



Registro de oviposição em inflorescência da Formação Crato (Aptiano), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil

Sérgio Augusto Santos Xavier¹, Maria Somália Sales Viana¹, Elnatan Bezerra de Souza²,
 Maria de Jesus Gomes de Sousa³

Recebido 19 de janeiro de 2014/ Aceito em 16 de maio de 2014

¹Laboratório de Paleontologia, Museu Dom José, Universidade Estadual Vale do Acaraú (UVA); Av. Dom José, 878, CEP 62010-190, Sobral-CE, Brasil. E-mail: sergio.s.xavier@hotmail.com, somalia_viana@hotmail.com; ²Coordenação do Curso de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Vale do Acaraú (UVA); Av. da Universidade, 850, CEP 62040-370, Campus da Betânia, Sobral-CE, Brasil. elbezsouza@gmail.com; ³Departamento de Geologia, Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Ceará (UFC), Campus do Pici, Bloco 912, CEP 60455-760, Fortaleza-CE, Brasil. marryesousa@yahoo.com.br.

Resumo

Este trabalho apresenta um registro de atividade de inseto em uma planta proveniente da Formação Crato, da Bacia do Araripe, a qual é conhecida mundialmente pela grande abundância, diversidade e excelente preservação dos fósseis. O espécime MDJ V-035 (uma impressão limonitizada, em calcário laminado) está depositado no acervo do Museu Dom José, em Sobral, Ceará, e foi identificado como um ramo reprodutivo com a forma de umbela, uma inflorescência, classificada dentro do Grupo Spermatophyta, mais especificamente na Ordem Poales. A interação inseto-plantas observada são quatro oviposições possivelmente relacionadas à Ordem Lepidoptera, tendo como representantes atuais mais conhecidas as borboletas e mariposas. Este tipo de associação demonstra a íntima relação entre insetos e plantas com flores, que conviveram e tiveram sua expansão evolutiva e irradiação adaptativa durante o Eocretáceo, além de fornecer dados paleoecológicos e paleoambientais.

Palavras-chaves: Angiosperma. Araripe. Cretáceo Inferior. Lepidoptera. Poales.

Abstract - *Oviposition in early cretaceous inflorescence from Crato Formation, Araripe Basin, Brazil.*

This paper shows a record of insect activity in a plant from the Crato Formation, Araripe Basin, which is known widely world for great abundance, diversity and excellent fossils preservation. The specimen MDJ V-035 (a limonitized impression, in limestone) is in the Museum Dom José's collection, Sobral, Ceará State, and was identified being a stem reproductive with umbel form, an inflorescence, classified on Spermatophyta Group, more specifically on the Poales Order. The insect-plant interaction

is observed in four ovipositions possibly relationated to Lepidoptera Order, which is actually represented by butterflies and moths. This type of association show the intimate relation between insects and flowering plants, which lived and had their evolutive expansion and adaptive irradiation during Early Cretaceous, besides to give us paleoecology and paleoenvironment data.

Key words: Angiosperm. Araripe.Lepidoptera.LowerCretaceous. Poales.

INTRODUÇÃO

A análise de interações inseto-planta – nos registros fósseis – é um campo relativamente novo na paleontologia. Há alguns anos, plantas fósseis portadoras dessas evidências eram consideradas como mal preservadas e descartadas (Brazet *al.*, 2011). Assim como a grande maioria dos vegetais atuais, alguns fósseis apresentam danos ou outros tipos de estruturas causadas por interações com outros organismos em seus órgãos vegetativos e/ou reprodutivos (raízes, ramos, folhas, flores, frutos e sementes). Raramente o agente causador do dano é fossilizado em associação ao vegetal ao qual danificou, por isso é difícil a correlação entre os dois. Minas, galhas, perfurações, mordidas, cicatrizes e oviposições são os danos mais comuns. Em muitas espécies de insetos herbívoros, a fêmea põe seus ovos em uma planta na qual seus descendentes irão se alimentar (Borror e Delong, 1969, Schoonhoven *et al.*, 2005), podendo ser ovipostos apenas sobre a superfície foliar ou dentro de pequenas perfurações. A análise dessas informações permite uma série de interpretações coevolutivas de insetos e plantas.

