al., 2011). O holótipo, depositado na coleção de História Natural Senckenberg de Dresden, no Museu de Mineralogia e Geologia em Berlim, Alemanha, exibe preservação quase completa de todas as estruturas, incluindo grãos de pólen preservados *in situ*. Esses grãos são lisos, monossulcados, e em forma de barco - características que diferem do pólen típico de plantas efedroides, embora o conjunto das demais evidências a indique como mais próxima da família Ephedraceae do que de outros grupos.

Os espécimes utilizados para a descrição de *Friedsellowia gracilifolia* Löwe, Mohr, Coiffard & Bernardes-de-Oliveira 2013 (Figura 9) incluíam desde plântulas até indivíduos maduros, todos bem preservados, o que permitiu uma descrição morfológica detalhada. Os vegetais dessa espécie apresentam hábito ereto, ramificado e articulado, típico das Gnetales, com crescimento simpodial em seus eixos longiveinados. As folhas adultas são lineares, em forma de correia, sésseis e dispostas em verticilos de quatro ou, menos frequentemente, seis, sendo caracterizadas por dez a doze nervuras primárias longitudinais paralelas. As estruturas reprodutivas consistem em cones terminais femininos e masculinos. Os cones femininos são maiores, contendo geralmente de oito a dezesseis órgãos ovulados dispostos em verticilos de quatro ou em pares; já os cones microsporangiaados (masculinos) são menores e situam-se logo abaixo (Löwe et al., 2013). Embora algumas características morfológicas, especialmente o número elevado de unidades reprodutivas por cone, sugiram uma relação estreita com *Welwitschia* sp., os autores optaram por não designá-la como pertencente a essa família, possivelmente devido às diferenças observadas nas estruturas vegetativas.

