



**Universidade do Estado do Rio de Janeiro**  
Centro Biomédico  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Hanna Carolina Lins de Paiva

**Revisão sistemática e paleoecologia da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves (Cretáceo Inferior), Bacia de Sergipe-Alagoas**

Rio de Janeiro

2022

Hanna Carolina Lins de Paiva

**Revisão sistemática e paleoecologia da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves  
(Cretáceo Inferior), Bacia de Sergipe-Alagoas**



Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dra. Valéria Gallo da Silva

Rio de Janeiro

2022

CATALOGAÇÃO NA FONTE  
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

P149 Paiva, Hanna Carolina Lins de.  
Revisão sistemática e paleoecologia da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves (Cretáceo Inferior), Bacia de Sergipe-Alagoas / Hanna Carolina Lins de Paiva. - 2022  
262f. : il.

Orientadora: Valéria Gallo da Silva.  
Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Peixe - Taxonomia - Teses. 2. Peixe - Paleoecologia - Teses. 3. Paleontologia - Teses. I. Silva, Valéria Gallo da. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU597(813.5/.7)

Márcia França Ribeiro - CRB7/3669 - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte.

---

Assinatura

---

Data

Hanna Carolina Lins de Paiva

**Revisão sistemática e paleoecologia da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves  
(Cretáceo Inferior), Bacia de Sergipe-Alagoas**

Tese apresentada, como requisito parcial para  
obtenção do título de Doutora, ao Programa de  
Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 21 de Fevereiro de 2022.

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. Paulo Machado Brito

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

---

Prof. Dr. Richard Fariña

Universidad de la Republica de Uruguay

---

Dra. Marcia Aparecida Reis Polk

Agência Nacional de Mineração – ANM

---

Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Junior

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Rio de Janeiro

2022

## DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho ao meu pai, Ildefonso Ferreira Paiva (*in memoriam*), que sempre acreditou em mim e nos meus sonhos.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução pela infraestrutura que permitiu a elaboração desta dissertação.

À CAPES, que me concedeu apoio financeiro durante o tempo de meu doutorado, que foi imprescindível para a confecção do meu trabalho.

À minha orientadora Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Valéria Gallo, pela amizade, paciência e orientação que foram imprescindíveis não só para o desenvolvimento deste trabalho, mas também para o meu crescimento pessoal.

Aos responsáveis pelas coleções do Departamento de Zoologia da UERJ – Paleozoologia (Dr. Hugo Ricardo Secioso Santos), do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS – setor de Paleontologia (Prof. Dr. Marco Brandalise de Andrade) e Museu de Paleontologia Irajá Damiani Pinto – Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da UFRGS (Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Marina Bento Soares), por permitirem minha visita à coleção paleoictiológica referente à localidade estudada na presente tese. Ao geólogo Dr. Ramsés Capilla (Laboratório de Geoquímica do Centro de Pesquisas da Petrobras/CENPES), por elaborar as análises de geoquímica orgânica utilizadas nos capítulos 2 e 4 desta tese. Ao paleoecólogo Dr. Mauro José Cavalcanti (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/INPA), por auxiliar na elaboração do *script* do *software* R, utilizado para as análises paleoecológicas, bem como na elaboração dos gráficos, utilizados no capítulo 4 desta tese. Ao técnico Protasio Vervloet Paim (Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da UFRGS) e à Stella Montelli (estagiária de curadoria e aluna de graduação no curso de Ciências Biológicas da PUCRS), pela imensa paciência ao me ajudar a separar os exemplares necessários ao meu estudo nas coleções visitadas, assim como pela imensa ajuda para fotografá-los.

Aos membros do Laboratório de Sistemática e Biogeografia da UERJ, Dr. Bruno Araujo Absolon, MSc. Carina Figueiredo, MSc. Kamila Luiza Nogueira Bandeira, MSc. João Marcelo Pais Rezende e Bióloga Camilla Rodrigues Nascimento, pela compreensão e companhia nos dias em que eu estava no laboratório.

À minha mãe, que sempre me apoiou, chorou junto comigo e me falou que eu ia conseguir meu título. À minha família materna, que sempre ficou orgulhosa com minhas conquistas e me dava força nas minhas perdas.

Aos meus amigos, que trabalhando ou não na mesma área que eu, sempre buscaram compreender o que faço e sempre me apoiaram nas minhas crises de ansiedade durante esse tempo.

“Assim, lembre-se de olhar para as estrelas, não para os próprios pés. Tente compreender o que vê e questione o que faz o universo existir. Seja curioso(a). E por mais que a vida pareça difícil, sempre há algo que você pode e consegue fazer. Nunca desista. Molde o futuro.”

*Stephen Hawking – Breves respostas para grandes questões*

## RESUMO

PAIVA, Hanna Carolina Lins de. **Revisão sistemática e paleoecologia da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves (Cretáceo Inferior), Bacia de Sergipe-Alagoas**

2022. 262f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

A Bacia de Sergipe-Alagoas apresenta o mais completo registro estratigráfico diretamente relacionado a todas as fases da ruptura do Gondwana e consequente abertura do Atlântico Sul. Por sua vez, a Formação Morro do Chaves está relacionada às supersequências rifte e pós-rifte da bacia, depositadas durante o Eocretáceo (Barremiano-Aptiano). Ela é caracterizada pela intercalação de coquinas e folhelhos, apresentando uma estratificação contínua. Porém, ainda há certo debate sobre a origem deposicional de tais sedimentos. Além disso, a paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves é frequentemente referida na literatura como diversificada, abundante e bem preservada. No entanto, a maior parte dos táxons referidos para a localidade foram alvo de muitos debates e propostas filogenéticas ao longo dos anos, as quais carecem de revisão. Ainda, embora existam estudos sobre a fauna e a flora da Formação Morro do Chaves desde 1870, poucos são os que se dedicaram à paleoecologia da localidade. Dessa forma, é objetivo desta tese realizar uma revisão taxonômica da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves, a qual, juntamente com dados de Geoquímica Orgânica voltados para os folhelhos, visa permitir uma nova visão paleocológica para a localidade. Ainda, a relativa abundância de querogênios do tipo II na localidade é indicativa de um paleoambiente redutor, de influência marinha. A hipótese é sustentada pela correlação positiva entre o Índice de Hidrogênio (IH) e COT. Além disso, as amostras dos folhelhos dos níveis pelíticos F01 e F08 são representativos de paleoambientes mais quentes e mais redutores, enquanto o nível pelítico F05 representa um cenário mais calmo e mais oxigenado. Condições similares são observadas no Cretáceo do Novo México, Irã e Egito. Por sua vez, a paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves é composta por Aulopiformes, Clupeiformes, Coelacanthiformes, Elmmichthyiformes e Lepisosteiformes. Ainda, os prováveis modos de vida e hábitos alimentares da paleocomunidade de peixes da Unidade São Miguel dos Campos podem ser definidos como predadores ativos piscívoros, bentófagos e planctófagos. Aulopiformes atuariam provavelmente como influência do tipo *top-down* na paleocomunidade, controlando as populações de peixes da localidade. Por sua vez, *Mawsonia* e "*Lepidotes*" são normalmente encontrados associados nos afloramentos e provavelmente compartilhariam padrão de comportamento e preferências alimentares, o que é interpretado como potencial de competição entre os táxons.

Palavras-chave: Barremiano. Geoquímica Orgânica. Incursões Marinhas. Paleobiodiversidade. Paleoambiente. Taxonomia.

## ABSTRACT

PAIVA, Hanna Carolina Lins de. **Sistematic revision and paleoecology of Morro do Chaves Formation (Lower Createcous), Sergipe-Alagoas Basin.** 2022. 262f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

The Sergipe-Alagoas Basin presents the most complete stratigraphic record directly related to all phases of the Gondwana breakup and consequent opening of the South Atlantic. On the other hand, the Morro do Chaves Formation is related to the rift and post-rift supersequences of the basin, deposited during the Eocretaceous (Barremian-Aptian). It is characterized by the intercalation of coquinas and shales, presenting a continuous stratification. However, there is still some debate about the depositional origin of these sediments. Furthermore, the paleoictiofauna of the Morro do Chaves Formation is often referred to in the literature as diverse, abundant and well preserved. However, most of the taxa referred to the locality have been the subject of many debates and phylogenetic proposals over the years, which need revision. Although there have been studies on the fauna and flora of the Morro do Chaves Formation since 1870, few studies have been dedicated to the paleoecology of this locality. Thus, the aim of this thesis is to conduct a taxonomic review of the paleoecology of the Morro do Chaves Formation, which, together with organic geochemical data on the shales, will allow a new paleoecological view of the locality. Furthermore, the relative abundance of type II kerogen at the site is indicative of a reductor, marine-influenced paleoenvironment. The hypothesis is supported by the positive correlation between Hydrogen Index (HI) and TOC. Furthermore, the samples of the F01 and F08 pelitic levels are representative of warmer, more reductor paleoenvironments, while pelitic level F05 represents a calmer and more oxygenated scenario. Similar conditions are observed in the Cretaceous of New Mexico, Iran, and Egypt. In addition, the paleoictiofauna of the Morro do Chaves Formation is composed of Aulopiformes, Clupeiformes, Coelacanthiformes, Elmmichthyiformes and Lepisosteiformes. Furthermore, the probable life history and feeding habits of the São Miguel dos Campos Unit fish paleocommunity can be defined as piscivorous active predators, benthic, and planktonic. Aulopiformes would probably act as top-down influence in the paleocommunity, controlling the local fish populations. In turn, *Mawsonia* and "*Lepidotes*" are commonly found associated in the outcrops and would probably share behavioral patterns and food preferences, which is interpreted as potential competition between the taxa.

Keywords: Barremian. Oragnic Geochemistry. Marine Incursions. Paleobiodiversity. Paleoinvironment. Taxonomy.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Variados conceitos de uniformitarianismo.....	29
Figura 2 -	Nuvem de palavras-chave procuradas.....	30
Figura 3 -	Principais objetivos buscados em Paleoecologia .....	34
Figura 4 -	Metodologias mais utilizadas em Paleoecologia.....	36
Figura 5 -	Localização da Bacia de Sergipe-Alagoas.....	72
Figura 6 -	Depressão afro-brasileira.....	75
Figura 7 -	Sequência mesozoica da Sub-bacia de Sergipe.....	79
Figura 8 -	Sequência mesozoica da Sub-bacia de Alagoas.....	80
Figura 9 -	Localização do afloramento da Formação Morro do Chaves.....	83
Figura 10 -	Perfil geológico da Formação Morro do Chaves (Parte I).....	85
Figura 11 -	Perfil geológico da Formação Morro do Chaves (Parte II).....	86
Figura 12 -	Perfil geológico da Formação Morro do Chaves (Parte III).....	87
Figura 13 -	Diagrama de Van Krevelen (1961).....	91
Figura 14 -	Gráfico dos valores de COT na Unidade São Miguel dos Campos	94
Figura 15 -	Variação dos valores de IH nas rochas da Unidade São Miguel dos Campos.....	96
Figura 16 -	Diagrama de tipos de querogênio da Unidade São Miguel dos Campos.....	97
Figura 17 -	Diagrama de IH x COT na Unidade São Miguel dos Campos.....	99
Figura 18 -	Sistema de <i>seaways</i> na América do Sul.....	100
Figura 19 -	<i>Atolvorator longipectoralis</i> , Holótipo Pz.UERJ 486.....	121
Figura 20 -	<i>Atolvorator longipectoralis</i> . Holótipo Pz.UERJ 486.....	122
Figura 21 -	Desenho de <i>Atolvorator longipectoralis</i> . Holótipo Pz.UERJ 486....	126
Figura 22 -	Cimolichthyoidei indet. Holótipo UERJ.MC 3.....	133
Figura 23 -	Cimolichthyoidei indet. Parátipo UERJ. MC 4.....	135
Figura 24 -	Enchodontoidae indet. Exemplar UERJ.MC 10.....	139
Figura 25 -	Desenho de Enchodontoidea indet. Exemplar UERJ.MC 10.....	141
Figura 26 -	<i>Cynoclupea nelsoni</i> , Holótipo MCP 3447-PV.....	145
Figura 27 -	Desenho de <i>Cynoclupea nelsoni</i> , Holótipo MCP 3447-PV.....	151
Figura 28 -	<i>Falconichthys santerezae</i> nom. nud., holótipo MCP3434-PV.....	153
Figura 29 -	<i>Pseudollimma gallae</i> , holótipo Pz.UERJ 497.....	157
Figura 30 -	<i>Pseudollimma gallae</i> , parátipo Pz.UERJ 499.....	162

Figura 31 -	<i>Gibsonichthys miguelcampensis</i> nom. nud., holótipo MCP3415-PV.....	167
Figura 32 -	Desenho de <i>Gibsonichthys miguelcampensis</i> , nom. nud. Holótipo MCP-3415-PV (A).....	171
Figura 33 -	Ellimmichthyiformes gen. et sp. nov, Holótipo Pz.UERJ 580.....	174
Figura 34 -	“ <i>Lepidotes</i> ” <i>alagoensis</i> , Holótipo FPH 0120-V.....	178
Figura 35 -	Escamas de “ <i>Lepidotes</i> ” sp. Exemplar MP-UFRGS 7410.....	183
Figura 36 -	Escamas de “ <i>Lepidotes</i> ” sp. Exemplar UERJ.MC 53.....	184
Figura 37 -	<i>Mawsonia</i> sp., holótipo UERJ.MC 1.....	186
Figura 38 -	Nadadeira caudal de <i>Mawsonia</i> sp., holótipo MCP-3438-PV.....	190
Figura 39 -	Gráfico de abundância relativa das espécies de peixes na Unidade São Miguel dos Campos.....	222
Figura 40 -	Dendrograma UPGMA para os táxons da Unidade São Miguel dos Campos.....	225
Figura 41 -	Análise de Coordenadas Principais (PCA) para as comunidades da Unidade São Miguel dos Campos.....	226
Figura 42 -	Análise de Correspondências para as comunidades da Unidade São Miguel dos Campos.....	227

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Resultado das análises de Carbono Orgânico Total (COT) e Pirólise <i>Rock-Eval</i> para a Unidade São Miguel dos Campos.....	93
Tabela 2 -	Táxons anasliados a partir de literatura.....	118
Tabela 3 -	Espécies de peixes registradas na Unidade São Miguel dos Campos.....	221
Tabela 4 -	Composição taxonômica em todos os níveis da Unidade São Miguel dos Campos.....	223
Tabela 5 -	Índices de diversidade da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos.....	224
Tabela 6 -	Classificação dos grupos funcionais da plaeoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos.....	232

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS INSTITUCIONAIS

AMNH	American Museum of Natural History (Departamento de Geologia e Paleontologia – Nova York – EUA)
<i>BGS.GSM</i>	British Geological Survey (Londres – Inglaterra)
BMNH	British Museum of Natural History (Departamento de Ciências da Terra Londres – Inglaterra)
CENPES	Centro de Pesquisas Leopoldo Américo Miguez de Mello (Laboratório de Geoquímica – Rio de Janeiro – Brasil)
CPRM	Companhia de Pesquisa em Recursos Minerais/Serviço Geológico do Brasil (Divisão de Paleontologia – Rio de Janeiro – Brasil)
DGM	Divisão de Geologia e Mineralogia (DNPM) (Rio de Janeiro – Brasil)
FPH	Fundação Paleontológica Phoenix (Coleção de Vertebrados – Aracajú – Brasil)
MC/UERJ.MC	Coleção Paleontológica da Formação Morro do Chaves (Departamento de Zoologia - Universidade do Estado do Rio de Janeiro – Rio de Janeiro – Brasil)
MCT/PUCRS	Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (Laboratório de Paleontologia – Porto Alegre – Brasil)
MN/UFRJ	Museu Nacional (Departamento de Geologia e Paleontologia – Rio de Janeiro – Brasil)
MNHN	Muséum national d’Histoire naturelle (Departamento de História da Terra – Paris – França)
MP-UFRGS	Museu de Paleontologia Irajá Damiani Pinto (Departamento de Paleontologia – Universidade Federal do Rio Grande do Sul – Rio Grande do Sul – Brasil)
Pz.UERJ	Coleção Paleozoológica da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (Departamento de Zoologia - Rio de Janeiro – Brasil)
UFAL/ARA	Coleção Paleontológica da Universidade Federal de Alagoas/ <i>Campus</i> Araparica (Alagoas – Brasil)

## LISTA DE ABREVIATURAS ANATÔMICAS

Ang	Angular
Ao	Antorbital
Art	Articular
Br	Raios braquióstégios
Chia	Cerato-hial anterior
Chip	Cerato-hial posterior
Cl	Cleitro
c.s.Dspl	Canal sensorial do dentaloesplénico
c.s.Io	Canal sensorial infraorbital
c.s.Pop	Canal sensorial do pré-opérculo
c.s.So	Canal sensorial supraorbital
Dpal	Dermopalatino
Dpt	Dermopterótico
Dsf	Dermoesfenótico
Dspl	Dentaloesplénico
Ecpt	Ectopterigoide
Enpt	Endopterigoide
Ep	Epiocciptal
Exc	Extraescapular
Fr	Frontal
Frf	Fulcra franjada
Hm	Hiomandibular
Hp	Hipial
Io	Infraorbital
Mpt	Metapterigoide
Na	Nasal
Obf	Orbitoesfenótico
Op	Opérculo
Pa	Parietal
Part	Pré-articular
Pcl	Pós-cleitro
Pop	Pré-opérculo
Psf	Paraesfenoide
Ptp	Pós-temporal
Qu	Quadrado
Ra	Raio da nadadeira
Sang	Supra-angular
Sbo	Subopérculo
Scl	Supracleitro
So	Supraorbital
Vo	Vômer

## SUMÁRIO

	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	17
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	20
1	<b>PALEOECOLOGIA: UMA REVISÃO SOBRE OS PRINCIPAIS OBJETIVOS EM ESTUDOS PALEOECOLÓGICOS E A INFLUÊNCIA DA ECOLOGIA</b> .....	22
1.1	<b>Resumo</b> .....	22
1.2	<b>Introdução</b> .....	23
1.2.1	<u>Ecologia X Paleoecologia</u> .....	23
1.3	<b>Histórico da paleoecologia</b> .....	25
1.3.1	<u>A questão do uniformitarianismo</u> .....	27
1.4	<b>Evolução dos estudos paleoecológicos</b> .....	29
1.4.1	<u>Metodologias alternativas em paleoecologia</u> .....	37
1.5	<b>Considerações Finais</b> .....	39
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	41
2	<b>GEOLOGIA E CARACTERIZAÇÃO PALEOAMBIENTAL DA FORMAÇÃO MORRO DO CHAVES, BACIA DE SERGIPE-ALAGOAS</b> .....	71
2.1	<b>Resumo</b> .....	71
2.2	<b>Bacia de Sergipe-Alagoas</b> .....	72
2.3	<b>Arcabouço estrutural e estratigrafia da Bacia Sergipe-Alagoas</b> .....	73
2.3.1	<u>Supersequência paleozoica</u> .....	73
2.3.2	<u>Supersequência Pré-Rifte</u> .....	74
2.3.3	<u>Supersequência Rifte</u> .....	75
2.3.4	<u>Supersequência Pós-Rifte</u> .....	76
2.3.5	<u>Supersequência Drifte</u> .....	77
2.4	<b>Formação Morro do Chaves</b> .....	78
2.5	<b>Objetivo</b> .....	82
2.5.1	<u>Objetivo Específico</u> .....	82
2.6	<b>Área de Estudo</b> .....	82
2.6.1	<u>Sedimentologia da Unidade São Miguel dos Campos (Atol)</u> .....	83
2.7	<b>Metodologia</b> .....	88
2.7.1	<u>Metodologia – Geoquímica orgânica</u> .....	88
2.7.1.1	<u>Análise de carbono orgânico total (COT)</u> .....	88
2.7.1.2	<u>Pirólise <i>Rock-Eval</i></u> .....	89
2.7.1.2.1	<u>Querogênio</u> .....	90
2.8	<b>Resultados e Discussão</b> .....	92
2.8.1	<u>Carbono Orgânico Total</u> .....	94
2.8.2	<u>Pirólise <i>Rock-Eval</i></u> .....	95
2.8.3	<u>Paleoambiente deposicional</u> .....	98
	<b>CONCLUSÕES</b> .....	102
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	103
3	<b>PALEOICTIOFAUNA DA FORMAÇÃO MORRO DO CHAVES</b> .....	112
3.1	<b>Resumo</b> .....	112
3.2	<b>Introdução</b> .....	113
3.3	<b>Objetivos</b> .....	114
3.3.1	<u>Objetivos Específicos</u> .....	114
3.4	<b>Material e Métodos</b> .....	115
3.4.1	<u>Material</u> .....	115

3.4.2	<u>Metodologia</u> .....	118
3.5	<b>Sistemática paleontológica</b> .....	119
3.5.1	<u>Aulopiformes</u> .....	119
3.5.2	<u>Clupeiformes</u> .....	143
3.5.3	<u>Ellimmichthyiformes</u> .....	165
3.5.4	<u>Lepisosteiformes</u> .....	176
3.5.5	<u>Coelacanthiformes</u> .....	184
3.6	<b>Discussão</b> .....	191
3.6.1	<u>Aulopiformes</u> .....	191
3.6.2	<u>Clupeomorpha</u> .....	194
3.6.2.1	<u>Clupeiformes</u> .....	194
3.6.2.2	<u>Ellimmichthyiformes</u> .....	196
3.6.3	<u>Coelacanthiformes</u> .....	197
3.6.4	<u>Lepisosteiformes</u> .....	199
	<b>CONCLUSÕES</b> .....	201
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	203
4	<b>PALEOECOLOGIA DA FORMAÇÃO MORRO DO CHAVES</b> .....	213
4.1	<b>Resumo</b> .....	213
4.2	<b>Introdução</b> .....	214
4.3	<b>Objetivos</b> .....	215
4.3.1	<u>Objetivos específicos</u> .....	216
4.4	<b>Material e Métodos</b> .....	216
4.4.1	<u>Material</u> .....	216
4.4.2	<u>Metodologia</u> .....	217
4.4.2.1	<u>Composição taxonômica</u> .....	217
4.4.2.2	<u>Análises estatísticas</u> .....	217
4.5	<b>Resultados e Discussão</b> .....	221
4.5.1	<u>Composição taxonômica e análises estatísticas</u> .....	221
4.5.2	<u>Estrutura da paleocomunidade: distribuição dos modos de vida e estratégias alimentares</u> .....	227
4.5.3	<u>Respostas Bióticas a Perturbações Paleoambientais</u> .....	233
	<b>CONCLUSÕES</b> .....	235
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	236
	<b>CONCLUSÕES GERAIS</b> .....	244
	<b>ANEXO A</b> .....	246
	<b>ANEXO B</b> .....	257

## INTRODUÇÃO GERAL

A Bacia de Sergipe-Alagoas está localizada no Nordeste do Brasil, ocupando uma área de cerca de 44.370Km<sup>2</sup>, entre ambos os estados (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; GARCIA *et al.*, 2018). Seus sedimentos foram depositados desde o Jurássico Superior até o Holoceno, sendo representados pelos grupos Perucaba (Pré-Rifte), Coruripe (Rifte e Pós-Rifte), Sergipe e Piaçabuçu (Drifte) (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; MELO, 2011). Assim, a Bacia de Sergipe-Alagoas possui o registro estratigráfico mais completo no Mesozoico, com diversos afloramentos bem distribuídos (GARCIA *et al.*, 2018).

Por sua vez, a Formação Morro do Chaves está relacionada às supersequências rifte e pós-rifte da Bacia de Sergipe-Alagoas, depositadas durante o Eocretáceo (Barremiano-Aptiano) (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; TÁVORA *et al.*, 2013; CHINELATTO *et al.*, 2018; GARCIA *et al.*, 2018). A Formação Morro do Chaves se estende desde o norte do Estado de Sergipe (município de Propriá) até o centro do Estado de Alagoas (município de São Miguel dos Campos), ocupando uma parte do Grupo Coruripe (MELO, 2011; GARCIA *et al.*, 2018). Em adição, o afloramento mais importante da Formação Morro do Chaves é a Unidade de São Miguel dos Campos (também conhecida como Atol), situada no município homônimo.

Conhecida pela presença de coquinas e folhelhos contínuos intercalados, a Formação Morro do Chaves é alvo de inúmeros debates, com relação à origem da deposição dos seus sedimentos. A hipótese de origem lacustre foi defendida por Maffizzoni (2000) e Queiroz Neto (2005), os quais afirmaram que a unidade seria um paleoambiente predominantemente continental, lacustre e de baixa energia, com salinidade média de 5% e águas ácidas.

Pesquisas posteriores demonstraram uma influência marinha/salobra para a Formação Morro do Chaves, baseando-se nos novos registros de moluscos, tartarugas marinhas, encodontídeos e celacantos (*e.g.* ANTONIOLI *et al.*, 2009; GALLO, 2009; GALLO *et al.*, 2010; THOMPSON, 2013; ROMANO *et al.*, 2014), os quais poderiam ser indicativos de incursões marinhas periódicas durante o Eocretáceo.

Comumente citada na literatura como “abundante, diversificada e bem preservada” (*e.g.* GALLO, 2000; GALLO e BRITO, 2004; GALLO e COELHO, 2008), a paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves é constituída pelas ordens Aulopiformes, Clupeiformes, Coelachanthiformes, Elopomorpha e Lepisosteiformes (MELO, 2011; POLATI, 2017). No entanto, por conta de novos registros e novas propostas filogenéticas (*e.g.* LÓPEZ-

ARBARELLO e WENCKER, 2016; PAIVA, 2017) nos últimos anos, os táxons encontrados na Formação Morro do Chaves carecem de revisão sistemática.

Além disso, embora existam estudos sobre a fauna e a flora da Formação Morro do Chaves desde 1870, pouco se sabe com relação à sua paleoecologia, principalmente com relação à paleocomunidade de peixes. A primeira menção a estudos paleoecológicos para a Formação Morro do Chaves foi proposta por Maffizzoni (2000), na qual contém a única tentativa de estudo para compreensão de relações tróficas da paleocomunidade de peixes, ainda que de maneira breve. Baseando-se no formato dos dentes e em informações prévias da literatura a cerca dos táxons registrados para a localidade, Maffizzoni (2000) constatou que os peixes da Formação Morro do Chaves poderiam ser classificados em zooplantófagos, bentófagos ou iliófagos. Porém, com o passar dos anos, o enfoque dos estudos na Formação Morro do Chaves se voltou mais para a geologia, tafonomia e taxonomia, deixando a paleoecologia de lado.

Dessa forma, a presente tese objetiva a revisão sistemática da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves, com enfoque também em sua paleoecologia. O estudo se faz relevante, pois vai proporcionar uma melhor compreensão acerca da evolução dos táxons da Unidade de São Miguel dos Campos, bem como a resposta da paleocomunidade de peixes em relação a um paleoambiente com indícios de perturbação, mediante eventos de incursões marinhas, devido à ruptura dos continentes africano e sul-americano.

A tese foi planejada em quatro capítulos, a fim de que os dados possam ser apresentados de maneira clara e coesa. O capítulo 1 apresenta uma revisão bibliográfica sobre a história dos estudos paleoecológicos desde os anos de 1957 até os dias atuais. O estudo aponta existência de ferramentas obsoletas e a sugestão de uso de outras ferramentas mais recentes, advindas da ecologia, para uso em fósseis. Este capítulo foi apresentado e aprovado como um dos modos de avaliação de qualificação do curso de Doutorado. Além disso, o texto foi posteriormente adaptado e submetido à publicação na revista acadêmica *Sustinere*.