Durante o Cretáceo, ocorreu a dispersão e evolução das angiospermas, as quais desenvolveram órgãos reprodutivos - as flores - dos mais variados arranjos e formas. Essa evolução se deu juntamente com o clado dos insetos, sendo estes, em parte, responsáveis pelas diversificações e adaptações florais, assim como também na defesa dos vegetais em caso de

ataques ou danos causados aos órgãos vegetativos. Segundo Grimaldi (2003), a entomo fauna do início do Cretáceo Inferior tem mais similaridades com a do Jurássico do que com a do final do Cretáceo Superior, evidenciando que a grande radiação evolutiva do grupo ocorreu no final do Mesozóico. Sem dúvidas, isso é resultado da expansão das angiospermas entre 120-100 milhões de anos. Atualmente, os insetos polinizam cerca de 85% das angiospermas; dessa forma, esses mesmos insetos do Cretáceo devem ter contribuído na diversificação das plantas com flores, assim como estas também promoveram a diversidade dos fitófagos.

O objetivo deste estudo é caracterizar uma ocorrência de interação inseto-planta em um vegetal fóssil proveniente da Formação Crato do Grupo Santana, na Bacia do Araripe no Nordeste brasileiro e relacioná-la ao possível inseto gerador, auxiliando em inferências paleoecológicas e paleoambientais.

ASPECTOS GEOLÓGICOS DA FORMAÇÃO CRATO

A Bacia do Araripe localizada entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco (Figura 1), é uma das mais importantes bacias interiores do Nordeste do Brasil, principalmente por apresentar um jazigo fossilífero cretáceo com espécimes muito bem preservados. Segundo a proposta de Neumann e Cabrera (1999), a sequência do Araripe é representada pelos Grupos Vale do Cariri, Araripe e Santana (Figura 2), tendo este

Xavier et al. Registro de oviposição em inflorescência da Formação Crato (Aptiano)...

último ocorrido do Aptiano ao Cenomaniano (aproximadamente 120-95 milhões de anos). O Grupo Santana, de idade cretácea, é composto pelas Formações Rio Batateira, Crato, Ipubi, Romualdo, Arajara e Exu, registros de ciclo de transgressão-regressão. Próximo ao fim do Aptiano começou a deposição da Formação

Crato, unidade geológica dos fósseis estudados neste trabalho. Essa unidade é composta por calcários micríticos laminados e ritmitos argila-carbonato, sendo estes últimos ocorrendo sempre nas bases dos pacotes carbonáticos, sendo recobertos pelos calcários laminados (Viana e Neumann, 2002).

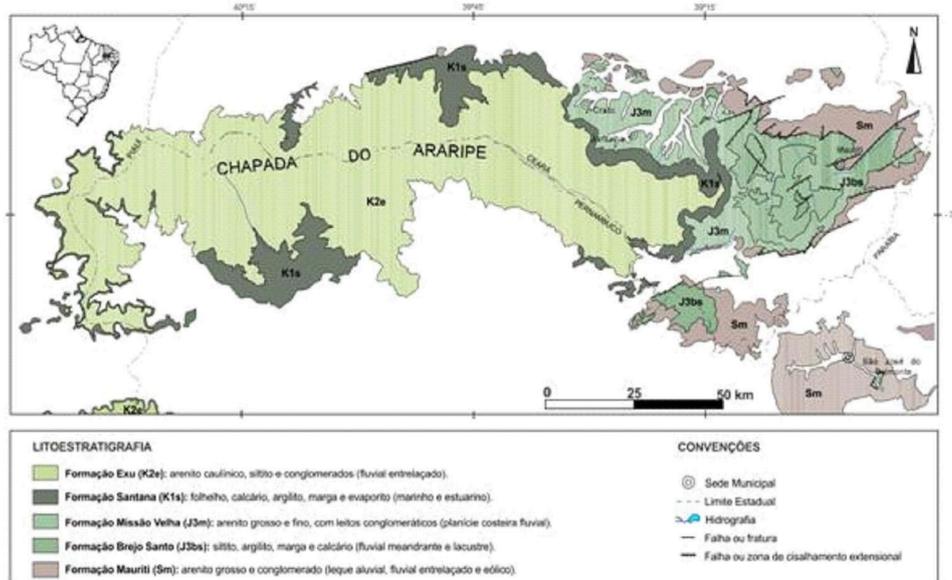


Fig. 1 – Mapa geológico da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Modificado de Angelim et al. (2004).