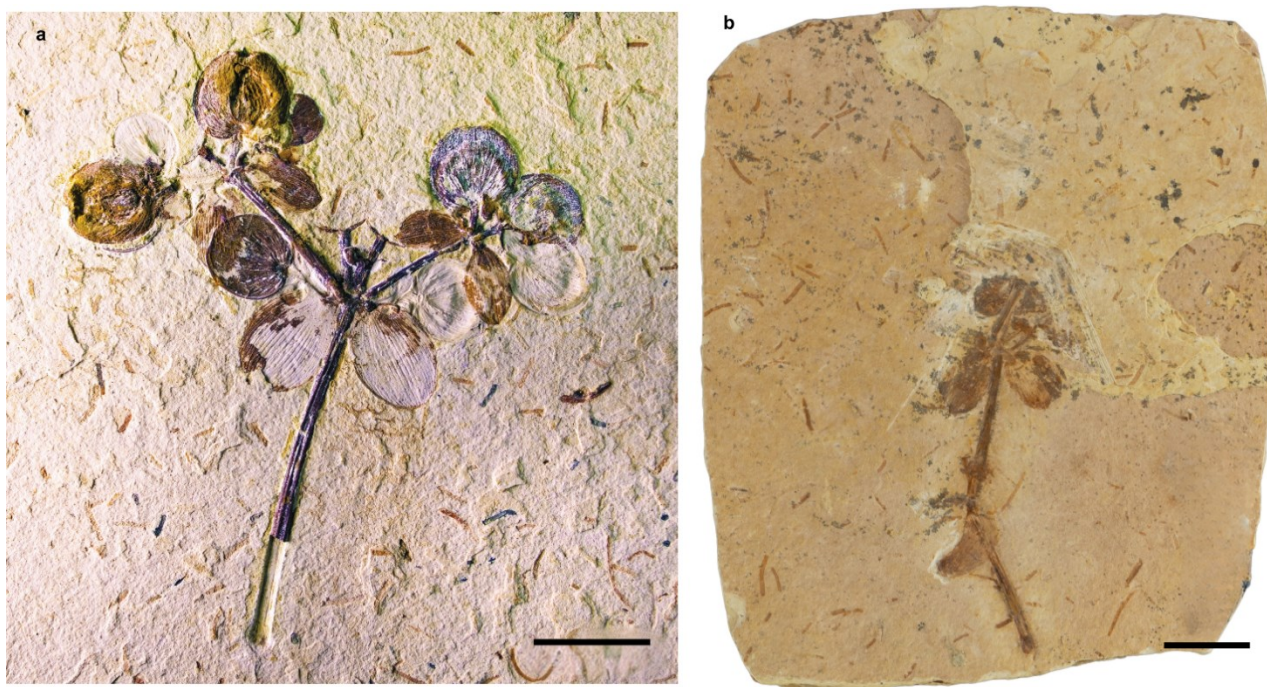


Figura 8. Espécimes de *Cariria orbiculiconiformis*: a) MPSC PL 3510, com caule delgado e estriado, apresentando nó central bem inchado e ramificado, além de folhas megafilosas orbiculadas bem preservadas; b) Exemplar MN Pb 3517, com preservação parcial das estruturas reprodutivas e caule delgado bem definido. Barras de escala: 1 cm.