O capítulo 2 aborda a geologia da Formação Morro do Chaves. Neste capítulo foram apresentados novos dados para a localidade, provenientes de análises de Geoquímica Orgânica, a qual permitiu interpretar e caracterizar o paleoambiente da Unidade São Miguel dos Campos, com apoio do Laboratório de Geoquímica do Centro de Pesquisas da Petrobras/CENPES. Infelizmente, devido à pandemia, parte dos dados não puderam ser fornecidos até o momento da defesa da presente tese. Assim, o capítulo 2 apresenta interpretações dos dados de Carbono Orgânico Total (COT) e Pirólise *Rock-Eval*, apenas. Tais dados foram adaptados e serão submetidos à publicação na revista acadêmica *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

O capítulo 3 apresenta o estudo de revisão taxonômica da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves, incluindo táxons já publicados e alguns novos espécimes. Novas observações feitas, em especial nos exemplares de *Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud. levaram a uma nova descrição, a qual está atualmente em fase de preparação, para posterior submissão em formato de artigo científico.

O capítulo 4, por sua vez, aborda o estudo paleoecológico da Formação Morro do Chaves, mediante dados recentes da geologia e taxonomia da localidade, acrescidos dos dados de estudos tafonômicos anteriormente efetuados para a paleoictiofauna (MELO, 2011). O estudo averiguou os índices de diversidade das populações de peixes, bem como inferências sobre relações tróficas e seu comportamento em decorrência das incursões marinhas ao longo dos 11 níveis estudados da Unidade de São Miguel dos Campos. Tal estudo foi adaptado e submetido para publicação à revista *Cretaceous Research*.

A presente tese também conta com dois anexos. O Anexo I apresenta uma tabela, contendo os dados referentes à revisão bibliográfica apresentada no capítulo 1. Os dados estão dispostos de maneira a compreender quais táxons foram procurados, além de idade dos organismos, objetivos procurados e metodologias utilizadas, cada qual com sua referência.

Por sua vez, produções (referentes à pesquisa da presente tese ou não), publicadas e/ou submetidas durante o curso de Doutorado, estão apresentadas no Anexo II, seguidas de uma lista, com os títulos das produções acadêmicas ainda em processo de produção pelos respectivos autores. Os artigos são apresentados com sua devida referência, mais a primeira página do artigo publicado no sistema. No caso do capítulo de livro (produto de uma das disciplinas do curso de Doutorado), é apresentada a capa do livro como ilustração da referência.

## REFERÊNCIAS

- ANTONIOLI, L.; DINO, R.; GALLO, V. Palinomorfos barremianos e peixes associados em sedimentos da Formação Morro do Chaves. In: XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Belém. *Livro de resumos*, 2009. p. 22.
- CAMPOS NETO, O. P. A.; LIMA, W. S.; CRUZ, F. E. G. Bacia de Sergipe-Alagoas. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 15, n. 2, p. 405-415, 2007.
- CHINELLATO, G. F.; VIDAL, A. C.; KURODA, M. C.; BASILICI, G. A taphofacies model for coquina sedimentation in lakes (Lower Cretaceous, Morro do Chaves Formation, NE Brazil), *Cretaceous Research*, 2018. [internet] Disponível em: <doi: 10.1016/j.cretres.2017.12.005.>. Acesso em: 09/03/2018.
- GALLO, V. First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas basin, northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia*, v. 51, p. 1-14, 2000.
- \_\_\_\_\_. A paleoictiofauna marinha das bacias marginais brasileiras. In: XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia: A paleontologia e os eventos globais. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Belém, 2009. p. 266.
- \_\_\_\_\_; BRITO, P. M. An overview of Brazilian semionotids. In: G. ARRATIA e A. TINTORI (eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 2004. p. 253-264.
- \_\_\_\_\_; CARVALHO, M. S. S.; SANTOS, H. R. S. New occurrence of Mawsoniidae (Sarcopterygii, Actinistia) in the Morro do Chaves Formation, Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais*, v. 5, n. 2, p. 195-205, 2010.
- \_\_\_\_\_; COELHO, P. M. First occurrence of an aulopiform fish in the Barremian of the Sergipe-Alagoas Basin, northeastern Brazil. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Mesozoic Fishes 4 – Systematics, Homology and Nomenclature*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2008. p. 351-371.
- GARCIA, G. G.; GARCIA, A. J. V.; HENRIQUES, M. H. P. Palynology of the Morro do Chaves Formation (Lower Cretaceous), Sergipe Alagoas Basin, NE Brazil: Paleoenvironmental implications for the early history of the South Atlantic. *Cretaceous Research*, v. 90, p. 7-20. 2018.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A.; WENCKER, L. C. M. New callipurbeckiid genus (Ginglymodi: Semiootiformes) from the Tithonian (Late Jurassic) of Canjuers, France, 2016. [internet] Disponível em: <<http://link.springer.com/article/10.1007/s12542-016-0312-x>>. Acesso em: 01/06/2016.
- MAFFIZONI, A. F. *Plaeoictiofauna da Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior do Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio Grande do Sul. 2000. 149f. Tese (Doutorado em

Geociências), Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2000.

MELO, R. S. P. F. *Análise tafonômica da ictiofauna da Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro, 2011. 181f. Tese (Doutorado em Biociências), Programa de Pós-Graduação em Biociências, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2011.

PAIVA, H. C. L. Revisão de “*Lepidotes*” *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero *Lepidotes*. Rio de Janeiro, 2017. 166f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução), Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Instituto Roberto Alcântara Gomes Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2017.

PETRI, S. Foraminíferos cretáceos de Sergipe. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo*, São Paulo, Série Geologia, v. 265, n. 20, p. 1-140, 1962.

POLATI, R. *Os paleovertebrados da Formação Morro do Chaves (Cretáceo Inferior, Barremiano), da Bacia de Alagoas, Nordeste do Brasil*. Alagoas, 2017. 49f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Licenciatura em Biologia), Licenciatura em Ciências Biológicas, Campus Arapirica/Universidade Federal de Alagoas, 2017.

QUEIROZ NETO, J. V. *Taxonomia, paleoecologia e correlação bioestratigráfica de ostracodes não marinhos no membro Morro do Chaves, Formação Coqueiro Seco, Eoaptiano, Bacia de Alagoas, NE-Brasil*. Brasília, 2005. 62f. Dissertação (Mestrado em Geologia), Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências/Univerdidade de Brasília, 2005.

ROMANO, P. S. R.; GALLO, V.; RAMOS, R. R. C.; ANTONIOLI, L. *Atolchelys lepida*, a newsidenecked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. *Biology Letters*, v. 10, n. 7, p. 1-5, 2014.

TÁVORA, V. A.; GALLO, V.; NOGUEIRA NETO, I. L. A. Microfósseis marinhos da Formação Morro do Chaves (Barremiano Superior), Bacia de Sergipe-Alagoas, Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil. *Livro de Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Gramado, v. 1, p. 158, 2013.

THOMPSON, D. L. *The stratigraphic architecture and depositional environments of non-marine carbonates from Barremian-Aptian Pre-Salt strata of the Brazilian continental margin*. Melbourne, 277f. Tese (Doutorado), Monash University/Melbourne, Victoria, Australia, 2013.

# 1. PALEOECOLOGIA: UMA REVISÃO SOBRE OS PRINCIPAIS OBJETIVOS EM ESTUDOS PALEOECOLÓGICOS E A INFLUÊNCIA DA ECOLOGIA

## 1.1. Resumo

Cabe à paleoecologia refazer a trajetória da vida e suas relações em escala de tempo geológico, a fim de compreender como tais processos ocorreram. Embora atualmente o termo “paleoecologia” seja relativamente popular entre os pesquisadores, sua história é bem mais antiga. Paleoecólogos precisam reconstruir ambientes e comunidades pretéritas, a partir das evidências fósseis, trabalho esse normalmente elaborado pela paleontologia. Além disso, muitas ferramentas utilizadas para a reconstrução paleoambiental vêm de outras áreas, como geologia, climatologia, antropologia, ciências ambientais, entre outros, o que confere a paleoecólogos uma formação mais variada, porém gera mais falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos. A presente revisão bibliográfica tem como objetivos: (I) compreender a evolução dos estudos paleoecológicos e o que isso reflete no conhecimento sobre o passado geológico; (II) identificar possíveis metodologias obsoletas e propor novas formas de abordagem em estudos paleoecológicos. Foi observado que muitas metodologias se mantiveram por gerações na paleoecologia, sem muita alteração. No entanto, utilizar uma determinada metodologia simplesmente por ser utilizada por gerações não é um argumento científico. Uma alternativa para solucionar as questões dos hiatos no registro fossilífero ao quantificar riqueza de espécies seria a detecção imperfeita. Porém ainda são necessários mais estudos para sua melhor aplicação em paleoecologia. Essa seria uma oportunidade de tentar diminuir a falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos, como uma forma de fazer duas vertentes de uma ciência caminharem juntas, além de abrir a porta para novas ideias e possibilitar uma nova compreensão sobre a relação dos organismos com ambientes pretéritos.

**Palavras chave:** Ecologia; Paleontologia; Detecção imperfeita; Tafonomia; Estratigrafia; Uniformitarianismo ecológico

## 1.2. Introdução

Todos os organismos da Terra vivem ou viveram em uma biosfera constituída de ar, água e terra, que foi se modificando paralelamente com eles (LOVELOCK, 1990; MARGULIS, 1990). Tais processos resultaram no planeta em seu contexto atual. Porém, para que o cenário atual fosse possível, outros milhares e milhares de organismos existiram, morreram e deixaram seus nichos disponíveis a processos evolutivos (DUTRA, 2010). Assim, cabe à paleoecologia refazer a trajetória da vida e suas relações em escalas de tempo geológico, a fim de compreender como tais processos ocorreram (DUTRA, 2010).

Para auxiliar nesse estudo, a paleoecologia envolve pensamentos e técnicas desenvolvidas para ciências da terra e biológicas, como tafonomia, sedimentologia, geoquímica e morfologia funcional, o que confere interdisciplinaridade ao paleoecólogo (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1991; DUTRA, 2010; BIRKS, 2019).

A tafonomia é uma ferramenta valiosa em estudos de reconstrução paleoambiental, auxiliando também em estudos paleoecológicos (GIFFORD, 1981; BEHRENSMEYER *et al.*, 2000; MELO, 2011; ANDERSON e WOODS, 2013). Araújo-Junior (2016), por sua vez, apontou que ferramentas tafonômicas podem revelar a qualidade de uma concentração fossilífera e seu potencial para a paleoecologia, uma vez que são valiosas para mostrar a relação dos fósseis e seus locais de vida e de morte.

A sedimentologia lida com os conteúdos faunístico ou florístico encontrados nas rochas, os quais podem ser relacionados com taxonomia, ou mesmo paleoecologia, utilizados nas denominações de zonas bioestratigráficas e litoestratigráficas (SUGUIO, 2015). Para melhor compreender os paleoambientes, a sedimentologia usa recursos da geoquímica (SUGUIO, 2015).

Dessa maneira, é possível identificar a história pré-deposicional (com o estudo de minerais detríticos) e a formação dos ambientes deposicionais e suas histórias diagenéticas e intempéricas (com o estudo de minerais autigênicos, por exemplo) (SUGUIO, 2015).

A ideia de morfologia funcional pode ser atribuída a Georges Cuvier (1769-1832), quando este relacionou forma e função. Ela começou a ser utilizada em paleoecologia a partir do momento em que Ager (1963) percebeu que, em paleoecologia, os fósseis precisam ser interpretados como organismos vivos (RUDWICK, 2005; 2017).

### 1.2.1. Ecologia X Paleoecologia

De acordo com Hunter (1998), ecólogos e paleoecólogos possuem algo em comum: enquanto ecólogos estudam interações entre organismos vivos, os paleoecólogos o fazem para

os organismos fósseis. Ainda, ecólogos estudam as interações entre os organismos num intervalo relativamente curto de tempo, o qual é muito mais curto do que o tempo de vida de um indivíduo (HUNTER, 1998). Por sua vez, a paleoecologia lida com processos que atuam em longos períodos de tempo, os quais englobam eventos históricos, movimentos tectônicos e como a evolução influencia na distribuição das espécies (HUNTER, 1998; BIRKS, 2019).

Apesar de terem certa proximidade no objeto de estudo, sua principal diferença está na amplitude temporal, o que confere o uso de metodologias muitas vezes distintas (BIRKS e BIRKS, 1980). Paleoecólogos precisam reconstruir ambientes e comunidades pretéritas, a partir das evidências fósseis, trabalho esse normalmente elaborado pela paleontologia. Além disso, muitas ferramentas utilizadas para a reconstrução paleoambiental vêm de outras áreas, como geologia, climatologia, antropologia e ciências ambientais, o que confere a paleoecólogos uma formação mais variada (RULL, 2010). Por conta disso, os estudos tornaram-se mais enriquecidos, embora causando ainda mais falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos (RULL, 2010).

Outro ponto bastante debatido em paleoecologia é a limitação em decorrência do estudo com fósseis. Graças à natureza incompleta do registro fóssilífero, muitos ecólogos discordam do uso de dados paleoecológicos em suas análises (RULL, 2010). Olson (1985) e McGlone (1996) afirmaram que dados paleoecológicos são estáticos e produzem pouco ou nenhum impacto no pensamento ecológico. Já Goham *et al.* (2001) e Rull (2010) apontaram a insuficiência de resultados atuais em ecologia para resolver questões mais dinâmicas, como sucessão, estabilidade, respostas bióticas e padrões de diversidade.

Delcourt e Delcourt (1991) e Lima-Ribeiro e Diniz-Filho (2012) afirmaram que o hiato no registro fóssilífero oferece algumas dificuldades nos estudos paleoecológicos. Segundo os autores, tais estudos são dependentes da existência de espécies fósseis de interesse em determinadas regiões ou período geológico. Existe, também, certa dependência entre o nível de confiança e precisão ecológica nos estudos paleoecológicos (ELDER e SMITH, 1984). Com o intuito de reduzir tais limitações, novas metodologias e tecnologias foram desenvolvidas, a fim de extrair de maneira mais eficiente a informação paleoecológica do registro fóssilífero (GIACOMO e FARIÑA, 2017).

Assim, a presente revisão bibliográfica tem como objetivos: (I) compreender a história e a evolução dos estudos paleoecológicos e o que isso reflete no conhecimento sobre o passado geológico; (II) identificar possíveis metodologias obsoletas e propor novas formas de abordagem em estudos paleoecológicos.

### 1.3. Histórico da paleoecologia

Embora atualmente o termo “paleoecologia” seja relativamente popular entre os pesquisadores, sua história é bem mais antiga. Os primeiros estudos paleoecológicos da História foram feitos pelos gregos antigos, os quais foram os primeiros a perceber que os fósseis fornecem pistas sobre ambientes pretéritos (LADD, 1957; CLOUD, 1959; WINGARD *et al.*, 2017).

No entanto, embora tais estudos sejam apontados como os mais antigos nesta revisão, o crédito para o fundador dos estudos paleoecológicos costuma ir para o naturalista inglês Edward Forbes (1843) (LADD, 1957; CLOUD, 1959; WINGARD *et al.*, 2017). Forbes explicou como zonas de diferentes profundidades em ambientes marinhos poderiam ser reconhecidas em soerguimento de camadas de rochas e criou o método de zoo-geologia para uma breve interpretação das camadas sedimentares na ilha de Neo Kaimeni, na Grécia (WINGARD *et al.*, 2017).

Curiosamente, embora os estudos paleoecológicos já existissem desde a Grécia Antiga, o termo “paleoecologia” só foi oficialmente proposto no século XX, com os estudos do paleobotânico Edward Wilber Berry (1875-1945). Berry (1914) afirmou que existia uma ligação entre organismos atuais, cujos hábitat, distribuição e variação seriam de grande importância para determinar a paleoecologia (WINGARD *et al.*, 2017). Entretanto, Böger (1970) criticou a explicação de Berry (1914) e afirmou que o “verdadeiro criador” do termo “paleoecologia” deveria ser Clements (1916), o qual não apenas citou, como definiu paleoecologia como “a resposta de organismos fósseis e comunidades a seus hábitats, assim como a resposta dos hábitats a seus organismos e comunidades”. Clements (1916) reconheceu, ainda, a grande perspectiva que a paleoecologia poderia oferecer, graças à comparação entre o registro paleoecológico e geológico, os quais oferecem verificação cruzada de dados (BÖGER, 1970).

Segundo Khlodov e Osipova (2000), ‘*Manual on Paleoecology*’ (GEKKER, 1933) foi a primeira obra inteiramente dedicada ao estudo dos fundamentos da paleoecologia. Embora seja um livro de apenas 40 páginas, teria sido uma referência muito importante, já que o autor estabeleceu os principais objetivos da paleoecologia. Além disso, com a publicação de dois outros livros (‘*Directions for Research in Paleoecology*’, em 1954, e ‘*Introduction to Paleoecology*’, em 1957), Roman Fedorovich Gekker (1900-1991) teria apontado a necessidade de união entre paleontólogos e litologistas para trabalhar na reconstrução de hábitats de organismos pretéritos, ambientes de sedimentação e gênese de depósitos minerais (KHLODOV e OSIPOVA, 2000).

Wingard e colaboradores (2017) afirmaram que os estudos paleoecológicos tiveram um considerável aumento após a Segunda Guerra Mundial. De acordo com os autores, tal interesse veio por conta do surgimento da metodologia de Woodring (1951), na qual isótopos de oxigênio poderiam ser utilizados para discernir a temperatura da água e resolver alguns questionamentos sobre evidências em análises de paleoambiente (WINGARD *et al.*, 2017).

Em 1957, com a publicação do livro '*Treatise on marine ecology and paleoecology*', de Joel Walker Hedgpeth (1911-2006), houve o estopim para o aumento de pesquisas sobre a paleoecologia marinha, a qual focou em grupos-chave de organismos e interpretação de aspectos físicos de ambientes passados. Além disso, com o aumento de estudos sobre o assunto, houve também um estímulo para que a paleoecologia se tornasse uma subdisciplina na década de 1960 (SEPKOSKI, 2008).

A partir das décadas de 1960 e 1970, os estudos paleoecológicos tornaram-se mais frequentes, graças ao entendimento sobre paleocomunidades, demonstrando que os organismos pretéritos teriam vivido de forma semelhante aos organismos atuais (BOTJER, 2016). De acordo com Gifford (1981), o foco mudou de pesquisas puramente descritivas e cronológicas para reconstruções de dinâmicas de paleopopulações e relação de paleocomunidades, a partir da década de 1960. Um número considerável de paleontólogos atentou-se para o uso de dados de abundância relativa, muito úteis para inferir relações paleoecológicas e que se tornaram mais disponíveis na década de 1960, (GIFFORD, 1981).

Imbrie e Kipp (1971) foram os responsáveis pelos primeiros estudos paleoecológicos com cálculos estatísticos. Os autores conseguiram introduzir o método "fator analítico de função de transferência", que usa análise de fatores de regressão linear de dados em ecologia atual, os quais são aplicados em equações para avaliação de assembleias fossilíferas. Esse método representou um importante avanço das análises paleoecológicas, as quais passaram a ter abordagem de cunho quantitativo, com descrições de assembleias baseadas em dados numéricos dos táxons, além de dados estatísticos associados a erros e medidas de confiança (IMBRIE *et al.*, 1973; KIPP, 1976; WINGARD *et al.*, 2017).

As análises estatísticas em paleoecologia aumentaram nas décadas de 1980 e 1990, graças ao surgimento dos computadores e um melhor entendimento sobre as relações entre ambiente, ecologia e evolução dos processos (WINGARD *et al.*, 2017).

Já no século XXI, as pesquisas em paleoecologia, em especial no Quaternário, passaram a ser mais voltadas para a paleoecologia da conservação, na qual os estudos são utilizados para apresentar perspectivas históricas relevantes sobre a conservação da natureza e manejo de ecossistemas (BIRKS, 2019). Tais perspectivas incluem pistas às respostas bióticas para

mudanças ambientais, padrões e mecanismos de invasões biológicas, extensão de naturalidade em sistemas ecológicos e frequência de perturbação, especialmente incêndios florestais. Além disso, os dados paleoecológicos podem ser usados para definir um contexto de condições florestais atuais e potenciais mudanças futuras (BIRKS, 2019).

### 1.3.1. A questão do uniformitarianismo

Uma das grandes questões debatidas em paleoecologia é a necessidade do uniformitarianismo que, por muitos anos, foi considerado o principal pilar da disciplina (GOULD, 1965). Rull (2010) argumentou que não há dúvidas de que os organismos, desde os mais simples aos mais complexos, possuem nichos, vivem em populações, fazem parte de comunidades, interagem com ambiente físico e estabelecem uma variedade de relações bióticas. Assim, independentemente do tempo geológico, fatores ecológicos ocorrem no ambiente de forma similar, o chamado uniformitarianismo ecológico (RULL, 2010).

O uniformitarianismo propriamente dito, também conhecido como relação de causa e efeito, é um conceito de origem geológica e de suma importância, proposto inicialmente por Hutton (1788). Conhecido como um dos princípios filosóficos essenciais da paleoecologia, o uniformitarianismo postula que muitos dos processos naturais que operaram no passado, conforme observado no registro geológico, podem continuar a operar no presente da mesma maneira, o que posteriormente foi resumido por Geikie (1905) como: “o presente é a chave do passado” (TOMKEIEFF, 1962; BUSHMAN, 1983; RULL, 2010; BAKER, 2014; KNIGHT e HARRISON, 2014; PAUL, 2015; WILMKING *et al.*, 2017; BIRKS, 2019).

No entanto, o uniformitarianismo tem sido debatido desde que foi proposto, já que o uso de seu princípio não é muito consistente. James Hutton (1726-1797) e Charles Lyell (1797-1875), também conhecidos como pais da geologia moderna, costumam ser creditados pelo termo “uniformitarianismo”, mas, na verdade, foi Whewell (1832) que mudou o nome do até então chamado “princípio de uniformidade” (ROMANO, 2015). Lyell (1830-1833), em seu livro “*Principles of Geology*”, dividiu a hipótese de Hutton em três princípios de uniformidade, a saber: princípio da uniformidade; uniformidade do padrão; princípio do curso-estável. Tais princípios juntos formaram uma contrarresposta à ideia de Buckland (1837), referido por Gillispie (1959) como “arquiteto chefe da síntese do catastrofismo”, a qual explicava o registro geológico unicamente como resultado de um “agente direto de Interferência Criativa”, em outras palavras, intervenção divina (SCOTT, 1963; GOULD, 1965; WILMKING *et al.*, 2017).

Gould (1965), por sua vez, questionou a teoria de Lyell e se realmente o uniformitarianismo seria necessário em paleoecologia. Além disso, ele apontou certa confusão com o conceito e o dividiu em uniformitarianismo substantivo e metodológico (actualismo) (GOULD, 1965; BIRKS, 2019). Ainda analisando os princípios de Lyell e a proposta de Gould (1965), Rudwick (1972) foi além da dicotomia e identificou quatro definições de uniformitarianismo, as quais foram aceitas também em Gould (1987).

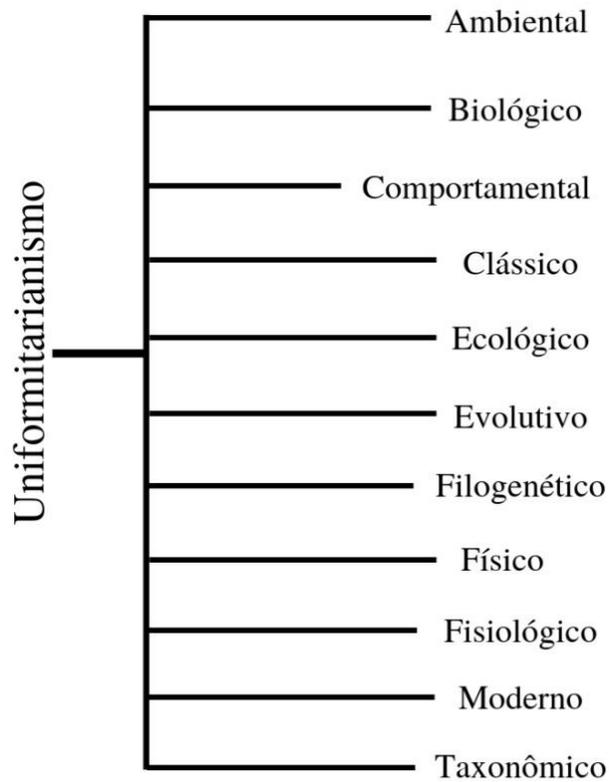
Por sua vez, Mayr (2011) conseguiu abrir o leque de definições do uniformitarianismo, passando de quatro a seis, as quais estão fortemente relacionadas não apenas às ideias de Lyell, mas também às ideias evolutivas de Jean Baptiste Lamarck (1744-1829), Charles Robert Darwin (1809-1889) e Louis Agassiz (1807-1873) (ROMANO, 2015).

Ao contrário de Gould (1965), Rull (2010) defendeu o uso do uniformitarianismo em paleoecologia, afirmando que passado, presente e futuro não são unidades discretas, mas um tempo contínuo, onde espécies e ecossistemas flutuam, mudam e se desenvolvem. Assim, não poderíamos considerar uma biosfera pretérita e outra do presente/futuro, mas uma única biosfera contínua, sustentada pela evolução biológica (RULL, 2010).

Por outro lado, Romano (2015) afirmou que, embora haja diversos significados com o termo uniformitarianismo (FIGURA 1), as qualidades associadas ao termo indicam apenas um único aspecto do uniformitarianismo, sem sequer considerar a definição original do termo.

Ainda, se tal afirmação “o presente é a chave do passado” é considerada verdadeira, então o conceito explora a uniformidade de princípios mais do que a uniformidade dos processos (ORME, 2013; FURLANI e NINFO, 2015). Além disso, Furlani e Ninfo (2015) afirmaram que o conceito de uniformitarianismo é fortemente relacionado ao presente apenas, porém falta uma explicação do conceito de “presente”. Faith (2018), por sua vez, criticou o uso do uniformitarianismo em paleoecologia e argumentou que o uniformitarianismo precisaria ser analisado com muito cuidado.

Figura 1 - Variados conceitos de uniformitarianismo



Fonte: A autora, 2019.

#### 1.4. Evolução dos estudos paleoecológicos

Para melhor compreender a evolução dos estudos paleoecológicos, foi utilizado o material obtido através de pesquisas em artigos disponíveis nas seguintes bases de dados: Periódicos CAPES, *Scielo*, *Science Direct*, *Web of Science* e *Wiley Online Library*. Foram observadas, também, as sessões de referências de alguns artigos encontrados na busca, a fim de encontrar outros semelhantes.

Para refinar a busca, foram utilizadas as palavras-chave dispostas na nuvem de palavras abaixo (FIGURA 2):

Figura 2 - Nuvem de palavras-chave procuradas



Fonte: A autora, 2019.

Foi encontrado um total de 418 artigos. Destes, foram eliminados os de cunho arqueológico, os quais não se encaixavam no escopo de nossa pesquisa, restando, assim, os artigos de caráter paleontológico. Os artigos foram avaliados pela presença/ausência dos assuntos paleoecológicos nos estudos.

Deste modo, as palavras-chave deveriam aparecer na sessão própria para isso, no título ou resumo. Além disso, foi avaliado se de fato os artigos apresentavam estudos paleoecológicos, através de análise dos textos. Artigos que possuíam as palavras-chave procuradas, porém não ofereciam quaisquer inferências paleoecológicas no decorrer dos textos, nem no resumo, foram também eliminados.

Por se tratar de artigos de caráter paleontológico, foram considerados os estudos com organismos e paleoambientes que abrangiam quase todo o Fanerozoico. Assim, nosso limite temporal foi desde o Neoproterozoico (Paleozoico) até o início do Holoceno (Cenozoico), cerca de 11.700 anos antes do presente, idade pela qual existe um consenso para um organismo ser considerado fóssil (*sensu* CASSAB, 2010).

Para melhor organização de nossa busca, os artigos selecionados foram compilados em uma tabela (disponível no Anexo I), na qual estão disponíveis os dados (agrupados de acordo

com os grupos taxonômicos estudados), eras geológicas (Paleozoica, Mesozoica e Cenozoica), objetivos e metodologia utilizada.

Durante a identificação das metodologias, artigos que apresentavam os dados de modo mais narrativo, sem uso de cálculos estatísticos, nem geológicos, foram classificados aqui como “Descritivos”. As demais metodologias foram identificadas de acordo com o mencionado pelos próprios autores dos artigos.