M.a	PERÍODO	AMBIENTE	LITOESTRATIGRAFIA	GRUPO
100	Cenomaniano	Fluvial	Formação Exu	Santana
		Fluvial	Formação Arajara	
	Albiano	Marinho	Formação Romualdo	
		Costeiro	Formação Ipubi	
	112	Aptiano	Lacustre	
Fluvio-lacustrino			Formação Rio Batateira	
125	Barremiano			
130	Neocomiano	Fluvio-lacustrino	Formação Abaiara	
145	Jurássico	Fluvial	Formação Missão Velha	Araripe
		Lacustre	Formação Brejo Santo	
200				
350	Devoniano			
416	Siluriano	Fluvial	Formação Cariri	Cariri

Fig. 2 – Estratigrafia da Bacia do Araripe. Adaptado de Neumann e Cabrera (1999).

ASPECTOS PALEONTOLÓGICOS DA FORMAÇÃO CRATO

Os fósseis contidos nas camadas da Formação Crato são relativamente abundantes e diversificados, incluindo invertebrados (ostracodes, conchostráceos, insetos, aracnídeos, bivalvíos e gastrópodes), vertebrados (actinopteriégios, celacantos, pterossauros, quelônios, crocodilianos, lagartos, aves e anuros) e vegetais (fragmentos de algas, gimnospermas e angiospermas), além de icnofósseis (coprólitos, pistas de invertebrados e estromatólitos) e palinormfos; todos em bom estado de preservação, normalmente por processos de piritização, limonitização ou carbonização (Viana e Neumann, 2002).

A paleoentomofauna e a paleoflora representam, especialmente, um registro muito significativo para o conhecimento da evolução das angiospermas. Associações fitofossilíferas e interações inseto-planta também permitem inferir o paleoambiente cretáceo da região, o qual seria de vida continental, próximo a um lago. Braz (2012) afirmou que a paleoflora da Formação Crato é constituída principalmente por espécimes de características xerófitas e xeromórficas.

Dilcher et al. (2005) sugeriram que naquela época o clima seria quente e úmido, baseando-se na ocorrência de vegetais como por exemplo as Welwitschiaceae e Ninfaleanas (plantas aquáticas). A sequência desta formação representa ainda a deposição em sucessivas fases do paleolago, onde as águas apresentavam teores de salinidade relativamente baixos. Duas fases foram diferenciadas: a primeira, na base, representa um paleolagomeromítico e eutrófico; a segunda, no topo, holomítico, mesotrófico a oligotrófico (Silva-Telles Jr e Viana, 1990).

Os insetos fósseis também são bastante representativos para essa unidade. Doze grupos são mencionados por Bechly (1998 *apud* Martill; Bechly e Loveridge, 2007): Hemiptera 14%, Hymenoptera 4%, Coleoptera 4%, Odonata 14%, Diptera 3%, Orthoptera 16%, Neuropterida 8%, Ephemeroptera 14%, Blattodea 4%, Dermaptera 1%, Isoptera 1%, Amphiesmenoptera (Trichoptera+Lepidoptera) 1%. A Ordem Lepidoptera, que classifica o possível gerador da oviposição deste trabalho, possui cinco táxons descritos por Martins-Neto e Vulcano (1989) e Martins-Neto (1999, 2001) (Tabela 1).

Tabela 1 – Táxons lepidópteros descritos para a Formação Crato. Fonte: Martins-Neto e Vulcano (1989) e Martins-Neto (1999, 2001).