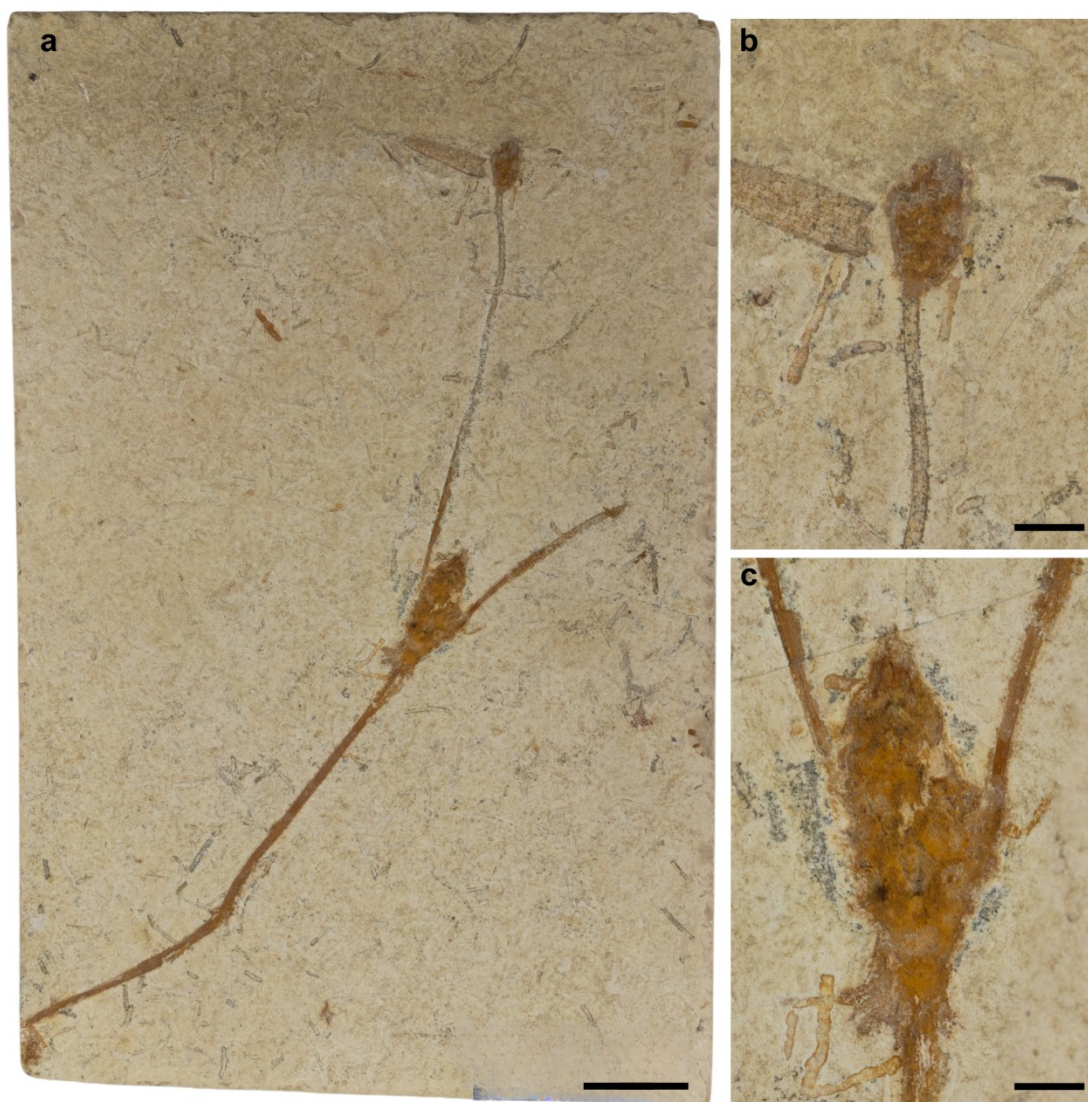


Figura 9. Espécime de *Friedsellowia gracilifolia* (MN Pb 3518): a) Exemplar com duas ramificações e duas estruturas reprodutivas, uma masculina e outra feminina. b) Detalhe do cone microesporangiado (masculino) localizado no término das ramificações; c) Detalhe do cone ovalado (feminino). Barras de escala: a) 2 cm; b-c) 1 cm.

4. CONSIDERAÇÕES SOBRE AS GNETALES DA FORMAÇÃO CRATO

A flora da Formação Crato é predominantemente dominada pelas gimnospermas, representando o grupo mais abundante tanto no registro de macrofósseis quanto no palinológico (Lima et al., 2012; Ribeiro et al., 2021; Kunzmann et al., 2024). Embora o registro de macrofósseis se limite a apenas dez espécies atribuídas às Gnetales, o registro palinológico revela uma representatividade muito maior: grande parte dos palinómorfs corresponde a pólenes relacionados às famílias de Gnetales, incluindo Gnetaceae. Hofmann et al. (2022) descreveram 21 táxons gnetaleanos identificados em apenas uma amostra de argila dessa formação, demonstrando a expressiva abundância e diversidade desse grupo na região.

A menor quantidade de macrofósseis gnetaleanos encontrados pode ser explicada por diversos fatores, entre eles a dificuldade em reconhecer se determinado espécime pertence ao grupo, já que os vegetais nem sempre são preservados de maneira completa ou com suas estruturas conectadas organicamente. Além disso, algumas estruturas, especialmente folhas e ramos, podem se assemelhar às outras gimnospermas, como

coníferas e grupos com folhas reduzidas, o que dificulta a interpretação taxonômica (Crane, 1996).

De acordo com Ribeiro et al. (2021), essas plantas são encontradas no Intervalo I, sucessão basal da Formação Crato, o que sugere deposição em um corpo d'água raso, cercado por terras secas, caracterizando condições semiáridas em um gradiente ambiental transicional. Nesse contexto, as Gnetales representam elementos de florestas de terras altas, compostas por plantas xéricas e herbáceas. Características morfológicas desse grupo — como a ausência de folhas em *Ephedra paleoamericana*, *Itajuba yansanae* e *Arlenea delicata*, ou folhas reduzidas e lanceoladas em *Friedsellowia gracilifolia* e *Cariria orbiculiconiformis* —, somadas à organização dos estômatos e aos hábitos herbáceos e arbustivos, constituem fortes evidências do clima semiárido a árido prevalente em parte da Bacia do Araripe (Lima et al., 2012; Bernardes-de-Oliveira et al., 1999; Ribeiro et al., 2021).

A presença de fósseis sul-americanos relacionados à família Welwitschiaceae indica que essa linhagem já estava presente na região equatorial de Gondwana antes da separação final entre a América do Sul e a África, área onde as atuais *Welwitschia* se restringem. Isso demonstra um intercâmbio florístico entre esses continentes durante o Mesozoico (Rydin et al., 2003; Dilcher et al., 2005).