A seleção final resultou em 274 artigos, a partir dos quais foi observado que artigos referentes a estudos da Era Cenozoica são a grande maioria, representando cerca de 63,8% dos estudos (n=175 artigos). Por sua vez, a Era Mesozoica foi representada em 21,8% (n=60 artigos) e a Era Paleozoica em 14,2% dos estudos (n=39 artigos).

Um motivo que explicaria a maior parte dos estudos serem referentes ao Cenozoico seria a divisão entre dois grandes grupos de estudo em paleoecologia, apontados por Birks (2019). De acordo com o autor, a paleoecologia é dividida em Paleoecologia do Quaternário e Paleoecologia do Tempo Profundo. Assim, estudos referentes principalmente ao Quaternário (Pleistoceno-Holoceno) remontariam ao passado de 50.000 anos, os quais são relativamente fáceis de serem datados, por conta da presença de radiocarbono. Além disso, durante o Quaternário ocorreram as maiores oscilações climáticas entre estágios interglaciais temperados e glaciais frios (BIRKS, 2019). Foi também nesse período que ocorreu a evolução, diversificação cultural e distribuição global dos humanos, o que teria gerado diversos impactos ambientais durante a História (WINGARD *et al.*, 2017; BIRKS, 2019).

Devido à maior atenção dada ao período Quaternário, além de estudos referentes a humanos (que se refere à Arqueologia, a qual está fora do escopo desta revisão), a maior parte dos estudos paleoecológicos concentra-se em táxons de mamíferos. Independentemente de serem de pequeno ou grande porte, os mamíferos estão presentes em cerca de 32,8% (n=86 artigos) dos estudos, normalmente relacionados à reconstrução de paleodieta e/ou reconstrução paleoambiental.

Ocupando o segundo lugar nos grupos taxonômicos presentes em estudos paleoecológicos, a palinologia representa 16,03% (n=42 artigos) dos estudos consultados, registrados tanto no Paleozoico, quanto Mesozoico e Cenozoico. Por sua vez, o terceiro lugar é representado pelos microfósseis, com 14,1% (n=37 artigos). Assim como os dados de palinologia, os microfósseis são registrados em estudos referentes às três eras geológicas. Ambos, microfósseis e dados palinológicos, estão frequentemente associados à reconstrução paleoambiental e a taxas de produtividade, respectivamente.

Curiosamente, os peixes não se mostraram muito presentes em estudos paleoecológicos. Mesmo que alguns autores (SCHÄFER, 1972; WILSON, 1989; MELO, 2011) já tenham apontado os peixes como melhores indicadores paleoambientais, devido a sua sensibilidade a processos de decomposição e posteriores processos tafonômicos, pouca atenção foi dada ao grupo no caráter paleoecológico. De acordo com os resultados aqui observados, a paleoecologia de peixes foi representada em apenas 6,1% (n=16 artigos) dos estudos.

Apesar de Gifford (1981) ter comentado que o foco nos artigos de paleoecologia deixou de ser puramente descritivo na década de 1960, tal fato não foi observado em nossos resultados. Mesmo depois dos anos 2000, ainda é relativamente frequente artigos de paleoecologia puramente descritivos. Tal fato poderia ser explicado por falta de conhecimento acerca de outras metodologias atualmente adotadas em ecologia, as quais poderiam enriquecer mais ainda estudos paleoecológicos. Gifford (1981) apontou, ainda, uma falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos, o que poderia ter gerado uma certa estase nos estudos durante tanto tempo. Consequências dessa estase foram apontadas em Gould (1970), quando se atentou à curiosa falta de atenção na pesquisa paleoecológica, com relação às fundamentações filosóficas. Ainda, Simpson (1970) afirmou que essa falta de atenção gerou tratados inteiros de paleoecologia escritos, sem nunca mencionar a existência do uniformitarianismo ou o papel de observações contemporâneas ao assumir a significância dos padrões no registro fóssilífero. Essa falta de atenção seria também responsável por sérios problemas na paleoecologia, os quais forjam a ilusão de progresso, mas, na verdade, havia nenhum (LAWRENCE, 1971; GIFFORD, 1981).

Os objetivos em paleoecologia pouco mudaram em 62 anos (FIGURA 3). De acordo com os resultados aqui encontrados, os principais objetivos procurados em paleoecologia são praticamente os mesmos: reconstrução paleoambiental (45,1% dos estudos/n=120 artigos) e compreensão sobre relações tróficas (6% dos estudos/n=16 artigos). Outro objetivo que se mostrou mais constante desde 1991 e permanece frequente em estudos paleoecológicos, especialmente dos mamíferos do Cenozoico, é a reconstrução de paleodieta (15,7% dos estudos/n=42 artigos).

A reconstrução paleoambiental pode ser baseada em algumas espécies indicadoras ou na assembleia fóssilífera como um todo (BIRKS, 2019). Como toda evidência biótica é geralmente utilizada para reconstrução paleoambiental, não é possível usar a reconstrução como base de interpretação de mudanças bióticas observadas, exceto em raros casos em que a reconstrução ambiental é baseada em fontes independentes de evidências, como isótopos estáveis ou geoquímica sedimentar, utilizados com esta finalidade (BIRKS, 2019).

Ainda com relação à reconstrução paleoambiental, Rull (2010) apontou que existe certo equívoco em estudos desse tipo. De acordo com o autor, paleoecologia não é simplesmente uma reconstrução paleoambiental, porém pode fornecer dados necessários para tal. Dessa forma, a paleoecologia seria parte de uma metodologia, não o único objetivo do estudo paleoambiental (RULL 1990; 2010).

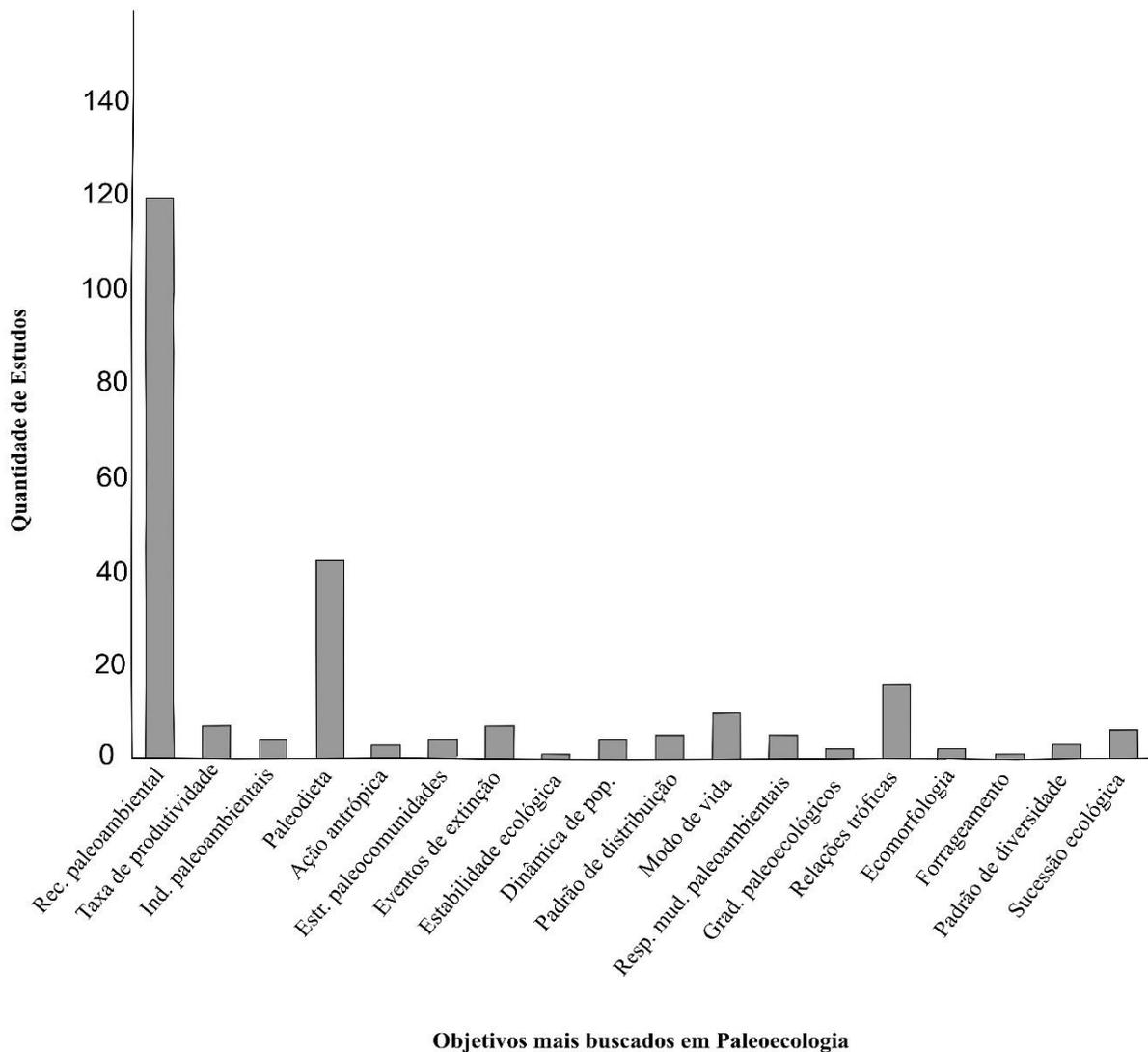
Rull (2010) afirmou que a presença do prefixo *paleo-* apresenta grande impacto em pesquisas de zoologia, botânica, geografia, ecologia, entre outros, devido a um poder homogeneizador do termo. Isso porque o prefixo *paleo-* é frequentemente associado a coleções de museus, rochas e fósseis. Por conta disso, é comum observar em trabalhos “paleoclimatologia” e “paleoecologia” como sinônimos, quando, na verdade, não são. Apesar de o clima ser considerado parte do ecossistema e de reconstruções paleoclimáticas serem necessárias para uma compreensão ecológica adequada, considerar que paleoclimatologistas e paleoecólogos são equivalentes seria aceitar que meteorologistas são ecólogos (RULL, 2010).

Os estudos de paleodieta podem contribuir com informações sobre interações ecológicas. Uma forma de identificar os recursos alimentares das faunas pretéritas seria através do estudo de vestígios fósseis, como fezes ou conteúdo estomacal (VELÁZQUEZ *et al.*, 2015). Outra forma de interpretar a paleodieta seria indiretamente a partir dos dentes, com base em comparações com espécies atuais ou pelos padrões de uso (FORTELIUS e SOLOUNIAS, 2000). A não ser pela identificação de conteúdo estomacal, grande parte dos resultados (21,8% dos estudos/n=51 artigos) mostrou que frequentemente são utilizados dados de isótopos estáveis para reconstrução de paleodieta.

Bravo-Cuevas *et al.* (2017) afirmaram que dados de isótopos estáveis são importantes ao identificar padrões na paleodieta e/ou preferências de hábitat em diversos grupos representantes de megafauna. Dentre os artigos consultados, foi observado que este tipo de análise normalmente baseia-se em carbono e oxigênio, e, algumas vezes, em enxofre e nitrogênio.

Os isótopos de carbono, nitrogênio e enxofre estão mais relacionados a vias fotossintéticas, normalmente conservados ao longo da teia alimentar (KOCH, 2007; MARSHALL *et al.*, 2007; PEREIRA, 2007). Por sua vez, os isótopos estáveis de oxigênio são derivados de ingestão de água do ambiente e estão presentes nos tecidos dos mamíferos (Koch, 2007).

Figura 3 - Principais objetivos buscados em Paleocologia



Fonte: A autora, 2019.

Apesar de alguns autores (*e.g.* KOCH, 2007; MARSHALL *et al.*, 2007; BRAVO-CUEVAS *et al.*, 2017; BIRKS, 2019) terem relacionado a análise de isótopos estáveis apenas à paleodieta de mamíferos do Quaternário, como se fosse a única finalidade da técnica, essa metodologia pode ser aplicada em outros fins, inclusive em ambientes mais antigos, datados do Paleozoico e Mesozoico.

A análise de isótopos estáveis está ligada não apenas à paleodieta de mamíferos, mas de diversos táxons mais antigos, além de estudos paleoclimatológicos e até mesmo paleoecológicos, no sentido de identificação de eventos de extinção em massa, dinâmicas populacionais, sucessão ecológica e no auxílio à reconstrução paleoambiental (*e.g.* HORI *et al.*, 2011; BAJDEK *et al.*, 2017; NIKITENKO *et al.*, 2018).

Cabe ressaltar que a proposta original dos estudos utilizando isótopos estáveis, na década de 1950, era exatamente ajudar geoquímicos e paleo-oceanógrafos a compreender os ciclos globais dos elementos, como uma forma de inferir os climas pretéritos, sistemas de expansão hidrotérmicos e a origem das formações rochosas (LAJTHA e MICHENER, 1994; PEREIRA, 2007). Embora tenha sido desenvolvida para paleoecologia, tal metodologia acabou por chegar ao conhecimento dos ecólogos a partir da década de 1980, sendo utilizada até os dias atuais, com a finalidade de interpretar a estequiometria ecológica (PETERSON e FRY, 1987).

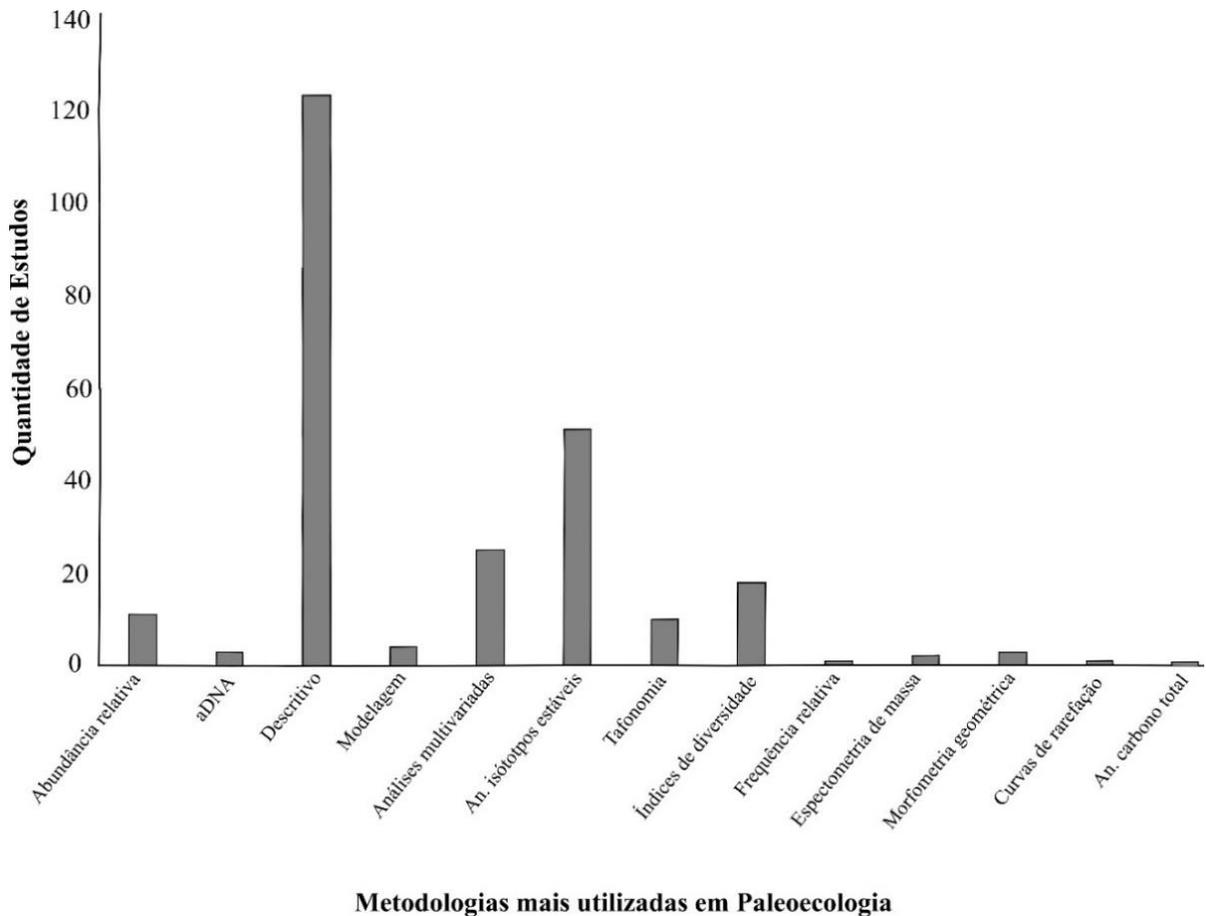
Além da análise de isótopos estáveis, uma metodologia recorrente em paleoecologia (FIGURA 4) é a utilização de índices de diversidade, a fim de calcular taxas de abundância e diversidade, identificar eventos de sucessão ecológica dos organismos e/ou de eventos de extinção. Os índices de diversidade são ferramentas úteis ao estimar a qualidade biológica e ecológica de um ecossistema, através da estrutura de uma comunidade (DANILOV e EKELUND, 1999; BANDEIRA *et al.*, 2013). De uma forma mais geral, eles combinam dois atributos de uma comunidade, como riqueza de espécies e equitabilidade (*sensu* MARTINS e SANTOS, 1999).

Apesar de apenas dois atributos distintos serem necessários para conferir dados sobre a diversidade, Melo (2008) apontou que isso seria apenas uma “sensação” ingênua. Segundo o autor, estes atributos seriam também independentes do esforço amostral, os quais seriam expressos através de fórmula estatística. Porém, a presença de fórmulas estatísticas complexas, muitas vezes, confere a ilusão de um padrão, quando na realidade ele não existe (MELO, 2008).

Os índices de diversidade mais utilizados em paleoecologia são os de Shannon e de Simpson. Ambos são considerados índices não paramétricos, que relacionam abundância relativa das espécies através de expressões matemáticas simples (MELO, 2008).

O índice de Shannon (1948) é uma das ferramentas da teoria da informação. Embora bastante conhecido, Bandeira e colaboradores (2013) alertaram que tal índice nunca pode ser calculado de fato, apenas estimado e corresponderia à medida da entropia física. Cairns (1977) afirmou que essa medida seria insensível com espécies raras, as quais tem um papel importante no ecossistema. Por sua vez, Melo (2008) argumentou que os dados obtidos do índice de Shannon, assim como outros índices de diversidade, são restritos a situações comparativas, o que nem sempre é possível em estudos com fósseis.

Figura 4 - Metodologias mais utilizadas em Paleoecologia



Fonte: A autora, 2019.

Já o índice de Simpson (1949) tem como objetivo original medir a “concentração de classificação” em termos de populações constantes, uma noção inversa de diversidade (BANDEIRA *et al.*, 2013). Krebs (1972), por sua vez, tentou uma abordagem diferente e propôs uma nova definição para o índice de Simpson, indicando a probabilidade de duas espécies escolhidas ao acaso e determinadas independentemente pertencer a espécies diferentes. Essa versão do índice de Simpson tem sido a mais utilizada, inclusive por paleoecólogos.

Melo (2008) afirmou que os índices de Shannon e Simpson são apenas dois entre vários outros índices de diversidade disponíveis na literatura. Um dos maiores problemas é exatamente a falta de critérios na escolha de qual índice de diversidade utilizar. Isso porque todos os índices de diversidade geram infinitas combinações de riqueza de espécies com equitabilidade e a escolha de um determinado índice pode influenciar o padrão obtido, enquanto outro índice pode resultar num padrão distinto (MELO, 2008).

Tal dúvida que surgiu na ecologia acaba sendo semelhante na paleoecologia, pois, embora alguns artigos utilizem outros índices de diversidade além de Shannon e Simpson, ainda

não está muito claro qual o que melhor se adequaria ao estudo com registro fossilífero, levando-se em consideração que o mesmo tem, por definição, natureza incompleta e pode gerar certa confusão no momento de inferir abundância, diversidade ou mesmo riqueza de espécies.

#### 1.4.1. Metodologias alternativas em paleoecologia

Melo (2008) apontou quatro alternativas ao uso de índices de diversidade em ecologia, sendo duas delas alternativas também à paleoecologia. A primeira, e mais comum dentre todas as métricas de diversidade (*sensu* WILSEY *et al.*, 2005), seria o cálculo da riqueza de espécies somente. Ma (2005) afirmou que a riqueza de espécies é o componente mais importante na diversidade das espécies, então apenas ele seria necessário para compreender a diversidade de uma comunidade. No entanto, apesar da facilidade de interpretação, a riqueza é muito dependente do tamanho da amostra e, portanto, é necessária uma padronização do esforço amostral (WILSEY *et al.*, 2005). Além disso, identificar um padrão de diversidade nas comunidades apenas com base na contagem de espécies pode mascarar a estrutura quantitativa da comunidade, assim como pode também mascarar espécies raras (MA, 2005).

Outra alternativa para identificar o melhor índice de diversidade a ser usado seria o uso dos perfis de diversidade, conforme proposto por Peet (1974). Mendes *et al.* (2008) sugeriram uma forma de escolher o melhor índice dentro do perfil de diversidade, ou seja, para uma melhor compreensão da diversidade, deve-se ir além do uso de riqueza de espécies como único índice de diversidade. Uma forma de utilizar os perfis de diversidade seria através de *softwares* estatísticos, como PAST (HAMMER *et al.*, 2001), ou mesmo o pacote ‘*vegan*’ (OKSANEN *et al.*, 2007) do R.

Por outro lado, em paleoecologia, muitas espécies são consideradas raras ou abundantes, apenas se considerando os fósseis encontrados na localidade, quando na verdade elas apenas estavam nas condições possíveis de fossilização, porém podem não refletir o número real que existiu no paleoambiente. Holz *et al.* (2010) afirmaram que no registro sedimentar existem vários hiatos e de diversas ordens de grandeza. Tais hiatos são também refletidos no registro fossilífero, o qual é resultado de uma série de processos que culminam num registro muito incompleto (HOLZ *et al.*, 2010). Dessa forma, é relativamente difícil conferir raridade, abundância ou mesmo diversidade a uma espécie. A raridade das espécies é objeto de fascínio de ecólogos e biólogos evolutivos (LYONS *et al.*, 2005; JAIN *et al.*, 2014; VIOLLE *et al.*, 2017). Entretanto, o conceito de raridade/abundância ainda é um tanto obscuro no âmbito da

paleoecologia, principalmente por conta da natureza incompleta e do modo de detecção de tais variações nas comunidades pretéritas.

Segundo Kellner e Swihart (2014), vários estudos demonstraram que o modo de detecção das espécies varia ao longo do tempo, entre espécies e ambientes. Ignorar tais variações pode gerar consequências sérias, pois pode enviesar os resultados e gerar impactos negativos na qualidade dos dados, levando a falsas ausências de espécies raras ou difíceis de identificar (GU e SWIHART, 2004; GIMENZES *et al.*, 2008; KÉRY e SCHIMIDT, 2008; ZIPKIN *et al.*, 2010; KELLNER e SWIHART, 2014; BENOIT, 2018). Estes erros podem, ainda, direcionar equivocadamente o manejo de ambientes e políticas, além de diminuir a confiança nos ecólogos (KELLNER e SWIHART, 2014).

Uma forma de solucionar o problema referente à abundância, diversidade e mesmo à presença de espécies raras em paleoecologia seria com a utilização da detecção imperfeita. Tal ferramenta é advinda da ecologia e leva em consideração que algumas espécies são praticamente impossíveis de serem totalmente computadas através de um censo. Benoit e colaboradores (2018) afirmaram que existem problemas sérios com relação à amostragem de táxons, principalmente os que correm maior risco de conservação. Táxons de água doce, em especial peixes, estão entre os grupos mais ameaçados e mais complicados de serem amostrados, dado o tipo de hábitat em que vivem e aspectos de sua biologia (RICCIARDI e RASMUSSEN, 1999; ANGERMIER e SMOGOR, 1995; BENOIT *et al.*, 2018).

Benoit e colaboradores (2018) realizaram um estudo com peixes atuais, através de modelos de ocupação, os quais demonstraram que a detecção imperfeita pode, de fato influenciar nas estimativas de riqueza das espécies e a estrutura da comunidade. Os modelos de ocupação, combinados com métodos de ordenação multivariada mostraram de forma robusta quais espécies e locais podem ser mais susceptíveis a impactos da detecção imperfeita. Além disso, é de suma importância que os valores limitantes numa comunidade sejam levados em consideração, pois podem influenciar drasticamente as estimativas de riqueza e outras métricas, o que também influencia o desenvolvimento e base de uma teoria ecológica (BENOIT *et al.*, 2018).

Britton e colaboradores (2011) testaram a detecção imperfeita em populações de *Pseudorasbora parva*, uma espécie asiática de peixe, a qual foi introduzida em lagos da Europa, através de aquicultura. Considerada uma espécie invasora, *P. parva* tem uma baixa densidade populacional, normalmente não detectada em censos, o que gera dados falso-negativos e prejudicam programas de manejo de espécies invasoras. O estudo buscava quantificar a detecção imperfeita e relacionar com a densidade populacional conhecida, por métodos de

amostragem e esforço de pesquisa que não a utilizavam. Comparando os resultados obtidos, os autores observaram que quantificar o uso de detecção imperfeita pode melhorar substancialmente o modelo das estratégias de busca, o que, por sua vez, produz menos chances de erros nos resultados.

### 1.5. Considerações Finais

Birks (2019) apontou que o maior desenvolvimento na paleoecologia seria decorrente dos mais recentes avanços nas ciências da terra, como as advindas da geoquímica, tafonomia e geologia sedimentar. Com o aumento da quantidade e qualidade dos dados paleoecológicos em ótima resolução temporal/espacial, há um grande potencial para interações mais próximas de ecólogos com paleoecólogos, sendo a maior contribuição que a paleoecologia pode fazer para a ecologia.

No entanto, a grande parte dos avanços científicos apontados por Birks (2019) é referente apenas a ambientes do Quaternário, enquanto ambientes mais antigos têm recebido relativamente pouca atenção no decorrer desses 62 anos. Apesar da visão positiva de Birks (2019), a falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos ainda é visível em muitos aspectos, a começar com a separação em grandes grupos de paleoecologia. Se o conceito de uniformitarianismo, como defende Rull (2010), não existiria um ambiente do presente e um outro ambiente do passado, mas o tempo seria contínuo. Dessa forma, não há sentido em separar a Paleoeecologia do Quaternário da Paleoeecologia do Tempo Profundo. Tal separação só causa mais falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos, já que os primeiros apenas teriam conhecimento sobre uma pequena parte da história do planeta, permanecendo ainda muitos hiatos a serem respondidos ao longo do tempo mais profundo.

Rull (2010) apontou que a dissociação psicológica entre passado e futuro continua sendo transmitida através das ciências biológicas, o que faz a paleoecologia ser subestimada ao explicar padrões e processos ecológicos atuais. Além disso, apesar de existirem algumas metodologias em comum, como teste de índices de diversidade e análise de isótopos estáveis, estas são aplicadas de maneiras distintas, bem como outras metodologias que a paleoecologia adotou, provenientes das ciências da terra (RULL, 2010). Tais diferenças acabam criando um verdadeiro abismo entre ecólogos e paleoecólogos, que tendem a ser cada vez mais especializados, porém como ciências diferentes (GIFFORD, 1981; RULL, 2010).

Outro motivo dessa falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos estaria no poder do prefixo *paleo-*, o que gera confusão ao interpretar o real significado e objetivos da paleoecologia

(RULL, 2010). No entanto, se levarmos o uniformitarianismo ecológico à risca, a paleoecologia nada mais é que um ramo da ecologia que busca a compreensão da biosfera, fato que não tem sido considerado por muitos pesquisadores. Isso nos faz voltar ao pensamento de Lawrence (1971), de que existe uma ilusão de progresso, mas, na verdade, não há nenhum.