Família	Espécie	Observações dos autores
Micropterygidae Herrich-Schäffer, 1855	<i>Parasabatınca caldasae</i> Martins Neto e Vulcano, 1989	-
Undopterygidae (autor não encontrado)	<i>Undopterix caririensis</i> Martins Neto e Vulcano, 1989	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Gracilepterix pulchra</i> Martins Neto e Vulcano, 1989	similar a <i>Undopterix</i>
Eolepidopterigidae Rasnitsyn, 1983	<i>Xena nana</i> Martins Neto, 2000	similar a <i>Eolepidopterix</i>
Eolepidopterigidae Rasnitsyn, 1983	<i>Psamateia calipsa</i> Martins Neto, 2002	-

MATERIAIS E MÉTODOS

O espécime do presente estudo foi coletado na Pedreira Pedra Branca, onde a rocha é extraída para uso como pedras ornamentais na construção civil e atualmente pertence ao acervo fossilífero do Museu Dom José (MDJ), Sobral-Ceará, tendo sido tratado durante cerca de dois anos no Laboratório de Paleontologia (LABOPALEO) da Universidade Estadual Vale do Acaraú (UVA). O fóssil foi preparado mecanicamente com agulhas e ponteiros para retirada de parte da rocha que recobria o espécime. Em seguida o material foi impermeabilizado com verniz acrílico diluído que ajuda na manutenção da sua integridade. Para a identificação, foi feita morfometria, seguida de anatomia comparada com base em literatura especializada, sempre seguindo as normas do

Código Internacional de Nomenclatura Botânica - CINB (Mcneil *et al.*, 2006). Microscópio estereoscópico (lupa) foi utilizado para observação de caracteres diminutos e especialmente observação e descrição da interação inseto-plantas ocorrente, utilizando como base os critérios de identificação e comparação de Labandeira *et al.* (2007).

TAXONOMIA

A taxonomia paleobotânica seguiu os critérios adotados por Taylor *et al.* (2009).

Superdivisão—Spermatophyta

Divisão—Magnoliophyta Paul Hermann, 1690

Classe—Liliopsida Scopoli, 1760

Subclasse—Commelinidae Takhtajan, 1967

Ordem—Poales Small, 1903

Material: MDJ V-035, ramo reprodutivo (Figura 3).



Fig. 3 – MDJ V-035, ramo herbáceo reprodutivo da Ordem Poales, mostrando a forma umbela, uma das várias morfologias de inflorescência.

Procedência estratigráfica: Bacia do Araripe, Grupo Santana, Formação Crato (aproximadamente 120 milhões de anos), Cretáceo Inferior.

Descrição: pequeno ramo reprodutivo com 16 cm de altura, com um pedúnculo onde existe um nó medial de onde partem dois ramos laterais

opostos. No ápice do pedúnculo, que possui forma cônica, partem uma série de ramos secundários, 10, saindo de um único ponto de origem. Todos os ramos secundários apresentam nervuras paralelas não ramificadas. Alguns desses ramos possuem arranjo dicásial, onde em um deles, na região apical está preservado um fruto (Figura 4).

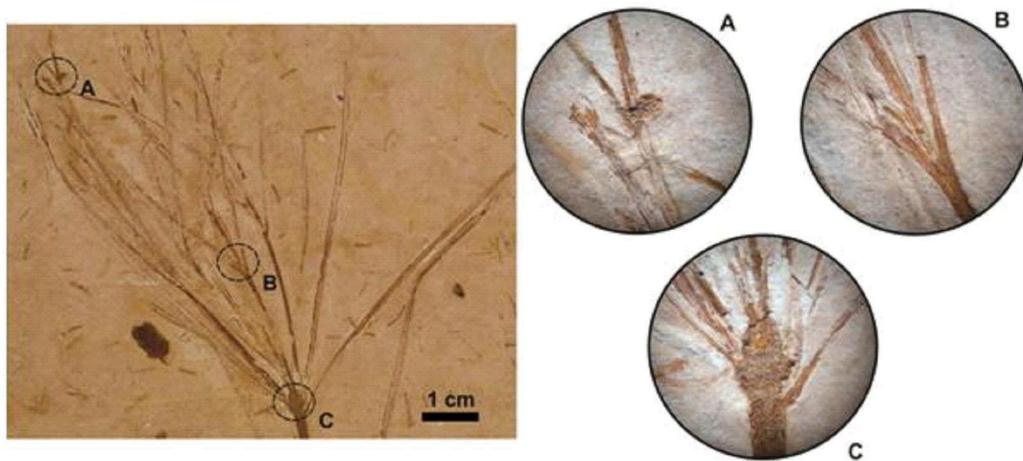


Fig. 4 – Estruturas morfológicas (vegetativas e reprodutivas) presentes no fóssil. A. fruto conectado ao ápice de um dos ramos, aum. 25x; B. detalhe mostrando um dos ramos dicásiais, aum. 22x; C. ápice cônico, de onde saem todos os ramos da inflorescência, aum. 18x.