Uma problemática importante observada não apenas para as Gnetales, mas comum a muitos outros grupos da Bacia do Araripe, refere-se à deposição de holótipos em museus estrangeiros. A maioria dos fósseis já descritos para a região encontra-se em coleções fora do Brasil. Como demonstrado por Cisneros et al. (2022), 88% dos macrofósseis descritos para a Bacia do Araripe (excluindo macroinvertebrados) têm seus holótipos depositados em instituições estrangeiras. No caso discutido aqui, esse padrão se repete: metade dos holótipos está depositada no exterior, enquanto apenas um deles, — *Arlenea delicata* — permanece em uma instituição na própria região onde foi descoberto.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estado da arte dos macrofósseis de Gnetales da Formação Crato revela um número relativamente baixo de espécies descritas. A identificação detalhada desses espécimes, apresentadas nesta revisão, facilita o reconhecimento de exemplares já registrados, e contribui para a descoberta de novas espécies relacionadas ao grupo. Isso é especialmente relevante porque a morfologia de Gnetales se assemelha à de eudicotiledôneas e de algumas coníferas, além de a preservação parcial ser frequente - fatores que possivelmente explicam o reduzido número de descrições baseadas em macrofósseis quando comparadas ao registro palinológico. Assim, o aprofundamento no conhecimento dessas plantas é essencial para compreender a evolução e a diversificação das gimnospermas.

A predominância de táxons pertencentes às famílias Welwitschiaceae e Ephedraceae corrobora as inferências paleoambientais já estabelecidas para a Bacia do Araripe, indicando a presença de um ecossistema adaptado a condições áridas e semiáridas. Um dos ecótonos da Formação Crato pode ter sido semelhante aos ambientes desérticos e semiáridos atuais, onde os representantes viventes dessas famílias ocorrem.

Considerando que esses vegetais atingiram seu ápice de diversificação durante o Cretáceo, é provável que novos táxons possam ser descobertos, reforçando a necessidade de continuar e ampliar as investigações sobre esse grupo vegetal.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos às seguintes pessoas pela permissão para estudar os espécimes sob seus cuidados e pelo apoio gentilmente oferecido durante as visitas: Antônio Álamo Feitosa Saraiva e Renan Alfredo Machado Bantim (Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens e Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri); Alexander Wilhelm Armin Kellner e Juliana Manso Sayão (Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro); e Flávia Alessandra Figueiredo (Departamento de Geologia da UFRJ). Agradecemos ainda a Handerson Oliveira (Museu Nacional/UFRJ) pelo suporte nas fotografias dos espécimes realizadas no Museu Nacional. Expressamos também nossa gratidão a Burkhard Pohl e Rüdiger Pohl pela doação dos espécimes, e a Frances Reynolds, do Instituto Inclusartiz, pela parceria e apoio na reconstrução da coleção do Museu Nacional/UFRJ. Este trabalho foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, processo nº #23076.021788/2024-84, para THMS); pela Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE, processo nº #APQ-2024-1.07/24, para THMS e FJL); e pelo INCT PALEOVERT (processo nº #406902/2022-4, para FJL).