Muitas metodologias se mantiveram por gerações na paleoecologia, sem muita alteração, como a aplicação dos índices de Shannon e Simpson, tidos como a única ferramenta viável para uso em fósseis, ou reconstrução paleoambiental, sem mencionar como isso seria respondido pelos organismos. Além disso, os artigos ditos como “descritivos” apresentam apenas inferências, baseadas em um único organismo, sem mencionar fauna associada ou mesmo características geológicas ou tafonômicas que tivessem uma melhor explicação paleoecológica para os dados encontrados. Tal fato já havia sido observado por Gifford (1981), ao relacionar estudos paleoecológicos em Arqueologia e Paleontologia. Segundo a autora, enquanto a Arqueologia se desenvolveu mais com relação aos estudos paleoecológicos, em Paleontologia os objetivos pouco mudaram desde 1950, pois os paleontólogos estavam mais interessados em fazer “trabalho braçal” de utilizar apenas as ferramentas já existentes, enquanto relutavam em se reunir em busca de novas metodologias ou abordagens teóricas. Em adição, utilizar uma determinada metodologia simplesmente por ser utilizada por gerações não é um argumento muito confiável (MELO, 2008).

Apesar disso, Melo (2008) afirmou que os índices de diversidade não deixarão de ser usados tão cedo. Porém, o autor também recomenda que os pesquisadores estejam atentos às vantagens e desvantagens de cada metodologia utilizada, pois pode afetar de forma significativa seus resultados finais.

Apesar de ser uma alternativa para solucionar as questões dos hiatos no registro fóssilífero ao quantificar riqueza de espécies, bem como outras métricas, a detecção imperfeita ainda necessita de mais estudos para sua melhor aplicação em paleoecologia. Essa seria uma oportunidade de tentar diminuir a falta de sinergia entre ecólogos e paleoecólogos, como uma forma de fazer duas vertentes de uma ciência caminharem juntas, além de abrir a porta para novas ideias e possibilitar uma nova compreensão sobre a relação dos organismos com ambientes pretéritos.

## REFERÊNCIAS

- AGER, D. V. *Principles of Paleocology: An Introduction to the Study of How and Where Animals and Plants Lived in the Past*. New York: McGraw-Hill, 1963.
- ALVES, A. N.; BRUNO, M. D. R.; GUERRA, R. M.; FAUTH, G. 2018. Biostratigraphy and paleoecologic inferences during the late Campanian–Maastrichtian interval: Evidence based on calcareous nannofossils from Goban Spur. *Marine Micropaleontology*, v. 142, p. 40-47, 2018.
- ALVES, T. D.; COOPER, M. K. E. RIOS-NETTO, A. M. Paleogene-Neogene calcareous nannofossil biostratigraphy and paleoecological inferences from northern Campos Basin, Brazil (well Campos-01). *Journal of South American Earth Sciences*, v. 71, p. 143-160, 2016.
- AMBROSE, S. H. Effects of Diet, Climate and Physiology on Nitrogen Isotope Abundances in Terrestrial Foodwebs. *Journal of Archaeological Science*, v. 18, p. 293-317, 1991.
- ANDERSON, K.; WOODS, A. D. Taphonomy of Early Triassic fish fossils of the Vega-Phroso Siltstone Member of the Sulphur Mountain Formation near Wapiti Lake, British Columbia, Canada. *Journal of Palaeogeography*, v. 2, n. 4, p. 321-343, 2013.
- ANDREU, B.; LEBEDEL, V.; WALLEZ, M.-J.; LÉZIN, C.; ETTACHFINI, E. M. The upper Cenomanian - lower Turonian carbonate platform of the Preafrican Trough, Morocco: Biostratigraphic, paleoecological and paleobiogeographical distribution of ostracods. *Cretaceous Research*, v. 45, p. 216-246, 2013.
- ANGERMEIER, P. L.; SMOGOR, R. A. Estimating number of species and relative abundances in stream-fish communities: Effects of sampling effort and discontinuous spatial distributions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 52, p. 936-949, 1995.
- ANTCLIFFE, J. B.; HANCY, A. D.; BRASIER, M. D. A new ecological model for the ~565 Ma Ediacaran biota of Mistaken Point, Newfoundland. *Precambrian Research*, v. 268, p. 227-242, 2015.
- ARÁOZ, L.; NOETINGER, S.; VERGEL, M. M.; DI PASQUO, M. Bioestratigrafía, paleogeografía y paleoecología del Paleozoico de Sierra de Zenta, Cordillera Oriental Argentina. *Serie Correlación Geológica*, v. 32, p. 43-64, 2016.
- ARAÚJO Jr., H. I. Classifying vertebrate assemblages preserved in Quaternary tank deposits: Implications for vertebrate taphonomy and paleoecology. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, v. 445, p. 147-152, 2016.
- ARAÚJO Jr., H. I.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P. Marcas de dentes de carnívoros/carniceiros em mamíferos pleistocênicos do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 14, n. 3, p. 291-296, 2011.
- ARAÚJO Jr., H. I.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P. Taphonomy and paleoecology in an Upper Pleistocene tank deposit of Paraíba, Brazil: Taphonomic modes, evidence of temporal and spatial resolutions and paleoecological patterns of the Brazilian Intertropical Region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 437, p. 1-17, 2015.

- ARAÚJO Jr., H. I.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P. Origin of bonebeds in Quaternary tank deposits. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 76, p. 257-263, 2017.
- ASEVEDO, L.; WINCK, G. R.; MOTHE, D.; AVILLA, L. S. Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: Stereomicroscopy and tooth calculus analyses combined. *Quaternary International*, v. 255 p. 42-52, 2012.
- AXFORD, Y.; BRINER, J. P.; MILLER, G. H.; FRANCIS, D. R. Paleocological evidence for abrupt cold reversals during peak Holocene warmth on Baffin Island, Arctic Canada. *Quaternary Research*, v. 71, p. 142-149, 2009.
- ÁVILLA, L. S.; FIGUEIREDO, A. M. G.; KINOSHITA, A. *et al.* Extinction of a gomphothere population from Southeastern Brazil: Taphonomic, paleoecological and chronological remarks. *Quaternary International*, v. 305, p. 85-90, 2013.
- BAJDEK, P.; OWOCKI, K.; SENNIKOV, A. G.; GOLUBEV, V. K.; NIEDŹWIEDZKI, G. Residues from the Upper Permian carnivore coprolites from Vyazniki in Russia - key questions in reconstruction of feeding habits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 482, p. 70-82, 2017.
- BAKER, V. R. Uniformitarianism, earth system science, and geology. *Anthropocene*, v. 5, p. 76-79, 2014.
- BAKKER, R. T. Anatomical and ecological evidence of endothermy in Dinosaurs. *Nature*, v. 238, p. 81-85, 1972.
- BAMFORTH, E. L.; BUTTON, C. L.; LARSSON, H. C. E. Paleoclimate estimates and fire ecology immediately prior to the end-Cretaceous mass extinction in the Frenchman Formation (66 Ma), Saskatchewan, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 401, p. 96-110, 2014.
- BANDEIRA, B.; JAMET, J.-L.; JAMET, D.; GINOUX, J.-M. Mathematical convergences of biodiversity indices. *Ecological Indicators*, v. 29, p. 522-528, 2013.
- BARRÓN-ORTIZ, C. R.; THEODOR, J. M.; ARROYO-CABRALES, J. Dietary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico: evidence from the study of dental wear. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 31, n. 2, p. 260-269, 2014.
- BECKER, M. A.; SEIDEMANN, D. E.; CHAMBERLAIN Jr., J. A.; BUHL, D.; SLATTERY, W. Strontium isotopic signatures in the enameloid and dentine of upper Cretaceous shark teeth from western Alabama: Paleocological and geochronologic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 264, p. 188-194, 2008.
- BEGHIN, J.; GUILBAUD, R.; POULTON, S. W. *et al.* A palaeoecological model for the late Mesoproterozoic–early Neoproterozoic Atar/El Mreiti Group, Taoudeni Basin, Mauritania, northwestern Africa. *Precambrian Research*, v. 299, p. 1-14, 2017.

- BEHFOROUZI, E.; SAFARI, A. Biostratigraphy and paleoecology of the Qom Formation in Chenar area (northwestern Kashan), Iran. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 28, n. 3, p. 555-565, 2011.
- BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M.; GASTALDO, R. A. Taphonomy and Paleobiology. *Paleobiology*, v. 26, n. 4, p. 103-147, 2000.
- BELMAKER, M. Insights from carnivore community composition on the paleoecology of early Pleistocene Eurasian sites: Implications for the dispersal of hominins out of Africa. *Quaternary International*, v. 464, p. 3-17, 2018.
- BENNÀSAR, M.; CÁCERES, I.; CUENCA-BESCÓS, G. Paleoecological and microenvironmental aspects of the first European hominids inferred from the taphonomy of small mammals (Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, v. 15, p. 635-646, 2016.
- BENOIT, D.; JACKSON D. A.; RIDGWAY, M. S. Assessing the impacts of imperfect detection on estimates of diversity and community structure through multispecies occupancy modeling. *Ecology and Evolution*, v. 8, p. 4676-4684, 2018.
- BENTON, M. J.; ZHANG, Q.; HU, S. *et al.* Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo-Triassic mass extinction. *Earth-Science Reviews*, v. 125, p. 199-243, 2013.
- BERRY, E. W. The affinities and distribution of the Lower Eocene flora of southeastern North America. *Proceeds of American Philosophical Society*, v. 53, p. 129-250, 1914.
- BETUCCI, T.; AGUILERA, O.; VASCONSELOS, C. *et al.* Late Holocene palaeotemperatures and palaeoenvironments in the Southeastern Brazilian coast inferred from otolith geochemistry. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 503, p. 40-50, 2018.
- BIRKS, H. J. B. Paleocology, In: FATH, B. (ed.). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, Towson, Maryland, 2019. p. 494-504.  
 \_\_\_\_\_; BIRKS, H. H. *Quaternary Palaeoecology*. E. Arnold, London, 1980.
- BLONDEL, C.; ROWAN, J.; MERCERON, G. *et al.* Feeding ecology of Tragelaphini (Bovidae) from the Shungura Formation, Omo Valley, Ethiopia: Contribution of dental wear analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 496, p. 103-120, 2018.
- BOARDMAN, G. S.; SECORD, R. Stable isotope paleoecology of White River ungulates during the Eocene–Oligocene climate transition in northwestern Nebraska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 375 p. 38-49, 2013.
- BOCHERENS, H.; COTTE, M.; BONINI, R. A. *et al.* Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal Xenarthrans from Argentina. *Gondwana Research*, v. 48, p. 7-14, 2017a.

\_\_\_\_\_ ; SCHRENK, F.; CHAIMANEE, Y. *et al.* Flexibility of diet and habitat in Pleistocene South Asian mammals: Implications for the fate of the giant fossil ape *Gigantopithecus*. *Quaternary International*, v. 434, p. 148-155, 2017b.

BOERE, A. C.; DAMSTÉ, J. S. S.; RIJPSTRA, W. I. C.; VOLKMAN, J. K.; COOLEN, M. J. L. Source-specific variability in post-depositional DNA preservation with potential implications for DNA based paleoecological records. *Organic Geochemistry*, v. 42, p. 1216-1225, 2011.

BOETHIUS, A.; AHLSTRÖM, T. Fish and resilience among Early Holocene foragers of southern Scandinavia: A fusion of stable isotopes and zooarchaeology through Bayesian mixing modelling. *Journal of Archaeological Science*, v. 93, p. 196-210, 2018.

BÖGER, H. Bildung und gebrauch von begriffen in der paläoökologie. *Lethaia*, v. 3, p. 243-269, 1970.

BOTFALVAI, G.; ÖSI, A.; MINDSZENTY, A. Taphonomic and paleoecologic investigations of the Late Cretaceous (Santonian) Iharkút vertebrate assemblage (Bakony Mts, Northwestern Hungary). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 417, p. 379-405, 2015.

BOTJER, D. J. *Paleoecology. Past, present and future*. Wiley and Sons, West Sussex, United Kingdom, 2016.

BOTTING, J. P. Diversity and ecology of sponges in the Early Ordovician Fezouata Biota, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 460, p. 75-86, 2016.

BOWMAN, V. C.; FRANCIS, J. E.; ASKIN, R. A.; RIDING, J. B.; SWINDLES, G. T. Latest Cretaceous–earliest Paleogene vegetation and climate change at the high southern latitudes: palynological evidence from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 408, p. 26-47, 2014.

BRACHANIEC, T.; NIEDŹWIEDZKI, R.; SURMIK, D. *et al.* 2015. Coprolites of marine vertebrate predators from the Lower Triassic of southern Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 435, p. 118-126, 2015.

BRACCHI, V. A.; NALIN, R.; BASSO, D. Paleocology and dynamics of coralline dominated facies during a Pleistocene transgressive–regressive cycle (Capo Colonna marine terrace, Southern Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 414, p. 296-309, 2014.

BRAME, H.-M. R.; MARTINDALE, R. C.; ETTINGER, N. P. *et al.* Stratigraphic distribution and paleoecological significance of Early Jurassic (Pliensbachian-Toarcian) lithiotid-coral reefal deposits from the Central High Atlas of Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 514, p. 813-837, 2019.

BRAVO-CUEVAS, V. M.; PRIEGO-VARGAS, J. Dietary evaluation of a hipparionin horse population from the middle Miocene of Oaxaca, southeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 26 n. 2, p. 356-366, 2009.

BRAVO-CUEVAS, V. M.; RIVALS, F.; PRIEGO-VARGAS, J. Paleoeology ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  stable isotopes analysis) of a mammalian assemblage from the late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico and implications for a better understanding of environmental conditions in temperate North America ( $18^{\circ}$ – $36^{\circ}\text{N}$  Lat.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 485, p. 632-643, 2017.

BRITTON, J. R.; PEGG, J.; GOZLAN, R. E. Quantifying imperfect detection in an invasive pest fish and the implications for conservation management. *Biological Conservation*, v. 144, p. 2177-2181, 2011.

BUCKLAND, W. *Geology and mineralogy considered with reference to natural theology*. Philadelphia, Carey, Lea and Blanchard, 1837.

BUNN, H. T.; PICKERING, T. R. Bovid mortality profiles in paleoecological context falsify hypotheses of endurance running–hunting and passive scavenging by early Pleistocene hominins. *Quaternary Research*, v. 74, p. 395-404, 2010.

BUSH M. B.; OLIVEIRA, P. E.; COLINVAUX, P. A.; MILLER, M. C.; MORENO, J. E. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 214, p. 359-393, 2004.

BUSHMAN, J. R. Hutton's Uniformitarianism. *Brigham Young University Studies*, v. 23, n. 1, p. 41-48, 1983.

CACHEL, S. A paleoecological model for the origin of higher primates. *Journal of Human Evolution*, v. 8, p. 351-359, 1979.

CAIRNS Jr., J. Quantification of biological integrity. In: BALLENTINE, R. F.; GUARRAIA, L. J. (eds.), *The Integrity of Water*. EPA Publications, New York. 1977. p. 171-187.

CÁRDENAS, J.; GORDILLO, S. Paleoenvironmental interpretation of late Quaternary molluscan assemblages from southern South America: A taphonomic comparison between the Strait of Magellan and the Beagle Channel. *Andean Geology*, v. 36, n. 1, p. 81-93, 2009.

CARRERA, M. G.; CAÑAS, F. L. Los biohermos de la Formación San Juan (Ordovícico temprano, Precordillera Argentina): paleoecología y comparaciones. *Asociación Argentina de Sedimentología*, v. 3, n. 2, p. 85-104, 1996.

CARRILLO-BRICEÑO, J. D.; GONZÁLEZ-BARBA, G.; LANDAETA, M. F.; NIELSEN, S. N. Fossil Chondrichthyans from the Upper Pliocene Horcón Formation, Valparaíso Region, central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, v. 86, p. 191-206, 2013.

CASSAB, R. C. T. Objetivos e princípios. In: SOUZA, I. S. C. (ed.). *Paleontologia – Conceitos e Métodos 1*, Interciência, Rio de Janeiro. 2010. p. 3-11.

CARIGLINO, B.; MONTI, M.; ZAVATTIERI, A. M. A Middle Triassic macroflora from southwestern Gondwana (Mendoza, Argentina) with typical Northern Hemisphere elements: Biostratigraphic, palaeogeographic and palaeoenvironmental implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 257, p. 1-18, 2018.

- CASTRO, S. P.; CARVALHO, M. A. C. Santonian dinocyst assemblages of the Santa Marta Formation, Antarctic Peninsula: Inferences for paleoenvironments and paleoecology. *Academia Brasileira de Ciências*, v. 87, n. 3, p. 1583-1597, 2015.
- CAVIN, L.; TONG, H.; BOUDAD, L. *et al.* Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: An overview. *Journal of African Earth Sciences*, v. 57, p. 391-412, 2010.
- CÉSARI, S. N.; COLOMBI, C. Palynology of the Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: Paleocological and paleogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 449, p. 365-384, 2016.
- CHÁVEZ-LARA, C. M.; ROY, P. D.; PEREZ, L.; SANKAR, G. M.; NERI, V. H. L. Ostracode and C/N based paleoecological record from Santiaguillo basin of subtropical Mexico over last 27 cal kyr BP. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 32, n. 1, p. 1-10, 2015.
- CHARÓ, M. P.; GORDILLO, S.; FUCKS, E. E. Paleocological significance of Late Quaternary molluscan faunas of the Bahia San Blas area, Argentina. *Quaternary International*, v. 301, p. 135-149, 2013.
- CHENEVAL, J. Fossil bird study, and palaeoecological and paleoenvironmental consequences: Example from the Sain-Gérard-Le –Puy deposits (Lower Miocene, Allier, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 73, p. 295-309, 1989.
- CINER, B.; WANG, Y.; PARKER, W. Oxygen isotopic variations in modern cetacean teeth and bones: implications for ecological, paleoecological, and paleoclimatic studies. *Science Bulletin*, v. 61, n. 1, p. 92-104, 2016.
- Clark, J.; Guensburg, T.E. 1970. Population dynamics of *Leptomeryx*. *Fieldiana*, 16(16):411-451.
- CLEMENTS, F. E. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publication, Washington - DC. 1916
- CLOUD, P. E. Paleocology: retrospect and prospect. *Journal of Paleontology*, v. 33, p. 926-962, 1959.
- COLE, S. R.; WRIGHT, D. F.; AUSICH, W. I. Phylogenetic community paleoecology of one of the earliest complex crinoid faunas (Brechin Lagerstätte, Ordovician). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 521, p. 82-98, 2019.
- COLOMBERO, S.; BONELI, E.; KOTSAKIS, T.; PAVIA, G.; PAVIA, M.; CARNEVELE, G. Late Messinian rodents from Verduno (Piedmont, NW Italy): Biochronological, paleoecological and paleobiogeographic implications. *Geobios*, v. 46, p. 111-115, 2013.
- COLPAERT, C.; PESTCHEVITSKAY, E. B.; NIKITENKO, B. L. Upper Jurassic foraminifera, dinoflagellates and terrestrial sporomorphs from the Gorodishche Section (Ul'yanovsk Region, East European Platform, Russia): Biostratigraphic, palaeoenvironmental

and palaeobiogeographical implications. *Revue de micropaléontologie*, v. 60, p. 549-572, 2017.

CONCHEYRO, A.; LESCANO, M.; CARAMÉS, A.; BALLENT, S. Micropaleontología de la Formación Agrio (Cretácico Inferior) en distintos sectores de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, v. 65, n. 2, p. 342-361, 2009.

CONSOLI, C. P. Rare Danian (Early Paleocene) *Chlamydoselachus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii) From the Takatika Grit, Chatham Islands, New Zealand. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 28, n. 2, p. 285-290, 2008.

DANILOV, R.; EKELUND, N. G. A. The efficiency of seven diversity and one similarity indices based on phytoplankton data for assessing the level of eutrophication in lakes in central Sweden. *Science of the Total Environment*, v. 234, p. 15-21, 1999.

DANTAS, M. A. T.; CHERKINSKY, A.; BOCHERENS, H.; DREFAHL, M.; BERNARDES, C.; FRANÇA, L. M. Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: Feeding ecology ( $\delta^{13}C$ ), niche breadth and overlap. *Quaternary Science Reviews*, v. 170, p. 152-163, 2017.

DELCOURT, H. R.; DELCOURT, P. A. *Quaternary ecology: a paleoecological perspective*. London, Chapman & Hall, 1991.

DERYCKE, C.; LIVE, S.; GROESSENS, E.; GOUJET, D. Paleogeographical and paleoecological constraints on Paleozoic vertebrates (chondrichthyans and placoderms) in the Ardenne Massif Shark radiations in the Famennian on both sides of the Palaeotethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 414, p. 61-67, 2014.

DETZIEN-DIAS, P.; CARRILLO-BRICEÑO, J. D.; FRANCISCHINI, H.; SÁNCHEZ, R. Paleoecological and taphonomical aspects of the Late Miocene vertebrate coprolites (Urumaco Formation) of Venezuela. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 490, p. 590-603, 2018.

DODSON, P. Sedimentology and taphonomy of the Oldman Formation (Campanian), Dinosaur Provincial Park, Alberta (Canada). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 10, p. 21-74, 1971.

DOMINATO, V. H.; MOTHÉ, D.; SILVA, R. C.; AVILLA, L. S. Evidence of scavenging on remains of the gomphothere *Haplomastodon waringi* (Proboscidea: Mammalia) from the Pleistocene of Brazil: Taphonomic and paleoecological remarks. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 31 p. 171-177, 2011.

DOMINGO, L.; KOCH, P. L. GRIMES, S. T.; MORALES, J.; LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. Isotopic paleoecology of mammals and the Middle Miocene Cooling event in the Madrid Basin (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 339-441, p. 98-113, 2012.

DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M.; BAQUEDANO, E.; MABULLA, A.; MERCADER, J.; EGELAND, C. P. Paleoecological reconstructions of the Bed I and Bed II lacustrine basins of

Olduvai Gorge (Tanzania) and insights into early human behavior. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 488, p. 1-8, 2017.

DREWICZ, A.; KOHN, M. J. Stable isotopes in large herbivore tooth enamel capture a mid-Miocene precipitation spike in the interior Pacific Northwest. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 415, p. 1-12, 2018.

DU, A.; ALEMSEGED, Z. Diversity analysis of Plio-Pleistocene large mammal communities in the Omo-Turkana Basin, eastern Africa. *Journal of Human Evolution*, v. 124, p. 25-39, 2018.

DUTRA, T. L. Paleocologia. In: SOUZA, I. S. C. (ed.). *Paleontologia – Conceitos e métodos I*, Interciência, Rio de Janeiro. 2010. p. 339-349.

EISAWI, A. A. M.; BABIKIR, I. A. A.; SALIH, K. A. O. Paleocological significance of newly discovered trace fossils near the Gedaref town, eastern Sudan. *Journal of African Earth Sciences*, v. 61, p. 233-237, 2011.

EL-SABBAGH, A. M.; EL-HEDENY, M. M.; MANSOUR, A. S. Paleocology and paleoenvironment of the Middle–Upper Jurassic sedimentary succession, central Saudi Arabia. *Proceedings of the Geologists' Association*, v. 128, p. 340-359, 2017.

EL-SHAZLY, S. H. Late Carboniferous macrofauna from Wadi Araba, Eastern Desert, Egypt, and their paleocological implications. *Journal of African Earth Sciences*, v. 61, p. 369-394, 2011.

ELDER, R. L.; SMITH, G. R. 184. Fish taphonomy and paleocology. *Geobios, Mémoire Spécial*, v. 8, p. 287-291, 2011.

ELEWA, A. M. T. Ostracod provincialism and migration as a response to movements of Earth's plates: Cretaceous-Paleogene ostracods of West Africa, North Africa and the Middle East. *Journal of African Earth Sciences*, v. 134, p. 92-105, 2017.

ELISSAMBURU, A.; DONDAS, A.; SANTIS, L. Morfometría de las paleocuevas de la "Fm." Chapadmalal y su asignación a *Actenomys* (Rodentia), *Paedotherium* (Notoungulata) y otros mamíferos fósiles hospedantes. *Mastozoología Neotropical*, v. 18, n. 2, p. 227-238, 2011.

FAITH, J. T. Taphonomic and paleocological change in the large mammal sequence from Boomplaas Cave, Western Cape, South Africa. *Journal of Human Evolution*, v. p. 65:715-730, 2013.

\_\_\_\_\_. We need to critically evaluate our assumptions: Reply to Blumenthal *et al.* *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 506, p. 252-253, 2018.

FARIÑA, R. A.; VARELA, L. Comment on "Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal Xenarthrans from Argentina" by H. Bocherens, M. Cotte, R. A. Bonini, P. Straccia, D. Scian, L. Soibelzon and F. J. Prevosti, Gondwana Research, Volume 48, Issue 1, Pages 7–14. *Gondwana Research*, v. 58, p. 241-242, 2018.

FELTES, N. A.; ALBANESI, G. L.; BERGSTRÖM, S. M. Conodont biostratigraphy and global correlation of the middle Darriwilian-lower Sandbian (Ordovician) Las Aguditas Formation, Precordillera of San Juan, Argentina. *Andean Geology*, v. 43, n. 1, p. 60-85, 2016.

FERNÁNDEZ-GARCÍA, M.; LÓPEZ-GARCÍA, J. M.; BENNÀSAR, M. *et al.* Paleoenvironmental context of Neanderthal occupations in northeastern Iberia: The small-mammal assemblage from Abric Romaní (Capellades, Barcelona, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 506, p. 154-167, 2018.

FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española Paleontología*, v. 6, n. 1, p. 37-49, 1991.

FERRY-GRAHAM, L. A.; BOLNICK, D. I.; WAINWRIGHT, P. C. Using Functional Morphology to Examine the Ecology and Evolution of Specialization. *Integrative and Comparative Biology*, v. 42, p. 265-277, 2002.

FIGLIOLI, L. E.; ROCHER, S.; MARTINELLI, A. G.; EZCURRA, M. D.; HECHENLEITNER, E. M.; EZPELETA, M. Tetrapod burrows from the Middle–Upper Triassic Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and its palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 496, p. 85-102, 2018.

FOHRER, B.; SAMANKASSOU, E. Paleoecological control of ostracode distribution in a Pennsylvanian Auernig cyclothem of the Carnic Alps, Austria. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 225, p. 317-330, 2005.

FORBES, E. Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution, considered as bearing on Geology. *Report of British Association for the Advanced Sciety*, v. 13, p. 139-207, 1843.

FORONOVA, I. V. Mammoths of the Moldova V Paleolithic site (Dniester Basin): The case of dental thin-enamel specialization and paleoecological adaptation. *Quaternary International*, v. 326-327, p. 235-242, 2014.

FORREST, F. L.; PLUMMER, T. W.; RAAUM, R. L. Ecomorphological analysis of bovid mandibles from Laetoli Tanzania using 3D geometric morphometrics: Implications for hominin paleoenvironmental reconstruction. *Journal of Human Evolution*, v. 114, p. 20-34, 2018.

FRANÇA, L. M.; ASEVEDO, L.; DANTAS, M. A. T. *et al.* Review of feeding ecology data of Late Pleistocene mammalian herbivores from South America and discussions on niche differentiation. *Earth-Science Reviews*, v. 140, p. 158-165, 2015.

\_\_\_\_\_; DANTAS, M. A. T.; BOCCHIGLIERI, A.; CHERCKINSKY, A.; RIBEIRO, A.S.; BOCHERENS, H. Chronology and ancient feeding ecology of two upper Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, v. 99, p. 78-83, 2014.

FRANCESCO, C. G.; HASSAN, G. S. The significance of molluscs as paleoecological indicators of freshwater systems in central-western Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 274, p. 105-113, 2009.

FREITAS, A. G.; CARVALHO, M. A.; TOLEDO, M. B.; MENDONCA, C. B. F.; GONCALVES-ESTEVEZ, V. Bryophyte and pteridophyte spores and other palynomorphs in quaternary marine sediments from Campos Basin, southeastern Brazil: Core BU-91-GL-051. *Acta Botanica Brasilica*, v. 29, n. 2, p. 161-174, 2015.

FURLANI, S.; NINFO, A. Is the present the key to the future? *Eatrh-Science Reviews*, v. 142, p. 38-46, 2015.