A taxonomia entomológica do possível organismo gerador da oviposição seguiu a classificação apresentada por Zhang (2011).

Filo-Arthropoda von Siebold, 1848

Subfilo- Hexapoda Latreille, 1825

Classe -Insecta Linnaeus, 1758

Ordem -Lepidoptera Linnaeus, 1758

Descrição: Quatro oviposições, com média de 1 mm de comprimento por 0,6 mm de largura. Possuem formato alongado a elipsoidal, com as extremidades arredondadas. A superfície é ornamentada com cristas paralelas, em número de duas, as quais se prolongam desde o polo superior ao inferior. As cristas são alternadas entre sulcos suaves. Não é possível visualizar as cristas em duas dessas oviposições, por estarem parcialmente preservadas (Figura 5).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A maioria das famílias incluídas na Ordem Poales (com exceção das Bromeliaceae) possui como características principais o hábito herbáceo gramíneo; folhas lanceoladas alongadas com nervuras paralelas não ramificadas, compostas por uma bainha e limbo; inflorescência com flores diminutas localizadas próximo ou no ápice dos ramos primários, secundários ou em ramos dicásiais. Poales é atualmente um grupo bem representado no Brasil, sendo um dos principais componentes da respectiva flora. Das dezoito famílias que têm sido consideradas nesta ordem, dez ocorrem no Brasil (Souza e Lorenzi, 2012). Segundo estimativas, pensa-se que a , pensa-se que a origem das Poales tenha sido a América do Sul, há aproximadamente 115 milhões de anos.

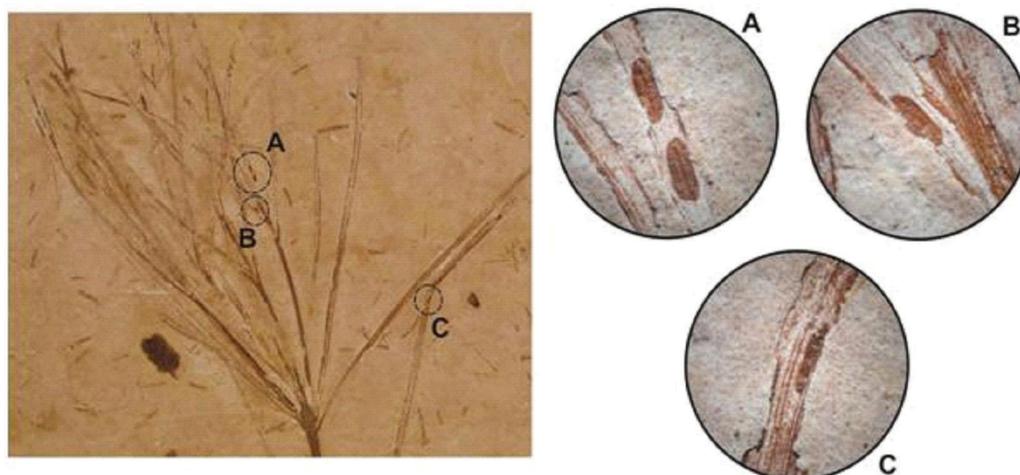


Fig. 5 – Oviposições observadas nos ramos da inflorescência. A. duas oviposições de inseto em um ramo dicasial, mostrando a ornamentação na superfície dos ovos, aum. 45x; B. terceira oviposição, parcialmente preservada em um ramo dicasial, aum. 45x; C. quarta oviposição em um dos ramos do eixo principal, parcialmente preservada, aum. 45x.

Existem fósseis de pólen e de frutos que estão datados do Cretáceo Inferior (Bremer, 2002).