REFERÊNCIAS

- Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15 (2), 371–389.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A.J., Custódio, M.A., Neumann, V.H.M.L., Varejão, F.G., Mescolotti, P.C., 2014. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Boletim de Geociências da Petrobras* 22 (1), 3–28.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Dilcher, D.L., Mandarim-de-Lacerda, A.F., Pons, D., 1999. Registro Aptiano–Albiano de Welwitschiaceae na Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, SBP/URCA, Crato, Ceará, Province, Brasil. *Boletim de Resumos*, 26.
- Cisneros, J.C., Raja, N.B., Ghilardi, A.M., Dunne, E.M., Pinheiro, F.L., Fernández, O.R.R., Sales, M.A.F., Larosa, R.A. Rodríguez-De, Miranda-Martínez, A.Y., González-Mora, S., 2022. Digging deeper into colonial palaeontological practices in modern day Mexico and Brazil. *Royal Society Open Science* 9 (3), 1–32. <https://doi.org/10.1098/rsos.210898>.
- Crane, P.R., 1996. The fossil history of the Gnetales. *International Journal of Plant Sciences* 157 (6 Suppl.), S50–S57.
- Dilcher, D.L., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Pons, D., Lott, T.A., 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. *American Journal of Botany* 92 (8), 1294–1310.
- Doyle, J.A., 1996. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *International Journal of Plant Sciences* 157 (6 Suppl.), S3–S39.
- Fambrini, G.L., Silvestre, D.C., Barreto Junior, A.M., Silva-Filho, W.F., 2020. Estratigrafia da Bacia do Araripe: estado da arte, revisão crítica e resultados novos. *Geologia USP, Série Científica* 20 (4), 169–212. <http://doi.org/10.11606/issn.2316-9095.v20-163467>.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K. R., 2011. Early flowers and Angiosperm evolution. Cambridge University Press, 585 p. 11. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906p.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Stampanoni, M., Marone, F., 2014. Three-dimensional visualization of fossil flowers, fruits, seeds, and other plant remains using

- synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy (SRXTM): new insights into Cretaceous plant diversity. *Journal of Paleontology* 88 (4), 684–701.
- Hofmann, C., Roberts, E.A., Seyfullah, L.J., 2022. Diversity of the dispersed Gnetalean pollen record from the Lower Cretaceous Crato Formation, Brazil: Entomophily, harmomegathy and habitat heterogeneity. *Cretaceous Research* 129, 105020. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105020>.
- Ickert-bond, S. M. & Renner, S. S., 2015. The Gnetales: recent insights on their morphology, reproductive biology, chromosome numbers, biogeography, and divergence times. *Journal of Systematics and Evolution*, v. 54, n. 1, p. 1–16. <https://doi.org/10.1111/jse.12190>.
- Kerkhoff, M.L.H. & Dutra, T.L., 2007. Uma nova Ephedraceae (Gnetales) da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior, Brasil. In: *Paleontologia: Cenários de Vida*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp. 236–242.
- Kubitzki, K., 1990. General Traits of the Gnetales. In: Kramer, K.U., Green, P.S. (Eds.), *Pteridophytes and Gymnosperms. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 1. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02604-5_69.
- Kunzmann, L., Coiffard, C., Westerkamp, A.P.A.O., Batista, M.E.P., Uhl, D., Solórzano-Kraemer, M.M., Mendes, M., Nascimento Jr., D.R., Iannuzzi, R., Silva Filho, W.F., 2024. Crato Flora: a 115-million-year-old window into the Cretaceous world of Brazil. In: Rinazzi et al. (Eds.), *Brazilian Paleofloras*. Springer Nature Switzerland AG, Cham. Cap. 24, pp. 977–1016. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22526-1_27.
- Kunzmann, L., Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., 2009. *Cearania heterophylla* gen. nov. et sp. nov., a fossil gymnosperm with affinities to the Gnetales from the Early Cretaceous of northern Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158 (1–4), 193–212. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.09.001>.
- Kunzmann, L., Mohr, B.A.R., Wilde, V., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., 2011. A putative gnetalean gymnosperm *Cariria orbiculiconiformis* gen. nov. et spec. nov. from the Early Cretaceous of northern Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology* 165, 75–95. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.02.005>.
- Kunzmann, L., Westerkamp, A.P.A.O., Batista, M.E.P., Rydin, C., 2023. Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato Flora: competitors for the nascent flowering plants. In: Iannuzzi, R. et al. (Eds.), *Brazilian Paleofloras*. Springer Nature Switzerland AG, Cham, pp. 1–46. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90913-4_30-1.
- Lima, F.J., Saraiva, A.Á.F., Sayão, J.M., 2012. Revisão da paleoflora das formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*. <https://doi.org/10.18190/1980-8208/estudosgeologicos.v22n1p99-115>.
- Löwe, S.A., Mohr, B.A.R., Coiffard, C., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., 2013. *Friedsellowia gracilifolia* gen. nov. et sp. nov., a new gnetophyte from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Palaeontographica B* 289 (4–6), 139–177.
- Martill, D.M., Loveridge, L. Heimhofer, U., 2007. Halite pseudomorphs in the Crato Formation (Early Cretaceous, Late Aptian–Early Albian), Araripe Basin, northeast Brazil: further evidence for hypersalinity. *Cretaceous Research* 28 (4), 613–620. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.10.003>.
- Mendes, M., Bezerra, F.I., Adami-Rodrigues, K., 2024. Ecosystem Structure and Trophic Network in the Late Early Cretaceous Crato Biome. In: Iannuzzi, R., Rößler, R., Kunzmann, L. (eds) *Brazilian Paleofloras*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22526-1_33.