GANDOLFO, M. A.; CÚNEO, N. R.; HERMSEN, E. J. Reporte preliminar sobre la paleoflora de la Formación La Colonia (Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico tardío), Chubut, Patagonia, Argentina. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, v. 66, n. 1, p. 11-23, 2011.

GARCÍA, E. X. M.; TELLES-ANTUNES, M.; CÁCERES-BALBINO, A.; RUIZ-MUÑOZ, F.; CIVIS-LLOVERA, J. Los tiburones Lamniformes (Chondrichthyes, Galeomorphii) del Plioceno inferior de la Formación Arenas de Huelva, suroeste de la cuenca del Guadalquivir, España. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 26, n. 3, p. 674-686, 2009.

GARCÍA-AGUILAR, J. M.; GUERRA-MERCHÁN, A.; SERRANO, F. *et al.* Hydrothermal activity and its paleoecological implications in the latest Miocene to Middle Pleistocene lacustrine environments of the Baza Basin (Betic Cordillera, SE Spain). *Quaternary Science Reviews*, v. 96, p. 204-221, 2014.

GEIKIE, A. *The Founders of Geology*. London, New York, Macmillan, 1905.

GÉNOVA, M.; GÓMEZ-MANZANEQUE, F.; MARTÍNEZ-GARCÍA, F.; POSTIGO-MIJARRA, J. M. Early Holocene vegetation in the Ayllón Massif (Central System Range, Spain) based on macroremains. A paleoecological approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 441, p. 811-822, 2016.

GIÁCOMO, M. D.; FARIÑA, R. A. Allometric models in paleoecology: Trophic relationships among Pleistocene mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 471, p. 15-30, 2017.

GIFFORD, D. P. Taphonomy and paleoecology: A critical review of archeology's sister disciplines. In: SCHIFFER, M. (ed.). *Advances in archeological method and theory 4*, Academic Press, USA. 1981. p. 365-438.

GILBERT, M. M; BAMFORTH, E. L.; BUATOIS, L. A.; RENAUT, R. W. Paleoecology and sedimentology of a vertebrate microfossil assemblage from the easternmost Dinosaur Park Formation (Late Cretaceous, Upper Campanian,) Saskatchewan, Canada: Reconstructing diversity in a coastal Ecosystem. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 495, p. 227-244, 2018.

GILLISPIE, C. C. *Genesis and Geology*. New York, Harper and Brothers. 1959.

GIMENEZ, O.; VIALLEFONT, A.; CHARMANTIER, A.; PRADEL, R.; CAM, E. The risk of flawed inference in evolutionary studies when detectability is less than one. *The American Naturalist*, v. 172, p. 441-448, 2008.

GIRAUD, F. Calcareous nannofossil productivity and carbonate production across the Middle-Late Jurassic transition in the French Subalpine Basin. *Geobios*, v. 42, p. 699-714, 2009.

GOCKE, M.; GULYÁS, S.; HAMBACH, U. *et al.* Biopores and root features as new tools for improving paleoecological understanding of terrestrial sediment-paleosol sequences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 394, p. 42-58, 2014.

GÓMEZ, C. E.; BUITRÓN S. B.; VACHARD, D. Tafonomía del gasterópodo cf. *Donaldina robusta* (Heterobranchia: Streptacididae) del Pensilvánico Medio, Formación La Joya, Sonora, México. *Revista de Biología Tropical*, v. 58, n. 1, p. 183-194, 2010.

GONZÁLEZ-GUARDA, E.; DOMINGO, L.; TORNERO, C. *et al.* Late Pleistocene ecological, environmental and climatic reconstruction based on megafauna stable isotopes from northwestern Chilean Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, v. 170, p. 188-202, 2017.

GORIČAN, S.; ŠMUC, A.; BAUMGARTNER, P. O. Toarcian Radiolaria from Mt. Mangart (Slovenian-Italian border) and their paleoecological implications. *Marine Micropaleontology*, v. 49, p. 275-301, 2003.

GORHAM, E.; BRUSH, G. S.; GRAUMLICH, L. J.; ROSENZWEIG, M. L.; JOHNSON, A. H. The value of paleoecology as an aid to monitoring ecosystems and landscapes, chiefly with reference to North America. *Environmental Reviews*, v. 9, p. 99-126, 2001.

GOULD, S. J. Is uniformitarianism necessary? *American Journal of Science*, v. 263, p. 223-228, 1965.

\_\_\_\_\_. *Time's Arrow, Time's Cycle, Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., and London. 1987.

GREEN, J. J.; DESANTIS, L. R. G.; SMITH, G. J. Regional variation in the browsing diet of Pleistocene *Mammot americanum* (Mammalia, Proboscidea) as recorded by dental microwear textures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 487, p. 59-70, 2017.

GRINE, F. E.; UNGAR, P. S.; TEAFORD, M. F.; EL-ZAATARI, S. Molar microwear in *Praeanthropus afarensis*: Evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions. *Journal of Human Evolution*, v. 51, p. 297-319, 2006.

GU, W.; SWIHART, R. K. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation*, v. 116, p. 195-203, 2004.

GUERIAU, P.; RABET, N.; HAT, E. T. The Strud crustacean fauna (Late Devonian, Belgium): updated review and palaeoecology of an early continental ecosystem. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, v. 107, p. 79-90, 2017.

GUERRA, R. M.; TOKUTAKE, L. R.; FAUTH, G. Cretaceous calcareous nannofossils from Pelotas Basin, Brazil: Biostratigraphic and paleoecological inferences. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 36, p. 55-71, 2012.

- GUZZO, F.; SHIMADA, K. A new fossil vertebrate locality of the Jetmore Chalk Member of the Upper Cretaceous Greenhorn Limestone in north-central Kansas, U.S.A. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, v. 121, n. 1-2, p. 59-68, 2018.
- HAILE-SELASSIE, Y.; MELILLO, S. M.; RYAN, T. M. *et al.* Dentognathic remains of *Australopithecus afarensis* from Nefuraytu (Woranso-Mille, Ethiopia): Comparative description, geology, and paleoecological context. *Journal of Human Evolution*, v. 100, p. 35-53, 2016.
- HAMMER, O.; HARPER, D.A.T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, v. 4, n. 1, p. 1-9, 2001.
- HARRISON, T. Fossil bird eggs from the Pliocene of Laetoli, Tanzania: Their taxonomic and paleoecological relationships. *Journal of African Earth Sciences*, v. 41, p. 289-302, 2005.
- HAUDE, R. Mode of life of fan-hand-like *Scoliocrinus* according to functional form and syntopy with two other irregular crinoids from the Middle Devonian of the Rhenish Massif (Germany). *Annales de Paléontologie*, v. 93, p. 291-316, 2007.
- HAUG, C.; SHANNON, K. R.; NYBORG, T.; VEGA, F. J. Isolated mantis shrimp dactyli from the Pliocene of North Carolina and their bearing on the history of Stomatopoda. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, v. 65, n. 2, p. 273-284, 2013.
- HE, W.; SUN, B.; LIU, C. *Fokienia shengxianensis* sp. nov. (Cupressaceae) from the late Miocene of eastern China and its paleoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 176-177, p. 24-34, 2012.
- HEDGPETH, J. W. *Treatise on Marine Ecology and Paleocology 1: Ecology*. Geological Society of America, Baltimore, MD. 1957.
- HERMANOWSKI, B.; COSTA, M. L.; BEHLING, H. Environmental changes in southeastern Amazonia during the last 25,000 yr revealed from a paleoecological record. *Quaternary Research*, v. 77, p. 138-148, 2012.
- Hewaidy, A.G.A.; Farouk, S.; Bazeen, Y.S. 2019. Benthic foraminiferal paleoecology of the Maastrichtian succession at the Kharga Oasis, Western Desert, Egypt. *Cretaceous Research*, 94:152-167.
- HOFFMAN, A.; SZUBZDA, B. Paleocology of some molluscan assemblages from the Badenian (Miocene) marine sandy facies of Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 20, p. 307-332, 1976.
- HOFFMANN, R.; RIECHELMANN, S.; RITTERBUSH, K. A. *et al.* A novel multiproxy approach to reconstruct the paleoecology of extinct cephalopods. *Gondwana Research*, v. 67, p. 64-81, 2019.
- HOLTERHOFF, P. F. Filtration models, guilds, and biofacies: Crinoid paleoecology of the Stanton Formation (Upper Pennsylvanian), midcontinent, North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 130, p. 177-208, 1997.

HOLZ, M.; BERTONI-MACHADO, C.; SIMÕES, M. G. A estratigrafia de sequências e o registro fóssil. In: SOUZA, I. S. C. (ed.). *Paleontologia – Conceitos e métodos 1*, Interciência, Rio de Janeiro. 2010. p. 111-137.

HORI, R. S.; YAMAKITA, S.; IKEHARA, M. *et al.* Early Triassic (Induan) Radiolaria and carbon-isotope ratios of a deep-sea sequence from Waiheke Island, North Island, New Zealand. *Palaeoworld*, v. 20, p. 166-178, 2011.

HUANG, S.; HONG, H.; BAE, C. J. *et al.* Paleoenvironmental background of the Early Pleistocene *Gigantopithecus* fauna in Bubing Basin, south China. *Quaternary International*, v. 434, p. 163-168, 2017.

HUNTER, A. W.; ZONNEVELD, J. -P. Palaeoecology of Jurassic encrinites: Reconstructing crinoid communities from the Western Interior Seaway of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 263, p. 58-70, 2008.

Hunter, J. P. Paleoecology meets ecology on questions of scale. *TREE*, v. 13, n. 12, p. 478-479, 1998.

HUTTON, J. Theory of the Earth; or an investigation of the laws observable in the composition, dissolution, and restoration of land upon the Globe. *Trans. Royal Society of Edinburgh*, v. 1, p. 209-304, 1788.

IKEGWUONU, O. N.; UMEJI, O. P. Palynological age and palaeoenvironment of deposition of MidCenozoic sediments around Umuahia, Niger delta basin, southeastern Nigeria. *Journal of African Earth Sciences*, v. 117, p. 60-170, 2016.

IMBRIE, J.; KIPP, N. G. A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: application to a Late Pleistocene Caribbean core. In: TUREKIAN, K. K. (ed.) *The Late Cenozoic Glacial Ages*, Yale University Press, New Haven, CT. 1971. p. 71-181.

IMBRIE, J.; VAN DONK, J.; AND KIPP, N. G. Paleoclimatic investigation of a Late Pleistocene Caribbean deep-sea core: comparison of isotopic and faunal methods. *Quaternary Research*, v. 3, p. 10-38, 1973.

IZUMI, K. Formation process of the trace fossil *Phymatoderma granulata* in the Lower Jurassic black shale (Posidonia Shale, southern Germany) and its paleoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 353-355, p. 116-122, 2012.

\_\_\_\_\_. First report of the ichnogenus *Phymatoderma* from the Hayama Group (Miocene, Japan): Paleobiological and paleoecological implications. *Geobios*, v. 48, p. 321-329, 2015.

JACKSON, F. D.; VARRICCHIO, D. J. Paleoecological implications of two closely associated egg types from the Upper Cretaceous St. Mary River Formation, Montana. *Cretaceous Research*, v. 79, p. 182-190, 2017.

JAIN, M.; FLYNN, D. F. B.; PRAGER, C. M. *et al.* The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, v. 4, p. 104-112, 2014.

JAFF, R. B. N.; LAWA, F. A. Palaeoenvironmental signature of the Late Campanian-Early Maastrichtian benthonic foraminiferal assemblages of Kurdistan, Northeast Iraq. *Journal of African Earth Sciences*, v. 151, p. 255-273, 2019.

JASPER, A.; MENEGAT, R.; GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; SOUZA, P. A. Depositional cyclicity and paleoecological variability in an outcrop of Rio Bonito formation, Early Permian, Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 21, p. 276-293, 2006.

Jeraj, M.; Džeroski, S.; Todorovski, L.; Debeljak, M. 2006. Application of machine learning methods to palaeoecological data. *Ecological Modelling*, 191:159-169.

JIANG, S.; WISE JR., S. W. Distinguishing the influence of diagenesis on the paleoecological reconstruction of nannoplankton across the Paleocene/Eocene Thermal Maximum: An example from the Kerguelen Plateau, southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, v. 72, p. 49-59, 2009.

JIN, Y.; NOBLE, P. J.; POULSON, S. R. Palaeoenvironmental and paleoecological implications of Permian (Guadalupian) radiolarian and geochemical variations in the Lamar Limestone, Delaware Basin, West Texas (USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 346-347, p. 37-53, 2012.

JONES, D. B.; DESANTIS, L. R. G. Dietary ecology of ungulates from the La Brea tar pits in southern California: A multi-proxy approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 466, p. 110-127, 2017.

KAISER, T. M. *Anchitherium aurelianense* (Equidae, Mammalia): a brachyodont “dirty browser” in the community of herbivorous large mammals from Sandelzhausen (Miocene, Germany). *Paläontol Z*, v. 83, p. 131-140, 2009.

KELLNER, K. F.; SWIHART, R. K. Accounting for Imperfect Detection in Ecology: A Quantitative Review. *PlosOne*, 2014. [internet] <e111436. doi:10.1371/journal.pone.0111436>. Acesso em 19/08/2019.

KENDER, S.; STEPHENSON, M. H.; RIDING, J. B. *et al.* Marine and terrestrial environmental changes in NW Europe preceding carbon release at the Paleocene–Eocene transition. *Earth and Planetary Science Letters*, v. 353-354, p. 108-120, 2012.

KÉRY, M.; SCHMIDT, B. R. Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology*, v. 9, p. 207-216, 2008.

KHAFAEVA, S. N. Specific facies differentiation of Early Cretaceous (Berriasian–Hauterivian) foraminifer communities in the Ust’-Yenisei basin. *Russian Geology and Geophysics*, v. 55, p. 113-1121, 2014.

KHOLODOV, V. N.; OSIPOVA, A. I. The 100th Birthday of Roman Fedorovich Gekker. *Lithology and Mineral Resources*, v. 35, n. 6, p. 499-503, 2000.

- KIPP, N. G. New transfer function for estimating past sea-surface conditions from sea-bed distribution of planktonic foraminiferal assemblages in the North Atlantic. *Geological Society of America Memoir*, v. 145, p. 3-42, 1976.
- KLOMPMAKER, A. A. Extreme diversity of decapod crustaceans from the mid-Cretaceous (late Albian) of Spain: Implications for Cretaceous decapod paleoecology. *Cretaceous Research*, v. 41, p. 150-185, 2013.
- KOCH, P. L. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. In: MICHENER, R., LAJTHA, K. (eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2a edição. Blackwell Publishing. 2007. p. 99-154.
- KONIZESKI, R. L. Paleoeology of the Middle Pliocene deer lodge local fauna, Western Montana. *Bulletin of the Geological Society of America*, v. 68, p. 131-150, 1957.
- KOVÁCS, J.; SZABÓ, P.; KOCSIS, L.; VENNEMANN, T.; SABOL, M.; GASPARIK, M.; VIRÁG, A. Pliocene and Early Pleistocene paleoenvironmental conditions in the Pannonian Basin (Hungary, Slovakia): Stable isotope analyses of fossil proboscidean and perissodactyl teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 440, p. 455-466, 2015.
- KOUFOS, G. D. Palaeoecology and chronology of the Vallesian (late Miocene) in the Eastern Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 234, p. 127-145, 2006.
- KRAPOVICKAS, V.; CICCIOLO, P. L.; MÁNGANO, M. G.; MARSICANO, C. A.; LIMARINO, C. O. Paleobiology and paleoecology of an arid-semiarid Miocene South American ichnofauna in anastomosed fluvial deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 284, p. 129-152, 2009.
- KREBS, C. J. *Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, New York, 1972.
- KRING, D. A. The Chicxulub impact event and its environmental consequences at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 25, p. 54-61, 2007.
- KNIGHT, J.; HARRISON, S. Limitations of uniformitarianism in the Anthropocene. *Anthropocene*, v. 5, p. 71-75, 2014.
- KUITEMS, M.; PLICHT, J.; DRUCKER, D. G.; KOLFSCHOTEN, T. V.; PALSTRA, S. W. L.; BOCHERENS, H. Carbon and nitrogen stable isotopes of well-preserved Middle Pleistocene bone collagen from Schöningen (Germany) and their paleoecological implications. *Journal of Human Evolution*, v. 89, p. 105-113, 2015.
- LADD, H. S. Introduction. In: LADD, H. S. (ed.), *Treatise on Marine Ecology and Paleocology 2: Paleocology*. Geological Society of America, Baltimore. 1957. p. 1-30.
- LAIRD, M. F.; KOZMA, E. E.; KWEKASON, A.; HARRISON, T. A new fossil cercopithecoid tibia from Laetoli and its implications for positional behavior and paleoecology. *Journal of Human Evolution*, v. 118, p. 27-42, 2018.

LAJTHA, K.; MICHENER, R. H. *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994.

LAMOLDA, M. A.; MELINTE-DOBRINESCU, M. C.; KUNIO KAIHO, K. Calcareous nannoplankton assemblage changes linked to paleoenvironmental deterioration and recovery across the Cretaceous–Paleogene boundary in the Betic Cordillera (Agost, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 441, p. 438-452, 2016.

LAWRENCE, D. R. The nature and structure of paleoecology. *Journal of Paleontology*, v. 45, p. 593-607, 1971.

LEFEBVRE, B.; ALLAIRE, N.; GUENSBURG, T. E. *et al.* Palaeoecological aspects of the diversification of echinoderms in the Lower Ordovician of central Anti-Atlas, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 460, p. 97-121, 2016.

LEHMANN, S. B.; BRAUN, D. R.; DENNIS, K. J. *et al.* Stable isotopic composition of fossil mammal teeth and environmental change in southwestern South Africa during the Pliocene and Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 457, p. 396-408, 2016.

LESHCHINSKIY, S. V. Paleoecological investigation of mammoth remains from the Kraków Spadzista Street (B) site. *Quaternary International*, v. 276-277, p. 155-169, 2012.

LI, D.; HU, C.; WANG, W.; CHEN, J.; TIAN, F.; HUANG, S.; BAE, C. J. The stable isotope record in cervid tooth enamel from Tantang Cave, Guangxi: Implications for the Quaternary East Asian monsoon. *Quaternary International*, v. 434, p. 156-162, 2017.

LI, Q.; LIU, C.; JIN, J.; QUAN, C. Late Oligocene *Fissistigma* (Annonaceae) leaves from Guangxi, low-latitude China and its paleoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 259, p. 39-47, 2018.

LIMA-RIBEIRO, M. S.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Modelando a distribuição biogeográfica das espécies no passado: uma abordagem promissora em paleoecologia. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 15, n. 3, p. 371-385, 2012.

LINDOSO, R. M.; MAISEY, J. G.; CARVALHO, I. S. Ichthyofauna from the Codó Formation, Lower Cretaceous (Aptian, Parnaíba Basin), Northeastern Brazil and their paleobiogeographical and paleoecological significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 447, p. 53-64, 2016.

LIU, A. G.; KENCHINGTON, C. G.; MITCHELL, E. G. Remarkable insights into the paleoecology of the Avalonian Ediacaran macrobiota. *Gondwana Research*, v. 27, p. 1355-1380, 2015.

LOFFREDO, L. F.; DESANTIS, L. R. G. Cautionary lessons from assessing dental mesowear observer variability and integrating paleoecological proxies of an extreme generalist *Cormohipparion emsleyi*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 395, p. 42-52, 2014.

LOINAZE, V. S. P.; VERA, E. I.; FIORELLI, L. E.; DESOJO, J. B. Palaeobotany and palynology of coprolites from the Late Triassic Chañares Formation of Argentina: implications for vegetation provinces and the diet of dicynodonts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 502, p. 31-51, 2018.

LOVELOCK, J. Gaia, um modelo para dinâmica planetária e celular. In: THOMPSON, I. (ed.). *Gaia, uma teoria do conhecimento*. Editora Gaia, São Paulo, SP. 1990. p. 77-90.

LÜDECKE, T.; MULCH, A.; KULLMER, O.; SANDROCK, O.; THIEMEYER, H.; FIEBIG, J.; SCHRENK, F. Stable isotope dietary reconstructions of herbivore enamel reveal heterogeneous savanna ecosystems in the Plio-Pleistocene Malawi Rift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 459, p. 170-181, 2016.

LYMAN, R. L. Paleocological and biogeographical implications of late Pleistocene noble marten (*Martes americana nobilis*) in eastern Washington State, USA. *Quaternary Research*, v. 75, p. 176-182, 2011.

\_\_\_\_\_. Human-behavioral and paleoecological implications of terminal Pleistocene fox remains at the Marmes Site (45FR50), eastern Washington state, USA. *Quaternary Science Reviews*, v. 41, p. 39-48, 2012.

LYONS, K. *et al.* Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, v. 19, p. 1019-1024, 2005.

MA, M. Species richness vs evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors. *Oikos*, v. 111, n. 1, p. 192-198, 2005.

MA, J.; WANG, Y.; JIN, C.; YAN, Y.; QU, Y.; HU, Y. Isotopic evidence of foraging ecology of Asian elephant (*Elephas maximus*) in South China during the Late Pleistocene. *Quaternary International*, v. 443, p. 160-167, 2017.

MACFADDEN, B. J.; DESANTIS, L. R. G.; HOCHSTEIN, J. L.; KAMENOV, G. D. Physical properties, geochemistry, and diagenesis of xenarthran teeth: Prospects for interpreting the paleoecology of extinct species. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 291, p. 180-189, 2010.

MAIORANO, P.; TARANTINO, F.; MARINO, M.; GIRONE, A. A paleoecological and paleobiogeographic evaluation of *Helicosphaera inversa* (Gartner) Theodoridis and the diachrony of its first Occurrence. *Marine Micropaleontology*, v. 104, p. 14-24, 2013.

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.

MANCUSO, A. C.; BENAVENTE, C. A.; PREVITERA, E.; ARCUCCI, A. B.; IRMIS, R. B. Carnivore coprolites from the lower Carnian (Upper Triassic) Chañares Formation, northwestern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 489, p. 15-28, 2018.

MANDIC, O.; HARZHAUSER, M.; SPEZZAFERRI, S.; ZUSCHIN, M. The paleoenvironment of an early Middle Miocene Paratethys sequence in NE Austria with

special emphasis on paleoecology of mollusks and foraminifera. *Geobios*, v. 35, n. 24, p. 193-206, 2002.

MARCHANT, M. Paleoecology by using Paleocene foraminifera from Dorado Sur area of the Magellan Basin, Chile. *Annales Instituto Patagonia (Chile)*, v. 39, n. 2, p. 5-16, 2011.

MARGULIS, L. Os primórdios da vida, os micróbios têm prioridade. In: THOMPSON, I. (ed.). *Gaia, uma teoria do conhecimento*. Editora Gaia, São Paulo, SP. 1990. p. 91-102.

MARÍN-LEYVA, A. H.; MIGUEL, D.; GARCÍA-ZEPEDA, M. L. *et al.* Dietary adaptability of Late Pleistocene Equus from West Central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 441, p. 748-757, 2016.

MARINO, M.; MAIORANO, P.; FLOWER, B. P. Calcareous nannofossil changes during the Mid-Pleistocene Revolution: Paleoecologic and paleoceanographic evidence from North Atlantic Site 980/981. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 306, p. 58-69, 2011.

MARSHALL, J. D.; BROOKS, J. R., LAJTHA, K. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: MICHENER, R., LAJTHA, K. (eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2a edição. Blackwell Publishing. 2007. p. 22-60.

MARTÍN, P. R.; FRANCESCO, C. G. Fossil record of Pomacea (Caenogastropoda: Ampullariidae) in Argentina and its paleoenvironmental implications. *Biocell*, v. 30, n. 2, p. 337-343, 2006.

MARTÍNEZ, R. L.; BARRAGÁN, R.; SÁNCHEZ, B. E. B.; ROJAS, R. Sea level changes through the Jurassic/Cretaceous boundary in western Cuba indicated by taphonomic analysis. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geología*, v. 66, n. 33, p. 431-440, 2014.

MARTÍNEZ-NAVARRO, B.; BELMAKER, M.; BAR-YOSEF, O. The Bovid assemblage (Bovidae, Mammalia) from the Early Pleistocene site of 'Ubeidiya, Israel: Biochronological and paleoecological implications for the fossil and lithic bearing strata. *Quaternary International*, v. 267, p. 78-97, 2012.

MARTINS, F.; SANTOS, F. A. M. Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. *Revista Holos*, v. 1, p. 236-267, 1999.

MASSAFERRO, J. Paleoecología: el uso de los quironómidos fósiles (Diptera: Chironomidae) en reconstrucciones paleoambientales durante el Cuaternario en la Patagonia. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, v. 68, n. 1-2, p. 209-217, 2009.

MATEO, P.; KELLER, G.; PUNEKAR, J.; SPANGENBERG, J. E. Early to Late Maastrichtian environmental changes in the Indian Ocean compared with Tethys and South Atlantic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 478, p. 121-138, 2017.

MAYR, E. *Storia del Pensiero Biologico. Diversità, Evoluzione, Eredità*. Bollati Boringhieri vol. I. Gruppo editoriale Mauri Spagnol, Torino. 2011.

McGLONE, M. S. When history matters: scale, time, climate and tree diversity. *Global Ecology and Biogeography*, v. 5, p. 309-14, 1996.

McMENAMIN, M. A. S. Paleocological Feedback and the Vendian-Cambrian Transition. *Trend in Ecology and Evolution*, v. 3, n. 8, p. 205-208, 1988.

MELO, A. S. O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica*, v. 8, n. 3, p. 21-27, 2008.

MELO, R. S. P. F. *Análise tafonômica da ictiofauna da Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro, 2011. 181f. Tese (Doutorado em Biociências), Programa de Pós-Graduação em Biociências, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

MENDES, R. S.; EVANGELISTA, L. R.; THOMAZ, S. M.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography*, v. 31, n. 4, p. 450-456, 2008.

MENDOZA, P. L.; CARTAJENA, I.; CARABIAS, D. *et al.* Reconstructing drowned terrestrial landscapes. Isotopic paleoecology of a late Pleistocene extinct faunal assemblage: Site GNL Quintero 1 (GNLQ1) (32\_ S, Central Chile). *Quaternary International*, v. 463, p. 153-160, 2018.

MERCERON, G.; ZAZZO, A., SPASSOV, N.; GERAADS, D.; KOVACHEV, D. Bovid paleoecology and paleoenvironments from the Late Miocene of Bulgaria: Evidence from dental microwear and stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 241, p. 637-654, 2006.

MILLER, N. G.; CALKIN, P. E. Paleocological Interpretation and Age of an Interstadial Lake Bed in Western New York. *Quaternary Research*, v. 31, p. 75-88, 1992.

MONDAL, S.; HARRIES, P. J.; PAUL, S.; HERBERT, G. S. Paleocological significance of coupling metrics of successful and unsuccessful shell-breaking predation: Examples using Neogene bivalve prey. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 399, p. 89-97, 2014.

NASCIMENTO, D. L.; BATEZELLI, A.; LADEIRA, F. S. B. The paleocological and paleoenvironmental importance of root traces: Plant distribution and topographic significance of root patterns in Upper Cretaceous paleosols. *Catena*, v. 172, p. 789-806, 2019.

NEME, G.; MOREIRA, G.; ATENCIO, A.; SANTIS, L. El registro de microvertebrados del sitio arqueológico Arroyo Malo 3 (Provincia de Mendoza, Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, v. 75, p. 409-421, 2002.

NG, T.-W.; TENG, L. S. Quantitative paleocological analyses and implications of fossil assemblages of the Late Neogene Kangkou Limestone, Coastal Range, eastern Taiwan. *Palaeoworld*, v. 23, p. 69-89, 2014.

NICHOLS, D. J. The role of palynology in paleocological analyses of Tertiary coals. *International Journal of Coal Geology*, v. 28, p. 139-159, 1995.