Ovos de inseto variam em tamanho, forma, ornamentação, estrutura da casca e sistemas de aeração (Hinton, 1981). Em Lepidoptera, os ovos são colocados sobre uma superfície foliar plana ou inseridos em perfurações, isoladamente ou em pequenos agrupamentos nos sulcos das nervuras medianas ou em bolsões epidérmicos, mas nunca em minas (Krassilov e Rasnitsyn, 2008). Segundo Powell (2003), Lepidoptera é uma das três maiores ordens de insetos atuais, com uma estimativa de 160.000 espécies identificadas. Baseado em espécimes de coleções, é possível que menos da metade tenha sido catalogada pelos taxonomistas; mesmo na América do Norte estima-se que 1/3 da fauna seja desconhecida. Dessa forma, não é possível fazer uma projeção real das espécies de Lepidoptera no mundo, mas é certo que esse número exceda 350.000. Muito dessa diversidade pode ser atribuída à radiação dessas espécies associadas às plantas com flores. Lepidoptera ocorrem em praticamente todos os biomas terrestres, com exceção das regiões polares.

A grande diversidade dos grupos de

insetos pode ser relacionada à sua coevolução com as plantas, quando ocorreram expansão evolutiva e irradiação adaptativa, a qual não é só documentada pelo enorme número de espécies de angiospermas em comparação com as gimnospermas, mas também pelo fato de que essas ordens de insetos que estão associados às plantas com flores pertencem a grupos com o maior número de espécies (Bechly, 2007).

O espécime MDJ V-035 trata-se de uma impressão em calcário laminado de um ramo reprodutivo herbáceo, preservado por limonitização, com um fruto conectado no ápice de um dos ramos. Devido a sua forma de umbela (guarda-chuva) foi interpretado como uma inflorescência classificado dentro da Ordem Poales. A interação inseto-plantas preservada são quatro oviposições, localizadas em três ramos diferentes. Os dois primeiros foram depositados próximos um do outro no mesmo ramo dicasial, o terceiro está isolado, mais abaixo, em outro ramo dicasial e o quarto, parcialmente preservado, foi oviposto em um ramo do pedúnculo. Todos os ovos foram depositados sobre a superfície foliar, sem apresentar perfurações ou outros danos morfológicos.

O possível gerador está relacionado a insetos da Ordem Lepidoptera cujos representantes estão presentes na paleoentomofauna da Formação Crato. A boa preservação do vegetal fóssil, apresentando ainda órgãos reprodutivos conectados, indica que o espécime sofreu pouco ou nenhum transporte, sendo soterrado rapidamente em ambiente lacustre de baixa energia.

AGRADECIMENTOS

Agradecimentos ao Doutorando Paulo Victor de Oliveira pelos conselhos e revisão no texto; à Prof.^a Dr.^a Karen Souza Adami-Rodrigues pelas dicas e material bibliográfico disponibilizado e à graduanda em Biologia da UVA, Ellen Kallyne de Sousa Brandão pela revisão e ajuda na descrição do vegetal fóssil. Também agradece à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pela bolsa de pesquisa concedida ao primeiro autor através do projeto “Sistemática dos Fósseis Vegetais da Coleção do Museu Dom José”.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Angelim, L.A.A.; Vasconcelos, A.M.; Gomes, J.R.C.; Wanderley, A.A.; Forgiarini, L.L.; Medeiros, M. de F. 2004. Folha SB.24-Jaguaribe. In: Schobbenhaus, C., Gonçalves, J.H.; Santos, J.O.S.; Abram, M.B.; Leão Neto, R.; Matos, G.M.M.; Vidotti, R.M.; Ramos, M.A.B.; Jesus, J.D.A de (eds) Carta Geológica do Brasil ao Milionésimo. Sistema de Informações Geográficas – SIG, Programa Geologia do Brasil, CPRM, Brasília. CD-ROM.

Bechly, G. 1998. New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil (Insecta: Odonata). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde: B(264)*: 1–66.

Bechly, G. 2007. Insects of the Crato Formation. In: Martill, D.M.; Bechly G.; Loveridge, R.F. (eds) *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*, Cambridge: University Press, 142-148p.

Borror, D.J.; DeLong, D.M. 1969. *Introdução ao Estudo dos Insetos*. Programa de Publicações Didáticas, Agência Norte-Americana para o Desenvolvimento Internacional – USAID, Rio de Janeiro, 653p.

Braz, F.F. 2012. Registro Angiospérmico Eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: interpretações paleoambientais, paleoclimáticas e paleofitogeográficas. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 229p.