- Ribeiro, A.C., Ribeiro, G.C., Varejão, F.G., Battistola, L.D., Pessoa, E.M., Simões, M.G., Warren, L.V., Riccomini, C., Poyato-Ariza, F.J., 2021. Towards an actualistic view of the Crato Konservat-Lagerstätte paleoenvironment: a new hypothesis as an Early Cretaceous (Aptian) equatorial and semi-arid wetland. *Earth-Science Reviews* 216, 103573. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103573>.
- Ribeiro, A.M.N., Yang, Y., Saraiva, A.Á.F., Bantim, R.A.M., Calixto Junior, J.T., Lima, F.J., 2024. *Arlenea delicata* gen. et sp. nov., a new ephedroid plant from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. *Plant Diversity* 46, 362–371. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2023.06.008>.
- Ricardi-Branco, F., Torres, M., Tavares, S.S., Carvalho, I.S., Tavares, P.G.E., Campos, A.C.A., 2013. *Itajuba yansanae* gen. et sp. nov. of Gnetales, Araripe Basin (Albian–Aptian) in Northeast Brazil. In: *Climate Change and Regional/Local Responses*. InTech Open, pp. 192–205. <http://dx.doi.org/10.5772/55704>.
- Rydin, C., Mohr, B.A.R., Friis, E.M., 2003. *Cratonia cotyledon* gen. et sp. nov.: a unique Cretaceous seedling related to *Welwitschia*. *Proceedings of the Royal Society of London B (Supplement) Biological Letters* 270, S29–S32. <http://doi.10.1098/rsbl.2003.0044>.
- Saraiva A.A.F., Lima, F.J., Barros, O.A., Bantim, R.A.M., (org.). 2021. *Guia de fósseis da Bacia do Araripe*. Crato: Universidade Regional do Cariri (URCA). 1° ed. Crato, CE. 239p.
- Storari, A.P., Rodrigues, T., Bantim, R.A.M., Lima, F.J., Saraiva, A.Á.F., 2021. Mass mortality events of autochthonous faunas in a Lower Cretaceous Gondwanan Lagerstätte. *Scientific Reports* 11 (1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85953-5>.
- Varejão, F.G., Silva, V.R., Assine, M.L., Warren, L.V., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Fürsich, F.T., Simões, M.G., 2021. Marine or freshwater? Accessing the paleoenvironmental parameters of the Caldas Bed, a key marker bed in the Crato Formation (Araripe Basin, NE Brazil). *Brazilian Journal of Geology* 51, e2020009. <http://doi.10.1111/sed.12846>.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Matos, S.A., Assine, M.L., 2019. Exceptional preservation of soft tissues by microbial entombment: insights into the taphonomy of the Crato Konservat-Lagerstätte. *Palaaios* 34 (7), 331–348. <https://doi.org/10.2110/palo.2019.041>.
- Yang, Y., 2010. A review on Gnetalean megafossils: problems and perspectives. *Taiwania* 55 (4), 346–354. [https://doi.10.6165/tai.2010.55\(4\).346](https://doi.10.6165/tai.2010.55(4).346).