- NIEDŹWIEDZKI, G.; BAJDEK, P.; QVARNSTRÖM, M.; SULEJ, T.; SENNIKOV, A. G.; GOLUBEV, V. K. Reduction of vertebrate coprolite diversity associated with the end-Permian extinction event in Vyazniki region, European Russia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 450, p. 77-90, 2016.
- NIKITENKO, B. L.; PESTCHEVITSKAYA, E. B.; KHAFAEVA, S. N. High-resolution stratigraphy and palaeoenvironments of the Volgian-Valanginian in the Olenek key section (Anabar-Lena region, Arctic East Siberia, Russia). *Revue de micropaléontologie*, v. 61, p. 271-312, 2018.
- OKEKE, K. K.; UMEJI, O. P. Palynostratigraphy, palynofacies and palaeoenvironment of deposition of Selandian to Aquitanian sediments, southeastern Nigeria. *Journal of African Earth Sciences*, v. 120, p. 102-124, 2016.
- OKSANEN, J.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, B.; HENRY, M.; STEVENS, H. Vegan: Community Ecology Package. R package, version 1. 2007. p. 8-8.
- OLSON, E. C. Vertebrate paleoecology: A current perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 50, p. 83-106, 1985.
- OMAHÑA, L.; GONZÁLEZ-ARREOLA, C. G.; NÚÑEZ-USECHE, F. The Berriasian-Valanginian boundary interval based on calpionellids from the Taraises Formation, Cuencame de Ceniceros, Durango, NW Mexico: Biostratigraphic, paleoecologic and paleobiogeographic Significance. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 80, p. 589-600, 2017.
- ORME, A. R. The Scientific Roots of Geomorphology before 1830, In: SHROEDER, J.; ORME, A. R.; SACK, D. (eds.). *Treatise on Geomorphology - The Foundations of Geomorphology*. Academic Press, San Diego, CA. 2013. p. 11-36.
- OSHURKOVA, M. V. Paleoecological parallelism between the Angaran and Euramerican phytogeographic provinces. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 90, p. 99-111, 1996.
- PALCI, A.; JURKOVŠEK, B.; KOLAR-JURKOVŠEK, T.; CALDWELL, M. W. New palaeoenvironmental model for the Komen (Slovenia) Cenomanian (Upper Cretaceous) fossil lagerstätte. *Cretaceous Research*, v. 29, p. 316-328, 2008.
- PALOMBO, M. R. Faunal dynamics in SW Europe during the late Early Pleistocene: Palaeobiogeographical insights and biochronological issues. *Comptes Rendus Palevol*, v. 17, p. 247-261, 2018.
- PARDO-TRUJILLO, A.; SÁNCHEZ, C. A. *Cyclusphaera* in the Cenozoic of Colombia and its supposed marine origin. *Caldasia*, v. 31, n. 1, p. 105-121, 2009.
- PARK, L. E.; COHEN, A. S. Paleoecological response of ostracods to early Late Pleistocene lake-level changes in Lake Malawi, East Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 303, p. 71-80, 2017.
- PATTERSON, D. B.; LEHMANN, S. B.; MATTHEWS, T. *et al.* Stable isotope ecology of Cape dune mole-rats (*Bathyergus suillus*) from Elandsfontein, South Africa: Implications for

C4 vegetation and hominin paleobiology in the Cape Floral Region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 457, p. 409-421, 2016.

PAUL, J. D. A question of uniformitarianism: Has the geological past become the key to humanity's future? *Anthropocene*, v. 9, p. 70-74, 2015.

PAUTLER, B. G.; SANBORN, P. T.; SIMPSON, A. J.; SIMPSON, M. J. Molecular characterization of organic matter in Canadian Arctic paleosols for paleoecological applications. *Organic Geochemistry*, v. 63, p. 122-138, 2013.

PEET, R. K. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 5, p. 285-307, 1974.

PEREIRA, A. L. Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. *Revista Biociências*, v. 13, n. 1-2, p. 16-27, 2007.

PERSICO, D.; VILLA, G. Eocene–Oligocene calcareous nannofossils from Maud Rise and Kerguelen Plateau (Antarctica): paleoecological and paleoceanographic implications. *Marine Micropaleontology*, v. 52, p. 153-179, 2004.

PETERSON B. J.; FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 18, p. 293-320, 1987.

PEYBERNES, C.; GIRAUD, F.; JAILLARD, E.; ROBERT, E.; MASROUR, M.; AOUTEM, M.; IÇAME, N. Stratigraphic framework and calcareous nannofossil productivity of the Essaouira-Agadir Basin (Morocco) during the Aptian–Early Albian: Comparison with the north-Tethyan margin. *Cretaceous Research*, v. 39, p. 149-169, 2013.

PICOT, L.; BECKER, D.; CAVIN, L.; PIRKENSEER, C. *et al.* Sédimentologie et paléontologie des paléoenvironnements côtiers rupéliens de la Molasse marine rhénane dans le Jura Suisse. *Swiss Journal of Geosciences*, v. 101, p. 483-513, 2008.

PLUMMER, T. W.; FERRARO, J. V.; LOUYS, J.; HERTEL, F.; ALEMSEGED, Z.; BOBE, R.; BISHOP, L. C. Bovid ecomorphology and hominin paleoenvironments of the Shungura Formation, lower Omo River Valley, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, v. 88, p. 108-126, 2015.

PRINCIPATO, M. S.; CRUDELI, D.; ZIVERI, P.; SLOMP, C. P.; CORSELLI, C.; ERBA, E.; LANGE, G. J. Phyto- and zooplankton paleofluxes during the deposition of sapropel S1 (eastern Mediterranean): Biogenic carbonate preservation and paleoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 235, p. 8-27, 2006.

PUNEKAR, J.; KELLER, G.; KHOZYEM, H.M.; ADATTE, T.; FONT, E.; SPANGENBERG, J. A multi-proxy approach to decode the end-Cretaceous mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 441, p. 116-136, 2016.

QIAO, L.; SHEN, S.-Z. A global review of the Late Mississippian (Carboniferous) *Gigantoproductus* (Brachiopoda) faunas and their paleogeographical, paleoecological, and paleoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 420, p. 128-137, 2015.

RANDAZZO, A. F.; KOSTERS, M.; JONES, D. S.; PORTELL, R. W. Paleoecology of shallow-marine carbonate environments, middle Eocene of Peninsular Florida. *Sedimentary Geology*, v. 66, p. 1-11, 1990.

RAVAZZI, C.; PINI, R.; BREDI, M. Reconstructing the palaeoenvironments of the early Pleistocene mammal faunas from the pollen preserved on fossil bones. *Quaternary Science Reviews*, v. 28, p. 2940-2954, 2009.

REED, K. E. Paleoecological patterns at the Hadar hominin site, Afar Regional State, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, v. 54, p. 743-768, 2008.

RECTOR, A. L.; REED, K. E. Middle and late Pleistocene faunas of Pinnacle Point and their paleoecological implications. *Journal of Human Evolution*, v. 59, p. 340-357, 2010.

REID, L. M.; GARCÍA-BELLIDO, D. C.; PAYNE, J. L.; RUNNEGAR, B.; GEHLING, J. G. Possible evidence of primary succession in a juvenile-dominated Ediacara fossil surface from the Flinders Ranges, South Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 476, p. 68-76, 2017.

RESTALLACK, G. J. Ediacaran sedimentology and paleoecology of Newfoundland reconsidered. *Sedimentary Geology*, v. 333, p. 15-31, 2016.

REYES, M.; POIRÉ, D.; SOIBELZON, L.; ZURITA, A. E.; ARROUY, M. J. First evidence of scavenging of a Glyptodont (Mammalia, Glyptodontidae) from the Pliocene of the Pampean region (Argentina): taphonomic and paleoecological remarks. *Palaeontologia Electronica*, v. 16, n. 2, p. 1-13, 2013.

REYNARD, L. M.; MELTZER, D. J.; EMSLIE, S. D.; TUROSS, N. Stable isotopes in yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) fossils reveal environmental stability in the late Quaternary of the Colorado Rocky Mountains. *Quaternary Research*, v. 83, p. 345-354, 2015.

RICCIARDI, A.; RASMUSSEN, J. B. Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, v. 13, n. 5, p. 1220-1222, 1999.

RITTERBUSH, K. A.; ROSAS, S.; CORSETTI, F. A.; BOTTJER, D. J.; WEST, A. J. Andean sponges reveal long-term benthic ecosystem shifts following the end-Triassic mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 420 p. 193-209, 2015.

RIVERA-SYLVA, H. E.; FREY, E.; GUZMÁN-GUTIERREZ, J. R.; PALOMINO-SÁNCHEZ, F.; STINNESBECK, W. A *Deinosuchus riograndensis* (Eusuchia: Alligatoroidea) from Coahuila, North Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 28, n. 2, p. 267-274, 2011.

ROACH, N. T.; DU, A.; HATALA, K. G. ET AL. Pleistocene animal communities of a 1.5 million-year-old lake margin grassland and their relationship to *Homo erectus* paleoecology. *Journal of Human Evolution*, v. 122, p. 70-83, 2018.

RODRIGUES, G. B.; FAUTH, G.; SANTOS, R. V.; KOUTSOUKOS, E. A. M.; COLIN, J. - P. Tracking paleoecological and isotopic changes through the K-Pg boundary from marine

ostracodes: The Poty quarry section, northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, v. 47, p. 105-116, 2014.

RODRIGUES, H. G.; MARIVAUX, L.; VIANEY-LIAUD, M. Expansion of open landscapes in Northern China during the Oligocene induced by dramatic climate changes: Paleocological evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 358-360, p. 62-71, 2012.

RODRIGUES, M. I. C.; SILVA, J. H.; SANTOS, F. E. P. *et al.*. Physicochemical analysis of Permian coprolites from Brazil. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, v. 189, p. 93-99, 2018.

ROMANO, M. Reviewing the term uniformitarianism in modern Earth sciences. *Earth-Science Reviews*, v. 148, p. 65-76, 2015.

ROOPNARINE, P. D.; ANGIELCZYK, K. D.; WANG, S. C.; HERTOOG, R. Trophic network models explain instability of Early Triassic terrestrial communities. *Proceedings of the Royal Society - Biology*, v. 274, p. 2077-2086, 2007.

ROOZPEYKAR, A.; MOGHADDAM, I. M. Benthic foraminifera as biostratigraphical and paleoecological indicators: An example from Oligo-Miocene deposits in the SW of Zagros basin, Iran. *Geoscience Frontiers*, v. 7, p. 125-140, 2016.

ROTTI, A.; MOTHÉ, D.; ÁVILLA, L. S.; SEMPREGON, G. M. Diet reconstruction for an extinct deer (Cervidae: Cetartiodactyla) from the Quaternary of South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 497, p. 244-252, 2018.

RUDWICK, M. J. S. *The Meaning of Fossils*. Macdonald, London, 1972.

\_\_\_\_\_. *Bursting the Limits of Time: The Reconstruction of Geohistory in the Age of Revolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2005.

\_\_\_\_\_. Functional Morphology in Paleobiology: Origins of the Method of "Paradigms." *Journal of the History of Biology*, v. 51, n. 1, p. 135-178, 2017.

RULL, V. Quaternary palaeoecology and ecological theory. *Orsis*, v. 5, p. 91-111, 1990.

\_\_\_\_\_. Ecology and Palaeoecology: Two Approaches, One Objective. *The open ecology journal*, v. 3, p. 1-5, 2010.

\_\_\_\_\_; MONTOYA, E.; VEGAS-VILARRÚBIA, T.; BALLESTEROS, T. New insights on palaeofires and savannisation in northern South America. *Quaternary Science Reviews*, v. 122, p. 158-165, 2015.

SAARINEN, J.; KARME, A. Tooth wear and diets of extant and fossil xenarthrans (Mammalia, Xenarthra) – Applying a new mesowear approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 476, p. 42-54, 2017.

- SAJJADI, F.; HASHEMI, H.; BORZUEE, E. Palynostratigraphy of the Nayband Formation, Tabas, Central Iran Basin: Paleogeographical and paleoecological implications. *Journal of Asian Earth Sciences*, v. 111, p. 553-567, 2015.
- SALINAS-MARQUES, F. M.; FLORES-TRUJILLO, J. G.; HELENES, J.; TÉLLEZ-DUARTE, M. A.; ARANDA-MANTECA, F. J. Paleoecología y cronoestratigrafía de las diatomeas del Miembro Los Indios en la Mesa La Misión, del Mioceno de Baja California, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, v. 68, n. 3, p. 537-552, 2016.
- SÁNCHEZ-BERISTAIN, F.; REITNER, J. Palaeoecology of new fossil associations from the Cipit boulders, St. Cassian Formation (Ladinian–Carnian, Middle–Upper Triassic; Dolomites, NE Italy). *PalZ*, v. 90, p. 243-269, 2016.
- SANTOS, A. A.; VILLANUEVA-AMADOZ, U.; ROYO-TORRES, R. *et al.* Palaeobotanical records associated with the first dinosaur defined in Spain: Palynostratigraphy, taxonomy and palaeoenvironmental remarks. *Cretaceous Research*, v. 90, p. 318-334, 2018.
- SANTOS FILHO, M. A. B.; PIOVESAN, E. K.; FAUTH, G.; SRIVASTAVA, N. K. Palaeoenvironmental interpretation through the analysis of ostracodes and carbonate microfacies: study of the Jandaíra Formation, Upper Cretaceous, Potiguar Basin. *Brazilian Journal of Geology*, v. 45, n. 1, p. 23-34, 2015.
- SCARPONI, D.; HUNTLEY, J. W.; CAPRARO, L.; RAFFI, S. Stratigraphic paleoecology of the Valle di Manche section (Crotone Basin, Italy): A candidate GSSP of the Middle Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 40, p. 30-43, 2014.
- Schäfer, W. 1972. *Ecology and paleoecology of marine environments*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHMIDT-NETO, H.; NETTO, R. G.; VILLEGAS-MARTÍN, J. Bioerosion in shells from the Early Permian Rio Bonito Formation, Brazil: Taphonomic, paleobiological, and paleoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 505, p. 256-264, 2018.
- SCHULTZ, G. E. Pleistocene (Irvingtonian, Cudahyan) vertebrates from the Texas Panhandle, and their geographic and paleoecologic significance. *Quaternary International*, v. 217, p. 195-224, 2010.
- SCOTT, G. H. Uniformitarianism, the uniformity of nature, and paleoecology. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, v. 6/4, p. 510-527, 1963.
- SEDORKO, D.; NETTO, R. G.; HORODYSKI, R. S. A Zoophycos carnival in Devonian beds: Paleoecological, paleobiological, sedimentological, and paleobiogeographic insights. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 507, p. 188-200, 2018.
- SEGESDI, M.; BOTFALVAI, G.; BODOR, E. R.; OSI, A. *et al.* First report on vertebrate coprolites from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation of Iharkút, Hungary. *Cretaceous Research*, v. 74, p. 87-99, 2017.

- SEPKOSKI, D. Evolutionary paleontology and the fossil record: a historical introduction. In: KELLEY, P. H.; BAMBACH, R. K. (eds.). *From Evolution to Geobiology: Research Questions Driving Paleontology at the Start of a New Century*, The Paleontological Society Papers, Yale University Printing, New Haven, CT. 2008. p. 41-53.
- SERRANO-BRAÑAS, C. I.; ESPINOSA-CHÁVEZ, B. Taphonomic history of a ‘duck-bill’ dinosaur (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous, Campanian) Coahuila, Mexico: Preservational and paleoecological implications. *Cretaceous Research*, v. 74, p. 165-174, 2017.
- SHANNON, C. E. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, v. 22, n. 3, p. 379-423, 1948.
- SHAVER, S. A.; EBLE, C. F.; HOWER, J. C.; SAUSSY, F. L. Petrography, palynology, and paleoecology of the Lower Pennsylvanian Bon Air coal, Franklin County, Cumberland Plateau, southeast Tennessee. *International Journal of Coal Geology*, v. 67, p. 17-46, 2006.
- SHIMADA, K. Body form and paleoecology of the large Late Cretaceous bony fish, *Pachyrhizodus caninus*. *Cretaceous Research*, v. 52, p. 286-291, 2015.
- SHIMADA, C.; SATO, T.; TOYOSHIMA, S.; YAMASAKI, M.; TANIMURA, Y. Paleoecological significance of laminated diatomaceous oozes during the middle-to-late Pleistocene, North Atlantic Ocean (IODP Site U1304). *Marine Micropaleontology*, v. 69, p. 139-150, 2008.
- SHOTWELL, J. A Inter-Community Relationships in Hemphillian (Mid-Pliocene) Mammals. *Ecology*, v. 39, n. 2, p. 271-282, 1958.
- SILVA, M. C.; BARRETO, A. M. F.; CARVALHO, I. S.; CARVALHO, M. S. S. Vertebrados e paleoambientes do Neocretáceo-Daniano da Bacia da Paraíba, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, v. 17, n. 2, p. 85-95, 2007.
- SIMPSON, E. H. Measurement of diversity. *Nature*, v. 163, p. 688, 1949.
- SIMPSON, G. G. Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory, and method in geohistory and biohistory. In: HECHT, Ì. K.; STEERE, W. C. (eds.). *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky*, Appleton, New York. 1970. p. 43-96.
- SIMÕES, M. G.; RODRIGUES, S. C.; BERTONI-MACHADO, C.; HOLZ, M. Tafonomia: Processos e ambientes de fossilização. In: Souza, I. S. C. (ed.). *Paleontologia – Conceitos e métodos I*, Interciência, Rio de Janeiro. 2010. p. 19-51.
- SIORI, M. S.; BOERO, A.; CARNEVALE, G. *et al.* New data on Early Pleistocene vertebrates from Monte Argentario (Central Italy). Paleoecological and biochronological implications. *Geobios*, v. 47, p. 403-418, 2014.
- SMITH, G. J.; SANTIS, L. R. G. Dietary ecology of Pleistocene mammoths and mastodons as inferred from dental microwear textures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 492, p. 10-2, 2018.

SPONHEIMER, M.; LEE-THORP, J. A. Enamel diagenesis at South African Australopithecus sites: Implications for paleoecological reconstruction with trace elements. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, v. 70, p. 1644-1654, 2006.

SPRADLEY, J. P.; GLAZER, B. J.; KAY, R. F. Mammalian faunas, ecological indices, and machine-learning regression for the purpose of paleoenvironment reconstruction in the Miocene of South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 518, p. 155-171, 2019.

STACKLYN, S.; WANG, Y.; JIN, C.-Z.; WANG, Y.; SUN, F.; ZHANG, C.; JIANG, S.; DENG, T. Carbon and oxygen isotopic evidence for diets, environments and niche differentiation of early Pleistocene pandas and associated mammals in South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 468, p. 351-361, 2017.

STRANI, F.; DEMIGUEL, D.; BELLUCCI, L.; SARDELLA, R. Dietary response of early Pleistocene ungulate communities to the climate oscillations of the Gelasian/Calabrian transition in Central Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 499, p. 102-111, 2018.

SUGUIO, K. Introdução à sedimentologia. In: Suguio, K. (ed.). *Geologia Sedimentar*. Blucher, São Paulo, SP. 2015. p. 1-9.

SÜMEGI, P.; GULYÁS, S.; PERSAITS, G.; PÁLL, D. G.; MOLNÁR, D. The loess-paleosol sequence of Basaharc (Hungary) revisited: Mollusc-based paleoecological results for the Middle and Upper Pleistocene. *Quaternary International*, v. 240, p. 181-192, 2011.

\_\_\_\_\_; NÁFRÁDI, K.; MOLNÁR, D.; SÁVAI, S. Results of paleoecological studies in the loess region of Szeged-Öthalom (SE Hungary). *Quaternary International*, v. 372, p. 66-78, 2015.

SUN, Q.; XUE, W.; ZAMANIAN, K.; COLIN, C.; DUCHAMP-ALPHONSE, S.; PEI, W. Formation and paleoenvironment of rhizoliths of Shiyang River Basin, Tenggeri Desert, NW China. *Quaternary International*, v. 502, p. 246-257, 2019.

SZABÓ, P.; KOCSIS, L.; VENNEMANN, T.; PANDOLFI, L.; KOVACS, J.; MARTINETTO, E.; DEMENY, A. Pliocene-Early Pleistocene climatic trends in the Italian Peninsula based on stable oxygen and carbon isotope compositions of rhinoceros and gomphothere tooth enamel. *Quaternary Science Reviews*, v. 157, p. 52-65, 2017.

SULSER, H.; GARCÍA-RAMOS, D.; KÜRSTEINER, P.; MENKVELD-GFELLER, U. Taxonomy and palaeoecology of brachiopods from the South-Helvetian zone of the Fäneren region (Lutetian, Eocene, NE Switzerland). *Swiss Journal of Geosciences*, v. 103, p. 257-272, 2010.

SUNDERLIN, D.; TROP, J. M.; IDLEMAN, B. D.; BRANNICK, A.; WHITE, J. G.; GRANDE, L. Paleoenvironment and paleoecology of a Late Paleocene high-latitude terrestrial succession, Arkose Ridge Formation at Box Canyon, southern Talkeetna Mountains, Alaska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 401, p. 57-80, 2014.

TAHERI, M. R.; VAZIRI-MOGADDAM, H.; TAHERI, A., GHABEISHAVI, A. Biostratigraphy and paleoecology of the Oligo-Miocene Asmari Formation in the Izeh zone (Zagros Basin, SW Iran). *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, v. 69, n. 1, p. 59-85, 2017.

TANTAWY, A. A. Calcareous nannofossil biostratigraphy and paleoecology of the Cenomanian – Turonian transition in the Tarfaya Basin, southern Morocco. *Cretaceous Research*, v. 29, p. 995-1007, 2008.

TOLEDO, M. B.; BARTH, O. M.; SILVA, C. G.; BARROS, M. A. Testing multivariate analysis in paleoenvironmental reconstructions using pollen records from Lagoa Salgada, NE Rio de Janeiro State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 81, n. 4, p. 757-768, 2009.

TOMKEIEFF, S. I. Unconformity - An historical study. *Proceedings of the Geologist's Association*, v. 73, p. 383-417, 1962.

TORRES-MARTÍNEZ, M. A.; BARRAGÁN, R.; SOUR-TOVAR, F.; GONZÁLEZ-MORA, S. G.. Depositional paleoenvironments of the Lower Permian (upper Cisuralian) carbonate succession of Paso Hondo Formation in Chiapas State, southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 79, p. 254-263, 2017.

TRAYLER, R. B.; DUNDAS, R. G.; FOX-DOBBS, K.; WATER, P. K. V. Inland California during the Pleistocene—Megafaunal stable isotope records reveal new paleoecological and paleoenvironmental insights. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 437, p. 132-140, 2015.

UNO, K. T.; RIVALS, F.; BIBI, F.; PANTE, M.; NJAU, J.; TORRE, I. Large mammal diets and paleoecology across the OldowaneAcheulean transition at Olduvai Gorge, Tanzania from stable isotope and tooth wear analyses. *Journal of Human Evolution*, v. 120, p. 76-91, 2018.

VAJDA, V.; FERNÁNDEZ, M. D. P.; VILLANUEVA-AMADOZ, U.; LEHSTEN, V.; ALCALÁ, L. Dietary and environmental implications of Early Cretaceous predatory dinosaur coprolites from Teruel, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 464, p. 134-142, 2016.

VELÁZQUEZ, N. J.; BURRY, L. S.; FUGASSA, M. H. Palynological analysis of extinct herbivore dung from Patagonia, Argentina. *Quaternary International*, v. 377, p. 140-147, 2015.

VELBEL, D. B. On Defining limits to paleoecological interpretation in the fossil record. *Geobios, Mém. Special*, v. 8, p. 415-418, 1984.

VELIVETSKAYA, T. A.; SMIRNOV, N. G.; KIYASHKO, S. I.; IGNATIEV, A. V.; ULITKO, A. I. Resolution-enhanced stable isotope profiles within the complete tooth rows of Late Pleistocene bisons (Middle Urals, Russia) as a record of their individual development and environmental changes. *Quaternary International*, v. 400, p. 212-226, 2016.

VENCZEL, M.; VASILE, Ș.; CSIKI-SAVA, Z. A Late Cretaceous madtsoiid snake from Romania associated with a megalolithid egg nest e Paleocological inferences. *Cretaceous Research*, v. 55, p. 152-16, 2015.

VERSCHUREN, D.; EGGERMONT, H. Quaternary paleoecology of aquatic Diptera in tropical and Southern Hemisphere regions, with special reference to the Chironomidae. *Quaternary Science Reviews*, v. 25, p. 1926-1947, 2006.

VILLEGAS-MARTÍN, J.; GUIMARÃES NETTO, R.; LAVINA, E. L. C.; ROJAS-CONSUEGRA, R. Ichnofabrics of the Capdevila Formation (Early Eocene) in the Los Basin (western Cuba): Paleoenvironmental and paleoecological implications. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 56, p. 214-227, 2014.

VIOLLE, C.; THUILLER, W.; MOUQUET, N. *et al.* Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 32, n. 5, p. 356-367, 2017.

VULLO, R.; NÉRAUDEAU, D. Cenomanian vertebrate assemblages from southwestern France: a new insight into the European mid-Cretaceous continental fauna. *Cretaceous Research*, v. 29, p. 930-935, 2008.

URQHART, G. R. Paleocological record of hurricane disturbance and forest regeneration. *Quaternary International*, v. 195, p. 88-97, 2009.

WEISSBROD, L.; ZAIDNER, Y. Taphonomy and paleoecological implications of fossorial microvertebrates at the Middle Paleolithic open-air site of Neshar Ramla, Israel. *Quaternary International*, v. 331, p. 115-127, 2014.

WHEWELL, W. Principles of geology By Charles Lyell, Esq. F.R.S., Professor of Geology in King's College, London. Vol II. London. *Quarterly Reviews*, v. 47, p. 103-132, 1832.

WIBING, C.; MATZERATH, S.; TURNER, E.; BOCHERENS, H. Paleocological and climatic implications of stable isotope results from late Pleistocene bone collagen, Ziegeleigrube Coenen, Germany. *Quaternary Research*, v. 84, p. 96-105, 2015.

WILLIAMS, L. R.; HISCOTT, R. N.; AKSU, A. E.; BRADLEY, L. R.; HORNE, D. J.; STOICA, M. Holocene paleoecology and paleoceanography of the southwestern Black Sea shelf revealed by ostracod assemblages. *Marine Micropaleontology*, v. 142, p. 48-66, 2018.

WILSEY, B. J.; CHALCRAFT, D. R.; BOWLES, C. M.; WILLIG, M. R. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology*, v. 86, n. 5, p. 1178-1184, 2005.

WILSON, M. V. H. Taphonomic processes: Information loss and information gain. *Geoscience Canada*, v. 15, p. 131-148 1989.

WILSON, B.; FARFAN, P.; HUGHES, C. The formation placement and palaeoenvironment of the Middle Miocene Los Atajos Member, Trinidad. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 76, p. 63-70, 2017.

WINGARD, G. L.; BERNHARDT, C. E.; WACHNICKA, A. H. The Role of Paleocology in Restoration and Resource Management-The Past As a Guide to Future Decision-Making:

Review and Example from the Greater Everglades Ecosystem, U.S.A. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 5, n. 11, p. 1-24, 2017.

WOOD, J. R.; RAWLENCE, N. J.; ROGERS, G. M.; AUSTIN, J. J.; WORTHY, T. H.; COOPER, A. Coprolite deposits reveal the diet and ecology of the extinct New Zealand megaherbivore moa (Aves, Dinornithiformes). *Quaternary Science Reviews*, v. 27, p. 2593-2602, 2008.

\_\_\_\_\_ ; WILMSHURST, J. M. Late Quaternary terrestrial vertebrate coprolites from New Zealand. *Quaternary Science Reviews*, v. 98, p. 33-44, 2014.

WOODRING, W. P. Basic assumption underlying paleoecology. *Science*, v. 113, p. 482-483, 1951.

WOLFF, R. G. Hydrodynamic sorting and ecology of a Pleistocene mammalian assemblage from California (U.S.A.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 13, p. 91-101, 1973.

WOROBIEC, E.; GEDL, P. Upper Eocene palynoflora from Łukowa (SE Poland) and its palaeoenvironmental context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 492, p. 134-146, 2018.

\_\_\_\_\_ ; SZULC, J. A Middle Miocene palynoflora from sinkhole deposits from Upper Silesia, Poland and its palaeoenvironmental context. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 163, p. 1-10, 2010.