Braz, F.F.; Utida, G.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Mohr, B.A.R.; Wappler, T. 2011. Marcas de atividades de insetos em folhas ninfaleanas eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Brasil. In: *Paleontologia: Cenários de Vida*, Rio de Janeiro, Editora Interciência, 4: 57-67p.

Bremer, K. 2002. Gondwanan Evolution of the Grass Alliance of Families (Poales). *Evolution*, 56(7): 1374-1387.

Dilcher, D.L.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.; Pons, D.; Lott, T. A. 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *American Journal of Botany*: 92(8): 1294-1310.

Grimaldi, D. 2003. Fossil Record. In: Resh, V.H.; Cardé, R.T. (eds) *Encyclopedia of Insects*, (USA): Elsevier, 455-463p.

Hinton, H.E. 1981. *Biology of insect eggs*. Oxford: Pergamon Press, 1125p.

Krassilov, V.; Rasnitsyn, A. 2008. *Plant – Arthropod Interactions in the Early Angiosperm History Evidence from the Cretaceous of Israel*, Sofia – Moscow: Pensoft Pub, 224p.

- Labandeira, C.C.; Wilf, P.; Johnson, K.R.; Marsh, F. 2007. Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossil. Version 3.0, Smithsonian Institution, WLAWGington, D.C. 25 p.
- Martill, D.M.; Bechly, G.; Loveridge, R.F. 2007. The Crato Fossil Beds of Brazil - Window into an Ancient World. Cambridge: University Press, 625p.
- Martins-Neto, R.G. 1999. New genus and new species of Lepidoptera (Insecta, Eolepidoperigidae) from Santana Formation (Lower Cretaceous, northeast Brazil): In: Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 5, Boletim de Resumos, Rio de Janeiro, 531-535p.
- Martins-Neto, R.G. 2001. Primeiro registro de Trichoptera (Insecta) na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, com descrição de sete novos taxons. In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste, 1 e 2, Crato, 1990/1997. Boletim: 212-226p.
- Martins-Neto, R.G.; Vulcano, M.A. 1989. *A m p h i e s m e n o p t e r a*, (Trichoptera+Lepidoptera) na Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. I – Lepidoptera (Insecta). Anais da Academia Brasileira de Ciências: 61: 459–465.
- McNeill, J.; Barrie, F.R.; Burdet, H.M.; Demoulin, V.; Hawksworth, D.L.; Marhold, K.; Nicolson, D.H.; Prado, J.; Silva, P.C.; Skog, J.E.; Wiersema, J.H.; Turland, N. J. 2006. Código Internacional de Nomenclatura Botânica (Código de Viena). Adotado pelo XVII Congresso Internacional de Botânica, Viena, Áustria, julho de 2005. 181p. (Traduzido por C.E.M. Bicudo & J. Prado)
- Neumann, V.H.; Cabrera, L. 1999. Una Nueva Propuesta Estratigráfica para latectonosecuencia post-rifte de la Cuenca de Araripe, Noreste de Brasil: In: 5 Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 1 Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur, Atas do simpósio, Serra Negra. v. único.
- Powell, J.A. 2003. Lepidoptera (Moths, Butterflies) In: Resh, V.H.; Cardé, R.T. (eds), Encyclopedia of Insects, (USA): Elsevier, 631-663p.
- Schoonhoven, L.M.; Van Loon, J.J.A.; Dicke, M. 2005. Insect-Plant Biology. Oxford: University Press, 2 ed., 421p.
- Silva-Telles Jr, A.C.; Viana, M.S.S. 1990. Paleocologia dos ostracodes da Formação Santana (Bacia do Araripe): um estudo ontogenético de populações. In: I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste. Crato, 309-327p.
- Souza, V.C.; Lorenzi, H. 2012. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APGIII. Nova Odessa/SP: Instituto Plantarum, 3 ed., 768p.
- Taylor, T.N.; Taylor, E.L.; Krings, M. 2009. Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants. Elsevier, Book Aid International, 2 ed., 1230p.
- Viana, M.S.S.; Neumann, V.H.L. 2002. O Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. In: SIGEPE: Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Brasília: DNPM, 113-120p.
- Zhang, Z-Q. 2011. Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. In: Zhang Z-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa: 3148: 99-103.