WU, J.-Y.; LIU, Y.-S.; DING, S.-T.; LI, J.; AN, P.-C. Late Pliocene *Smilax* (Smilacaceae) leaves from Southwest China: Phytogeographical and paleoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 241, p. 26-38, 2017.

WYNN, J. G.; REED, K. E.; SPONHEIMER, M. *et al.* Dietary flexibility of *Australopithecus afarensis* in the face of paleoecological change during the middle Pliocene: Faunal evidence from Hadar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, v. 99, p. 93-106, 2016.

XIAO, L.; YANG, H.; SUN, B. XIANGCHUAN, L.; GUO, J. Stable isotope compositions of recent and fossil sun/shade leaves and implications for palaeoenvironmental reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 190, p. 75-84, 2013.

XU, C.-L.; HUANG, J.; SU, T.; ZHANG, X.-C.; LI, S.-F.; ZHOU, Z.-K. The first megafossil record of *Goniophlebium* (Polypodiaceae) from the Middle Miocene of Asia and its paleoecological implications. *Palaeoworld*, v. 26, p. 543-552, 2017.

YAMAGUCHI, T.; MATSUBARA, T.; KAMIYA, T. Eocene ostracodes from the Iwaya Formation on Awajishima Island, southwestern Japan. *Paleontological Research*, v. 9, n. 4, p. 305-318, 2005.

YANN, L. T.; DESANTIS, L. R. G.; KOCH, P. L.; LUNDELIUS, E. L. Dietary ecology of Pleistocene camelids: Influences of climate, environment, and sympatric taxa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 461, p. 389-400, 2016.

YOUSSEF, M.; ISMAIL, A.; EL-SOROGY, A. Paleoecology and paleobiogeography of Paleocene ostracods in Dineigil area, South Western Desert, Egypt. *Journal of African Earth Sciences*, v. 131, p. 62-70, 2017.

ZAKREVSKAYA, M. Paleoecological reconstruction of the Ediacaran benthic macroscopic communities of the White Sea (Russia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 410, p. 27-38, 2014.

ZANGERL, R.; RICHARDSON, JR., E. The paleoecological history of two Pennsylvanian black shales. *Fieldiana: Geology Memoirs*, v. 4, p. 1-346, 1963.

ZIPKIN, E. F.; ROYLE J. A.; DAWSON D. K.; BATES, S. Multi-species occurrence models to evaluate the effects of conservation and management actions. *Biological Conservation*, v. 143, p. 479-484, 2010.

## 2. GEOLOGIA E CARACTERIZAÇÃO PALEOAMBIENTAL DA FORMAÇÃO MORRO DO CHAVES, BACIA DE SERGIPE-ALAGOAS

### 2.1. Resumo

A Bacia de Sergipe-Alagoas apresenta o mais completo registro estratigráfico diretamente relacionado a todas as fases da ruptura do Gondwana e consequente abertura do Atlântico Sul. Por sua vez, a Formação Morro do Chaves está relacionada às supersequências rifte e pós-rifte da bacia, depositadas durante o Eocretáceo (Barremiano-Aptiano). Ela é caracterizada pela intercalação de coquinas e folhelhos, apresentando uma estratificação contínua. Porém, ainda há certo debate sobre a origem deposicional de tais sedimentos. O objetivo do presente capítulo é fornecer uma caracterização paleoambiental da Formação Morro do Chaves, especificamente os folhelhos da Unidade São Miguel dos Campos, a fim de avaliar e compreender as principais variações paleoambientais relacionadas ao Eocretáceo da Bacia de Sergipe-Alagoas. Para tal, foram utilizadas cerca de 20 amostras geológicas (enumeradas como topo, meio e base e marcadas, quando possível, com as letras A-G), as quais foram submetidas a duas metodologias de geoquímica orgânica: Carbono Orgânico Total (COT) e Pirólise *Rock-Eval*. Os valores de COT variaram entre 0,02% a 3,03% nos folhelhos (F) da Unidade São Miguel dos Campos. Destes, apenas 25% se mostraram possíveis geradores de hidrocarbonetos. Com relação aos demais níveis com menos quantidade de matéria orgânica preservada, o fato poderia ser explicado pela evidência de eventos periódicos de incursão marinha na localidade, os quais são associados a eventos de alta energia, o que dificultaria a preservação de matéria orgânica. Os valores de Resíduo Insolúvel (RI), por sua vez, demonstraram dois cenários de sedimentação, um mais rico em carbonatos (F01 e F08) e outro em siliciclástico (F04-D, F05 e F07-B). Ainda, a relativa abundância de querogênios do tipo II na Unidade São Miguel dos Campos corrobora hipóteses anteriores de um paleoambiente marinho redutor. A hipótese é sustentada pela correlação positiva entre o Índice de Hidrogênio (IH) e COT. Além disso, F01 e F08 são representativos de paleoambientes mais quentes e mais redutores, enquanto F05 representa um cenário mais calmo e mais oxigenado. Condições similares estão presentes no Cretáceo do Novo México, Irã e Egito.

**Palavras chave:** Proto-Atlântico Sul; Barremiano; Geoquímica Orgânica; Incursões Marinhas; Paleoambiente; Pirólise *Rock-Eval*

## 2.2. Bacia de Sergipe-Alagoas

Durante o Mesozoico houve a ruptura do Gondwana e, conseqüentemente, a separação da América do Sul e África, a qual envolveu uma série de eventos tectônicos profundos. Tais eventos resultaram na origem das bacias mesozoicas marginais interiores e na abertura do Atlântico Sul (MAISEY, 2000; MELO, 2011; GARCIA *et al.*, 2018).

Localizada na margem continental do Nordeste brasileiro, a Bacia de Sergipe-Alagoas (FIGURA 5) ocupa uma área total de cerca de 44.500 Km<sup>2</sup> (GARCIA *et al.*, 2018) e se limita a nordeste com a Bacia de Pernambuco-Paraíba, pelo Alto de Maragogi, e a sudoeste com a Bacia de Jacuípe, com limite indiviso (CAMPOS NETO *et al.*, 2007).

Figura 5 - Localização da Bacia de Sergipe-Alagoas



Fonte: Modificado de Antonietto, 2015.

Citada na literatura pela primeira vez por Schaller (1969), a Bacia de Sergipe-Alagoas é comumente referida como uma bacia única (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; ANTONIETTO, 2015). No entanto, Feijó (1994), em sua revisão estratigráfica, propôs uma divisão entre as bacias de Sergipe e Alagoas, usando como limite hipotético o Alto de Japoatã-Penedo (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; MELO, 2011; ANTONIETTO, 2015; GARCIA *et al.*, 2018). Porém, o Alto de Japoatã-Penedo divide as bacias apenas na porção terrestre e muito pouco da porção submersa (GARCIA *et al.*, 2018). Assim, a localidade continua sendo considerada uma única bacia, pois não há limite que justifique tal separação (GARCIA *et al.*, 2018).

A Bacia de Sergipe-Alagoas apresenta o mais completo registro estratigráfico diretamente relacionado a todas as fases da ruptura do Gondwana e consequente abertura do Atlântico Sul (CHINELLATO *et al.*, 2018; GARCIA *et al.*, 2018). Sua sucessão estratigráfica pode ser subdividida em quatro supersequências, representadas pelos grupos Perucaba (pré-rifte), Coruripe (rifte e pós-rifte), Sergipe e Piaçabuçu (drifte), cujos sedimentos datam desde o Neojurássico até o Holoceno (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; MELO, 2011; BEGLINGER *et al.*, 2012; CHARBOREAU *et al.*, 2013; CHINELLATO *et al.*, 2018; GARCIA *et al.*, 2018).

A bacia é, ainda, dividida em quatro unidades menores: as sub-bacias do Cabo, Alagoas, Sergipe e Jacuípe (CAMPOS NETO *et al.*, 2007). Segundo Souza-Lima (2008) e Melo (2011), tal divisão se deve a condições tectônicas instáveis, responsáveis pelo preenchimento sedimentar variável. Assim, o processamento diferenciado de cada unidade levou a uma distribuição relativamente complexa das unidades crono e litoestratigráficas (LANA, 1990; MELO, 2011).

### 2.3. Arcabouço estrutural e estratigrafia da Bacia Sergipe-Alagoas

A Bacia de Sergipe-Alagoas é constituída de um grande número de falhas, resultantes de esforços tectônicos contínuos, relacionados à ruptura do Gondwana (CRUZ, 2008; MELO, 2011). Tais falhas seriam elementos controladores da deposição dos sedimentos, que teriam ocorrido no Cretáceo (ROSSI, 2008; TAKAYAMA, 2008).

Constituída por cerca de 23 formações, apresenta depósitos correlacionáveis aos estágios que levaram à formação do Atlântico Sul (ANTONIETTO, 2015): sinéclise (Paleozoico), pré-rifte, rifte, pós-rifte e drifte (PONTE e ASMUS, 1976; AZAMBUJA-FILHO *et al.*, 1998; SOUZA-LIMA *et al.*, 2003).

#### 2.3.1. Supersequência paleozoica

A supersequência paleozoica (sinéclise) da Bacia de Sergipe-Alagoas é representada por sedimentos depositados na Formação Batinga (Carbonífero Superior) e Aracaré (Permiano Superior) (SCHALER, 1969; AZAMBUJA FILHO *et al.*, 1998; CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008; ANTONIETTO, 2015). A Formação Batinga foi depositada em um sistema glacial com influência fluvial e marinha (CRUZ, 2008). Sua porção mais basal, a qual marca o início de deposição da bacia, é do tipo intracratônica, com ambiente glacial bem registrado por depósitos de diamictos, tilitos e varvitos (DANTAS, 2011).

Por sua vez, a Formação Aracaré foi depositada em paleoambiente marinho raso a litorâneo, associado a sistemas lacustre, eólico e *sabkha* (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008). Sua sucessão é caracterizada por um ciclo transgressivo-regressivo, no qual folhelhos pretos são recobertos de arenitos, calcarenitos associados a sílex e laminitos algálicos (SCHALLER, 1969; CAMPOS NETO *et al.*, 2007; DANTAS, 2011; ANTONIETTO, 2015).

### 2.3.2. Supersequência Pré-Rifte

A supersequência pré-rifte representa o início do processo de separação do Gondwana, marcado nas bacias do Nordeste brasileiro por deposições de folhelhos e arenitos interdigitados do tipo *sag* (DANTAS, 2011). Nesse estágio, a atividade de falhas normais é incipiente e pode ser dispersada sobre uma grande área (MORLEY, 2002; SCHERER *et al.*, 2014; CASTRO *et al.*, 2019).

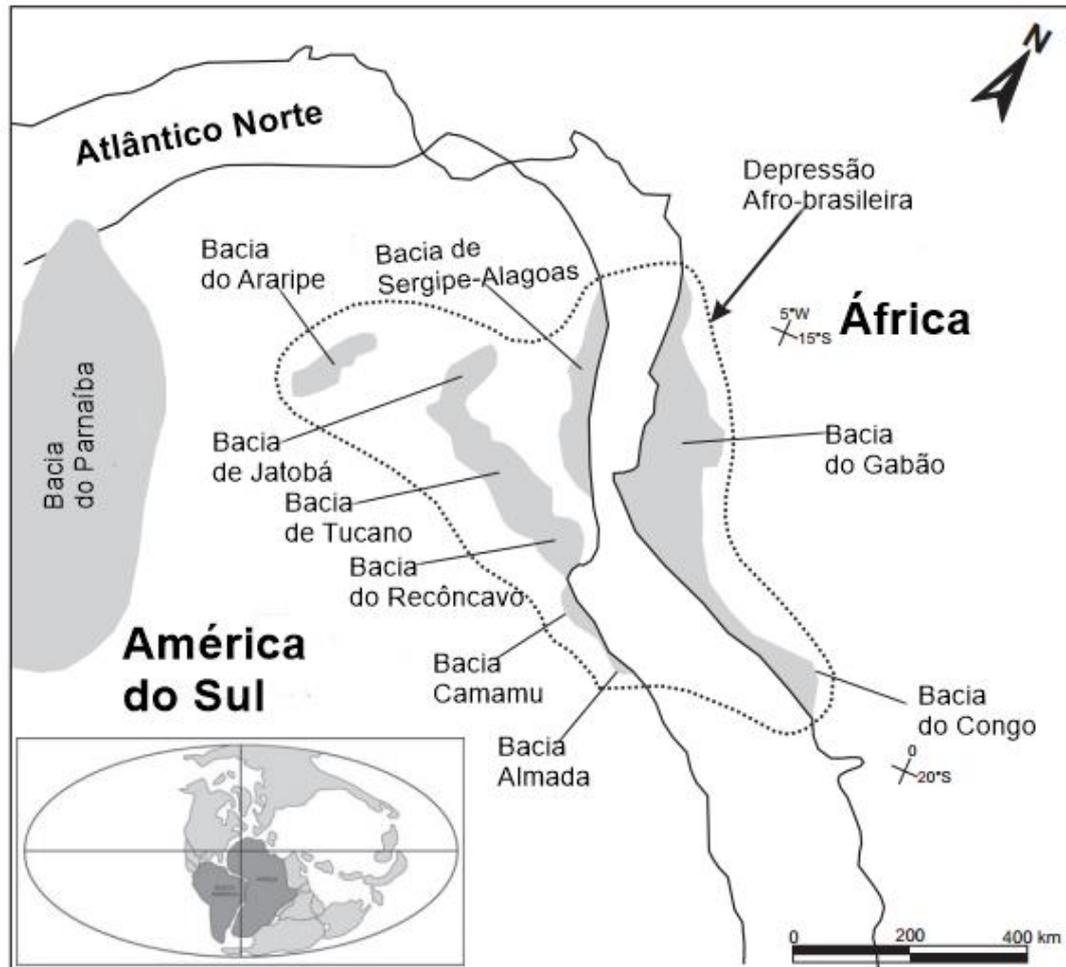
Consequentemente, tanto o depocentro, quanto as áreas de rifteamento possuem, respectivamente, baixas taxas de subsidência e elevação, resultando na criação de baixas acomodações, as quais são superadas pelo depósito de sedimento em sequências flúvio-lacustre progradantes (PROSSER, 1993; KUCHLE e SCHERER, 2010; HOLZ *et al.*, 2017; CASTRO *et al.*, 2019). Dessa forma, considera-se que a sedimentação se iniciou dentro de áreas de captação, fortemente influenciadas pelas estruturas de embasamento do pré-rifte (CASTRO *et al.*, 2019).

A supersequência pré-rifte da Bacia de Sergipe-Alagoas é caracterizada por depósitos ao longo do Neojurássico-Eocretáceo (ANTONIETTO, 2015), compostos por argilitos vermelhos lacustres (Formação Bananeiras) e arenitos flúvio-deltaicos (Formação Candeeiro) (CHINELLATO *et al.*, 2018). Além disso, sistemas fluviais entrelaçados com retrabalhamento eólico recobriram esse registro com os arenitos, provenientes da Formação Serraria (ANTONIETTO, 2015).

Ainda no Neojurássico, a Depressão Afro-brasileira se formou na Bacia de Sergipe-Alagoas (NOGUEIRA *et al.*, 2003). Esta é uma grande bacia deposicional rasa (FIGURA 6), desenvolvida na porção norte do Gondwana, antes da sua quebra (ROSA e GARCIA, 2000; KUCHLE *et al.*, 2011). Seu registro sedimentar é composto exclusivamente por depósitos continentais, com sistemas fluviais, eólicos e lacustres, os quais estão fortemente relacionados a sucessões de bacias de rifte (ROSA e GARCIA, 2000; KUCHLE *et al.*, 2011). A Depressão Afro-brasileira ocupa cerca de 300.000 Km<sup>2</sup> e se estende desde o Brasil (região Nordeste) até e

África (Guiné Equatorial, Gabão, Congo, República Democrática do Congo e Angola) (KUCHLE *et al.*, 2011).

Figura 6 - Depressão afro-brasileira



Fonte: Modificado de Silva e colaboradores, 2012.

### 2.3.3. Supersequência Rifte

A supersequência rifte ocorreu no Eocretáceo, porém sua idade é discutível (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CURZ, 2008). Autores como Van Der Ven e colaboradores (1989) e Aquino e Lana (1990) defenderam que a deposição da fase rifte teria se iniciado durante o Berriasiano, mais precisamente entre os andares Dom João e Rio da Serra, incluindo a porção inferior das formações Penedo e Barra de Itiúba (CRUZ, 2008).

Por sua vez, Campos Neto e colaboradores (2007) apontaram uma idade berriasiana para a supersequência, que teria se iniciado no andar Rio da Serra, com o depósito do paleolago na Formação Feliz Deserto. Tal paleolago apresentaria evidências de variações climáticas e

aumento progressivo na taxa de subsidência da bacia, evento considerado síncrono com o ocorrido nas bacias do Recôncavo e Tucano (CAMPOS NETO *et al.*, 2007).

O primeiro pulso tectônico é marcado pela deposição de conglomerados aluviais da Formação Rio Pitanga e arenitos da Formação Penedo, além da sedimentação deltaico-lacustre da Formação Barra de Itiúba (SCHALER, 1969). Por sua vez, durante períodos de baixo aporte sedimentar, foram formados os níveis de coquinas da Formação Morro do Chaves (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CARMO *et al.*, 2008; ANTONIETTO, 2015).

Com relação ao final da deposição da supersequência rifte, Campos Neto e colaboradores (2007) argumentaram que teria ocorrido durante o Aptiano, no andar Eoalagoas, quando o intenso tectonismo da Bacia de Sergipe-Alagoas delimitou a linha de charneira. Também durante o Aptiano, ocorreu a alta taxa de sedimentação, com depósitos de conglomerados aluviais das formações Rio Pitanga e Poção, além dos carbonatos e folhelhos da Formação Morro do Chaves (ANTONIETTO, 2015).

#### 2.3.4. Supersequência Pós-Rifte

A supersequência pós-rifte corresponde à primeira grande incursão marinha da Bacia de Sergipe-Alagoas, a qual ocasionou a deposição dos sedimentos da Formação Muribeca (CAMPOS NETO *et al.*, 2007). A Formação Muribeca é composta por três membros, a saber: Carmópolis (base), Ibura (nível intermediário) e Oiteirinhos (topo) (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008).

O Membro Carmópolis é formado por siliciclásticos grossos, conglomerados de matriz areno-argilosa, folhelhos e rochas carbonáticas (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008). Os sedimentos foram depositados em ambiente continental, de clima árido e dominado pela interação de leques aluviais de bordas de falhas, mais canais fluviais anastomosados, além de sistemas lagunares com influência marinha (CRUZ, 2008).

O Membro Ibura é representado por folhelhos betuminosos e rochas carbonáticas intercaladas com evaporitos (halita, carnalita, taquidita e silvinita) (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008). Sua porção mais basal foi depositada em ambiente lagunar raso, de baixa energia e redutor; enquanto que a porção superior variou de laguna para plataforma rasa e *sabkha*, formada em amplas planícies costeiras, com canais e lagoas desenvolvidas em clima árido (CRUZ, 2008).

Por sua vez, o Membro Oiteirinhos é composto por folhelhos betuminosos, intercalados com calculitos ricos em algas, siltitos, arenitos finos e anidritas (associados a sistemas lagunares

e de plataformas) (CRUZ, 2008). Feijó (1980) sugeriu que o Membro Oiteirinhos foi depositado em ambiente lagunar mais amplo que o anterior, inicialmente com poucas barreiras restritivas e, finalmente, em mar aberto, com ocorrências de fósseis de amonoides, equinoides e foraminíferos planctônicos e bentônicos (CRUZ, 2008).

### 2.3.5. Supersequência Drifte

A supersequência drifte compreende dois intervalos, um basal transgressivo e outro superior regressivo (CAMPOS NETO *et al.*, 2007). Ainda, apresenta depósitos decorrentes de subsidência termal e sobrecarga sedimentar, as quais indicam uma bacia sedimentar tectonicamente mais estável (CRUZ, 2008). Tal sequência se iniciou em condições marinhas restritas e, posteriormente, em condições de mar aberto, devido à remoção das barreiras de restrição (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CUNHA, 2019).

O intervalo basal transgressivo é representado pela sedimentação predominantemente carbonática, proveniente das formações Riachuelo e Cotinguiba (CAMPOS NETO *et al.*, 2007). A Formação Riachuelo é formada por rochas carbonáticas e siliciclásticas (Neoaptiano-Neoalbiano), sendo mais desenvolvidas na porção da Sub-bacia de Sergipe (CRUZ, 2008; CUNHA, 2019). Além disso, a Formação Riachuelo é subdividida em três membros: Angico (leques deltaicos na borda da bacia), Maruim (rampa carbonática com bancos de oólitos e oncólitos) e Taquari (folhelhos e calculitos) (KOUTSOUKOS *et al.*, 1993; CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008; CUNHA, 2019).

Por sua vez, a Formação Cotinguiba compreende o registro de um grande evento transgressivo, o qual foi iniciado durante o Cenomaniano e apresenta depósitos, predominantemente de calculitos, até o Coniaciano (LIMA *et al.*, 2002). Ela é constituída por dois membros: Sapucari (rochas carbonáticas intercaladas com margas, depositadas em condições profundas), e Aracaju (uma combinação de folhelho, margas e calculitos, depositados em ambiente mais profundo) (SCHALER, 1969; AZAMBUJA FILHO *et al.*, 1998; CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008; CUNHA, 2019).

Já o intervalo regressivo é marcado por um sistema deposicional predominantemente clástico, provenientes das formações Calumbi, Marituba e Mosqueiro (CAMPOS NETO *et al.*, 2007). A Formação Calumbi tem uma sucessão de folhelhos, intercalados com arenitos, datados do Campaniano, provenientes do rebaixamento do nível do mar (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; ANTONIETTO, 2015; CUNHA, 2019). Tais sedimentos tiveram um aporte maior e

empilhamento prográdante, em especial nas porções mais distais da bacia (CAMPOS NETO *et al.*, 2007).

Enquanto isso, nas porções mais proximais, a Formação Marituba teve sua origem, com aportes de sedimentos de areias costeiras de plataformais (CAMPOS NETO *et al.*, 2007). Os aportes se estenderam do Campaniano até o Maastrichthiano, o que levou a uma ampliação da planície costeira, bem como da plataforma arenosa (ANTONIETTO, 2015).

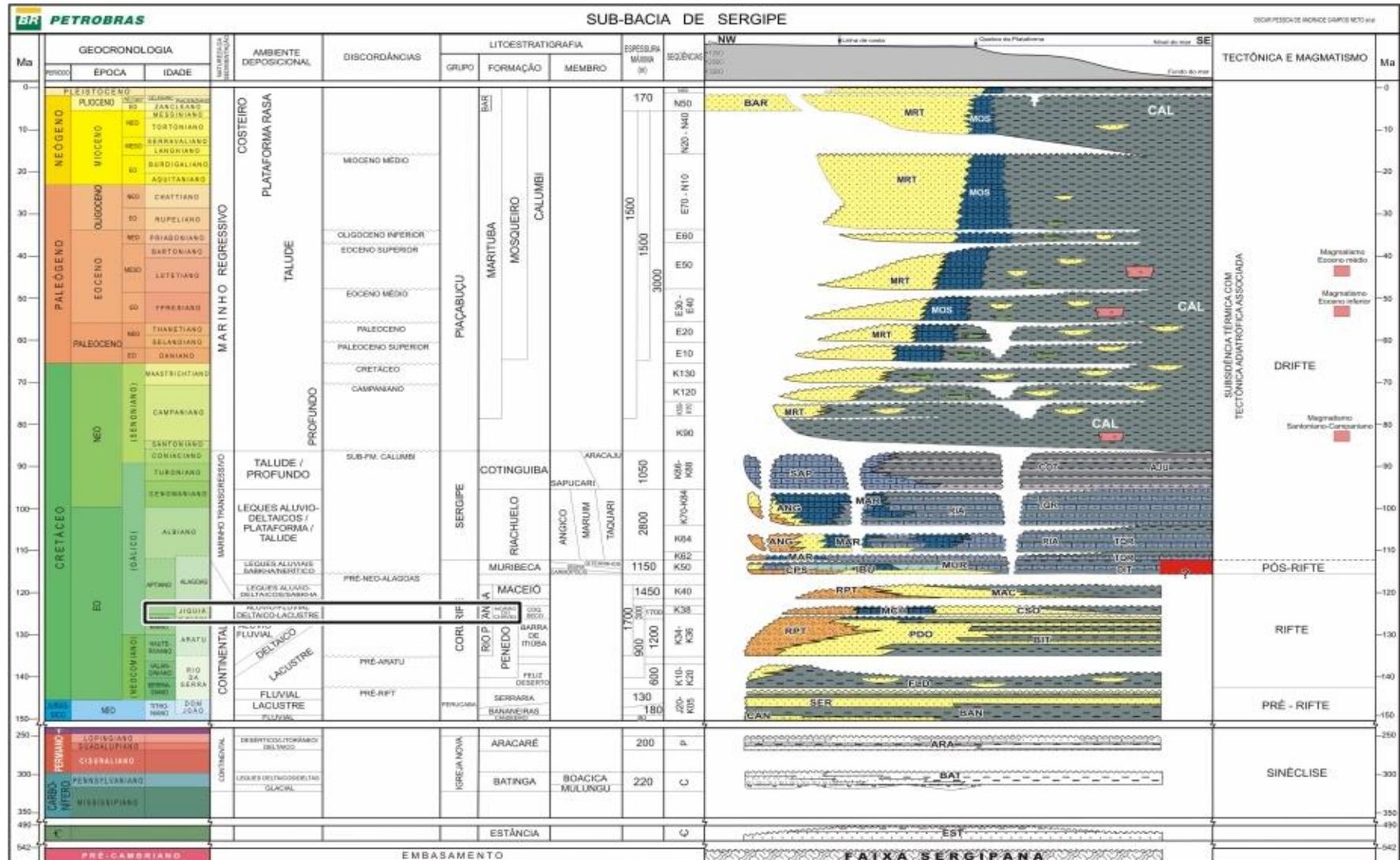
Já no Daniano (Paleoceno), a borda da Formação Marituba acumulou calcarenitos bioclásticos da Formação Mosqueiro (ANTONIETTO, 2015). Esse evento teve seu ápice durante o Eoceno, intercalado com eventos de rebaixamento do nível do mar no Oligoceno e transgressão no Mioceno (ANTONIETTO, 2015). Há, ainda, depósitos costeiros da Formação Barreiras, na porção terrestre da bacia, durante o Plioceno (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; ANTONIETTO, 2015; CUNHA, 2019).

Também foram encontradas evidências de rochas magmáticas nas águas mais profundas da Bacia de Sergipe-Alagoas, localizadas nas porções mais distais (FEIJÓ, 1994; CAMPOS NETO *et al.*, 2007; CRUZ, 2008; ANTONIETTO, 2015; CUNHA, 2019). De acordo com alguns autores (*e.g.* GOMES, 2000; HANSI JÚNIOR *et al.*, 2006), tais feições magmáticas são comuns em transição da crosta continental para oceânica, as quais são relacionadas com a formação do Atlântico Sul (ANTONIETTO, 2015).

#### **2.4. Formação Morro do Chaves**

A Formação Morro do Chaves (FIGURAS 7 e 8), se estende desde o norte da Sub-bacia de Sergipe até o centro a Sub-bacia de Alagoas (GARCIA *et al.*, 2018). Citada na literatura pela primeira vez em Petri (1962), a Formação Morro do Chaves está relacionada às supersequências rifte e pós-rifte da Bacia de Sergipe-Alagoas, depositadas durante o Eocretáceo (Barremiano-Aptiano) (CAMPOS NETO *et al.*, 2007; TÁVORA *et al.*, 2013; CHINELATTO *et al.*, 2018; GARCIA *et al.*, 2018).

Figura 7 - Sequência mesozoica da Sub-bacia de Sergipe



Fonte: Modificado de Campos Neto e colaboradores, 2007.



Em adição, a Formação Morro do Chaves é caracterizada pela presença de coquinas e folhelhos intercalados, os quais apresentam uma organização de estratificação contínua (GARCIA *et al.*, 2018). As coquinas são compostas por bivalvíos, ostracodes e alguns gastrópodes, organizados em camadas lenticulares e amalgamadas (0,2-12m de espessura), com estratificação cruzada (ANTONIOLI, DINO e GALLO, 2009; GALLO *et al.*, 2010; GARCIA *et al.*, 2018).

Com relação aos folhelhos, estes são compostos por sedimentos castanhos, verdes e acinzentados, ricos em matéria orgânica e pirita (GALLO *et al.*, 2010; GARCIA *et al.*, 2018). Além disso, os folhelhos da Formação Morro do Chaves apresentam conteúdo fossilífero composto, principalmente, por peixes (representados por espécimes quase completos ou muito fragmentados), ostracodes, palinomorfos e troncos vegetais (ANTONIOLI, DINO e GALLO, 2009; GALLO *et al.*, 2010; GARCIA *et al.*, 2018).

A deposição das coquinas da Formação Morro do Chaves é geralmente atribuída a um paleoambiente lacustre raso, devido à ausência de espécimes marinhos (PETRI, 1962; FIGUEIREDO, 1981; CHINELATTO *et al.*, 2018). Tal proposta foi corroborada por alguns pesquisadores (AZAMBUJA FILHO *et al.*, 1998; MAFFIZZONI, 2000; QUEIROZ NETO, 2005), os quais afirmaram que a Formação Morro do Chaves teria sido depositada em um paleoambiente lacustre raso e de baixa energia, cuja salinidade seria superior a 5%, durante períodos sazonais de seca.

Além disso, a presença de peixes do gênero *Mawsonia* Woodward, 1907, o qual foi considerado um táxon restrito a paleoambientes continentais e estuarinos (CARVALHO, 2002) e o ostracode *Cypridea africana* (KRÖMMELBEIN, 1965), espécie representante da Zona Bioestratigráfica Brasileira 009 (época na qual depósitos lacustres eram predominantes no Gondwana), suportaram a hipótese de paleoambiente lacustre para a Formação Morro do Chaves por tempo considerável na literatura (QUEIROZ NETO, 2005; CARMO *et al.*, 2008; CARVALHO e MAISEY, 2008; GALLO *et al.*, 2010).

No entanto, estudos recentes (MELO, 2011; GARCIA, 2016) demonstraram que a Formação Morro do Chaves na verdade seria um ambiente de alta energia, sujeito à ação de correntes/ondas fortes, provenientes de temporais periódicos. Tal hipótese foi corroborada através do modelo deposicional das coquinas e distribuição de tafofácies, proposto por Chinellato e colaboradores (2018). De acordo com esse estudo, as coquinas da Formação Morro do Chaves estão organizadas em ciclos alternados de regressão e transgressão, incluindo depósitos superiores, formados a partir do retrabalhamento constante de ondas e correntes

fortes, enquanto os depósitos da porção inferior teriam sido retrabalhados mediante ação de tempestades ocasionais (CHINELLATO *et al.*, 2018; GARCIA *et al.*, 2018).

Além disso, estudos taxonômicos feitos nas últimas décadas, com registros de certos palinomorfos e peixes (i.e., Enchodontidae) (Aulopiformes), sugerem influência marinha para a localidade (ANTONIOLI, DINO e GALLO, 2009; GALLO, 2009; GALLO *et al.*, 2009; ROMANO *et al.*, 2012, 2014). Adicionalmente, Thompson (2013) e Charboureau e colaboradores (2013) argumentaram que a Formação Morro do Chaves teria sofrido eventos periódicos de incursão marinha durante o Eocretáceo, conforme observado a partir de uma ampla variedade de moluscos relacionados a ambientes mais salobros.

A presença de palinomorfos do gênero *Subtilisphaera* contribui com o modelo deposicional associado à quebra do Gondwana e abertura do Atlântico Sul durante o Barremiano, o qual seria caracterizado por incursões esporádicas de águas do Mar de Tethys na porção norte da América do Sul, especificamente na porção inferior da Formação Morro do Chaves (GARCIA *et al.*, 2018).

## 2.5. Objetivo

O objetivo do presente capítulo é revisar a caracterização paleoambiental da Formação Morro do Chaves, através de amostras dos folhelhos da Unidade São Miguel dos Campos.

### 2.5.1. Objetivo específico

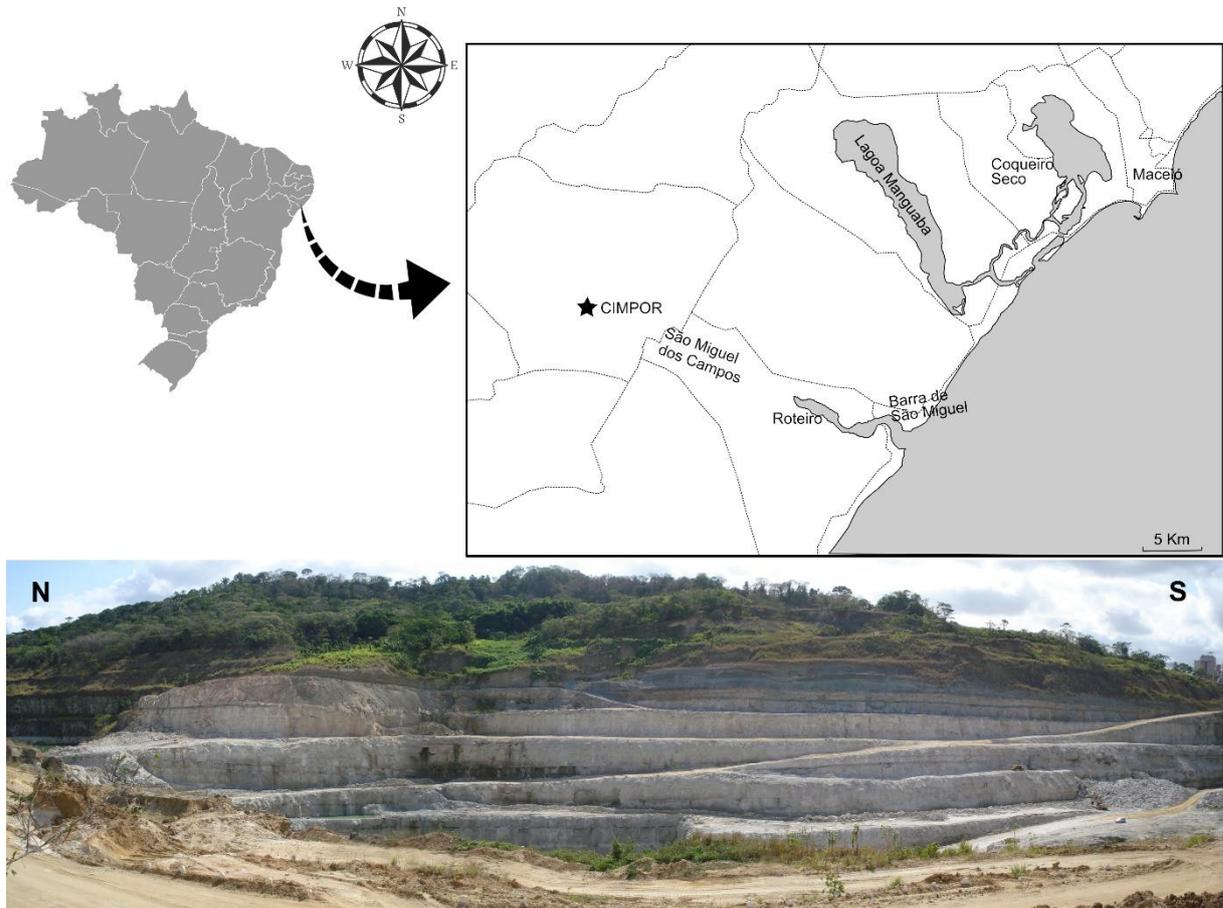
Identificar evidências de incursões marinhas nos níveis de folhelho da formação, aflorante na Unidade São Miguel dos Campos.

Avaliar e compreender as principais variações paleoambientais relacionadas ao Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas.

## 2.6. Área de Estudo

A Unidade São Miguel dos Campos pertence à porção alagoana da Bacia de Sergipe-Alagoas. A área localiza-se no município de São Miguel dos Campos, a aproximadamente 60 Km a nordeste de Maceió, no Estado de Alagoas (FIGURA 9). Conhecida como pedreira Atol, a localidade é explorada comercialmente pela empresa CCB - Cimpor Cimentos do Brasil.

Figura 9 - Localização do afloramento da Formação Morro do Chaves



Fonte: Mapa: A autora, 2018. Imagem da Formação Morro do Chaves: arquivo da equipe do LABSISBIO, 2009.

### 2.6.1. Sedimentologia da Unidade São Miguel dos Campos (Atol)

De acordo com o mais recente perfil geológico, elaborado pelo geólogo Renato Rodriguez Cabral Ramos (Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional) (FIGURAS 10, 11 e 12), a Unidade São Miguel dos Campos apresenta cerca de 75m de espessura e é composta por folhelhos, intercalados com camadas de coquinas e arenitos (GALLO *et al.*, 2010; MELO, 2011).

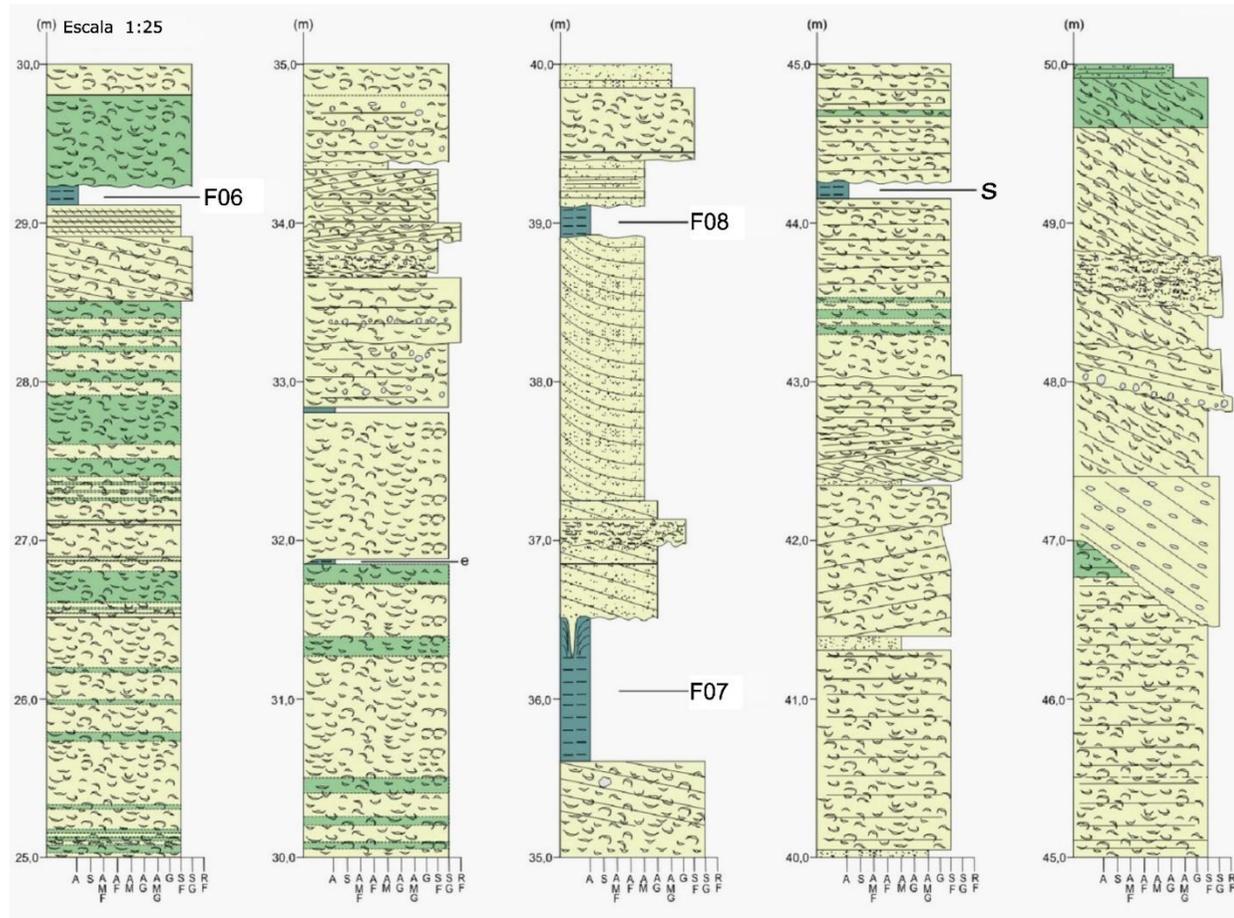
Da base ao topo, 67m da Unidade São Miguel dos Campos são representados por camadas de coquinas, com espessura média de 6m (NEGRÃO e CAVALCANTI, 2009; GALLO *et al.*, 2010; KINOSHITA, 2010). Essas camadas de coquinas, amalgamadas, de boa porosidade e bioclásticas, estão dispostas em estratificação cruzada e horizontal (GALLO *et al.*, 2010; KINOSHITA, 2010).

A porção superior da coluna das coquinas apresenta camadas com bases erosivas e de estratificação cruzada, com cristais de quartzo, feldspato, fragmentos líticos e cristais de

coquinas mais antigas (NEGRÃO e CAVALCANTI, 2009; GALLO *et al.*, 2010). Os folhelhos estão dispostos em cerca de 16 camadas (2cm-95cm), as quais apresentam considerável quantidade de matéria orgânica, ostracodes e peixes (em variados graus de preservação) (NEGRÃO e CAVALCANTI, 2009; GALLO *et al.*, 2010; KINOSHITA, 2010). Em adição, Negrão e Cavalcanti (2009) e Gallo e colaboradores (2010) identificaram camadas pelíticas mais espessas, interpretadas, primeiramente, como evidências de gretas de contração e caliche sólida (NEGRÃO e CAVALCANTI, 2009; GALLO *et al.*, 2010). No entanto, em estudos mais recentes, Thompson e colaboradores (2015) apontaram que tal interpretação poderia ser equivocada, posto que gretas de contração poderiam ser bastante similares a estruturas de carga à primeira vista.



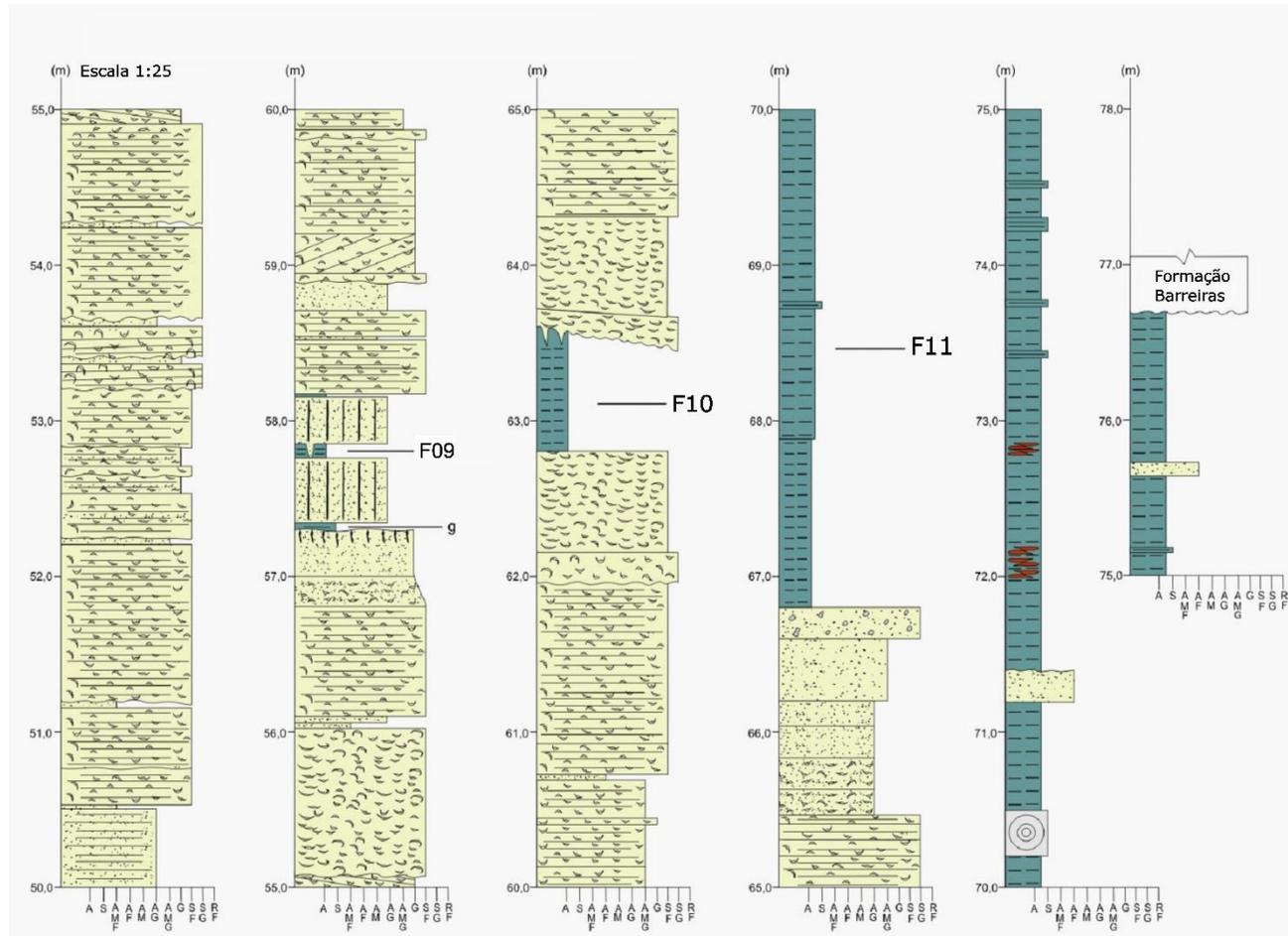
Figura 11 - Perfil geológico da Formação Morro do Chaves (Parte II)



Nota: Perfil elaborado pelo geólogo Renato Ramos (Museu Nacional); Detalhe dos folhelhos 6-8

Fonte: modificado de Gallo e colaboradores, 2010

Figura 12 - Perfil geológico da Formação Morro do Chaves (Parte III)



Nota: Perfil elaborado pelo geólogo Renato Ramos (Museu Nacional); Detalhe dos folhelhos 9-11

Fonte: modificado de Gallo e colaboradores, 2010

## 2.7. Metodologia

### 2.7.1. Metodologia – Geoquímica orgânica

A matéria orgânica pode ser usada em interpretação paleoambiental, normalmente relacionando-se níveis de carbono e enxofre (ZAMBRANO *et al.*, 2017). O enxofre incorporado nos sedimentos indica presença de bactérias redutoras de sulfato, presentes na coluna d'água, livre de oxigênio sobre a matéria orgânica (BERNER, 1984; AIZENSHTAT e AMRANI, 2004). Além disso, valores elevados de enxofre são indicativos de deposição em ambientes anóxicos, o que leva, conseqüentemente, ao aumento de preservação de matéria orgânica, devido à redução de degradação pelos organismos aeróbicos (ZAMBRANO *et al.*, 2017).

A geoquímica orgânica é uma metodologia pela qual se pode compreender os fatores ambientais que controlam a produção de matéria orgânica na biosfera, assim como processos ecológicos e sedimentológicos que controlam sua distribuição e decomposição no ambiente (CARVALHO *et al.*, 2005). Em adição, a geoquímica orgânica pode identificar fatores geomicrobiológicos e biogeoquímicos, além de processos geoquímicos e físicos que influenciam na modificação da matéria orgânica na geosfera (TYSON, .1995; CARVALHO *et al.*, 2005).

A análise de geoquímica orgânica foi elaborada em parceria com os Laboratórios de Geoquímica (PETROBRAS/CENPES/PDIEP/GEOQ). Seu objetivo é caracterizar o paleoambiente e identificar as oscilações de carbono orgânico e enxofre, ao longo dos níveis de folhelho da Unidade São Miguel dos Campos. Para caracterizar as oscilações, foram enviadas ao laboratório amostras dos 11 níveis de folhelho presentes no afloramento. Devido à espessura do afloramento, para a maior parte dos níveis apenas uma amostra foi utilizada. Já para os níveis F04, F07, F08 e F11, foram possíveis analisar três amostras: topo, meio e base (identificadas na tabela seguidas pelas subdivisões A-G). Os estudos aqui utilizados compreendem: análise de carbono orgânico total e pirólise *Rock-Eval*.

#### 2.7.1.1. Análise de carbono orgânico total (COT)

O carbono orgânico total (COT) indica a quantidade de matéria orgânica presente na rocha sedimentar, a qual, de acordo com Tissot e Welte (1984), depende de três fatores: abundância de biomassa disponível para acumulação; grau de alteração de matéria orgânica durante a deposição; taxa de sedimentação (MACEDO NETO, 2006). Adicionalmente, a quantidade de matéria orgânica de uma rocha geradora de hidrocarbonetos é composta por querogênio (matéria orgânica insolúvel) e betume (matéria orgânica solúvel em solventes orgânicos) (KILLOPS e KILLOPS, 1994; SILVA, 2007).

A quantidade de matéria orgânica é medida através da análise de COT, expressa através da porcentagem em relação ao extrato seco, o qual reflete condições de produção e preservação no ambiente deposicional (SILVA, 2007). De acordo com Macedo Neto (2006), a indústria classifica, de uma maneira geral, que folhelhos devem ter teores de carbono orgânico total iguais ou superiores a 1% para serem consideradas potenciais geradoras de hidrocarbonetos (em quantidades comerciais).

A análise de COT consistiu em macerar as amostras, até chegarem ao tamanho de 0,18mm, passando pela peneira de 80 *mesh* (OLIVEIRA *et al.*, 2006). Posteriormente, 250g das amostras foram submetidos a ácido clorídrico por cerca de uma hora, a fim de liberar o resíduo insolúvel, o qual foi medido em relação ao tamanho original da rocha (KILLOPS e KILLOPS, 1994; OLIVEIRA *et al.*, 2006). As amostras foram levadas ao equipamento Leco-SC444, cujos resultados foram expressos em porcentagem de peso em relação à amostra original.

#### 2.7.1.2 Pirólise *Rock-Eval*

A técnica de pirólise *Rock-Eval* simula, em laboratório, o processo natural de metagênese e catagênese da matéria orgânica e geração de petróleo (SILVA, 2007). Proposta por Espitalié e colaboradores (1977), a metodologia consiste em pulverizar pequenas porções das amostras (100mg) em gral de ágata, até chegarem a partículas menores do que 0,18 mm de diâmetro, que passem pela peneira de 80 *mesh*.

Posteriormente, as amostras foram aquecidas no pirolisador *Rock-Eval*, utilizando uma atmosfera inerte, entre 200°C e 550°C, com gás hélio como carreador (ESPITALIÉ *et al.*, 1977; OLIVEIRA *et al.*, 2006). Durante o aquecimento, são liberados hidrocarbonetos livres e gás carbônico, gerados pelo craqueamento térmico do querogênio (SILVA, 2007). Os hidrocarbonetos e o CO<sub>2</sub> liberados foram medidos, respectivamente, por detectores de ionização de chama e de condutividade térmica (OLIVEIRA *et al.*, 2006).

Os valores de hidrocarbonetos livres (até 350°C) e produzidos pelo craqueamento térmico do querogênio (entre 350°C e 550°C) são representados pelos picos S<sub>1</sub> e S<sub>2</sub>, respectivamente. Por sua vez, a taxa de CO<sub>2</sub> liberada entre 250°C e 390°C é representada no pico S<sub>3</sub> (quantidade de oxigênio presente no querogênio).

O valor de T<sub>max</sub> corresponde à temperatura em que ocorre a altura máxima do pico S<sub>2</sub>. O índice de hidrogênio ( $IH = S_2/COT \times 100$ ) é expresso em miligramas de hidrocarbonetos (HC)/gramas de COT. O índice de oxigênio ( $IO = S_3/COT \times 100$ ) é expresso em miligramas de CO<sub>2</sub>/gramas de COT. Tais índices demonstram a interação entre a natureza da matéria orgânica e seu grau de preservação (OLIVEIRA *et al.*, 2006).

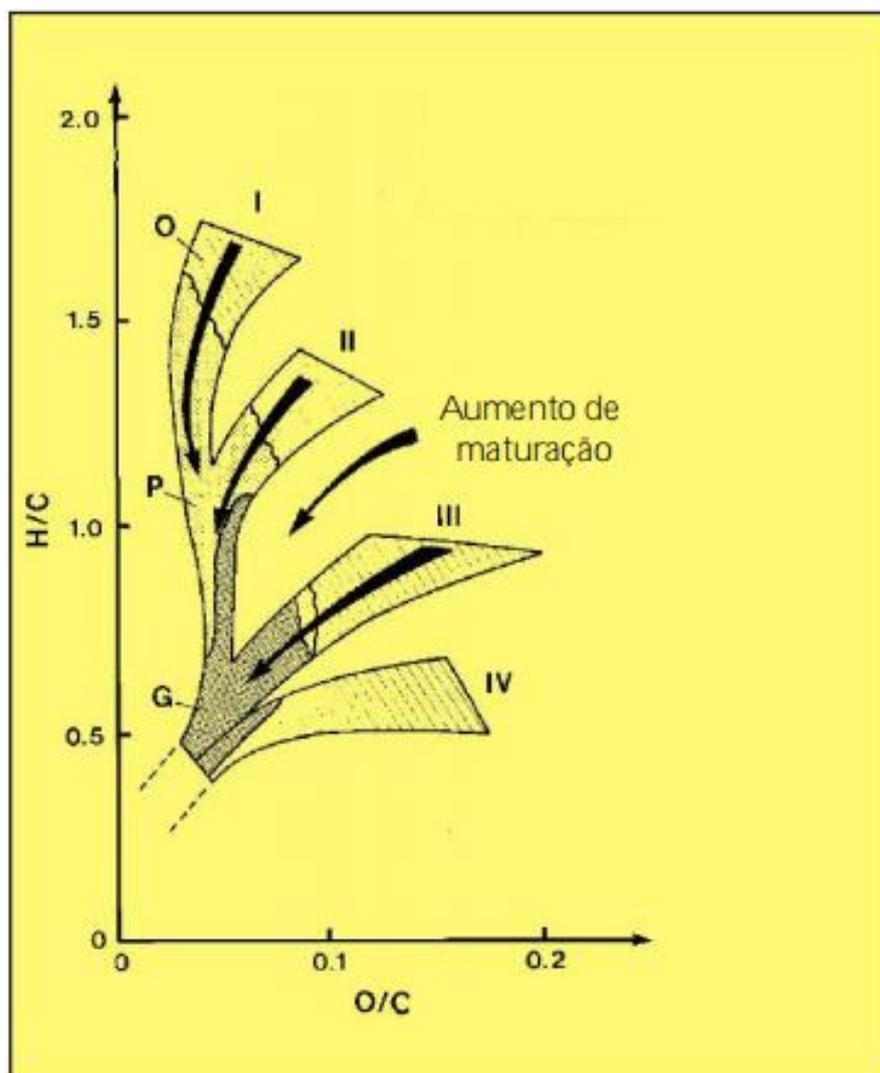
#### 2.7.1.2.1. Querogênio

O querogênio é a fração da matéria orgânica presente nas rochas sedimentares, a qual é insolúvel em solventes orgânicos (TISSOLT e WELTE, 1984). Van Krevelen (1961) caracterizou os querogênios pelas razões elementares de H/C e O/C, as quais fornecem indícios da origem da matéria orgânica presente nas rochas sedimentares (MACEDO NETO, 2006). A partir dessa caracterização, Van Krevelen (1961) elaborou um diagrama, através do qual é possível identificar quatro tipos de querogênio (FIGURA 13).

O chamado “diagrama de van Krevelen” acabou se tornando uma ferramenta bastante utilizada para uma melhor compreensão das propriedades físico-químicas e petrográficas do querogênio (DURAND, 2003; MENEZES *et al.*, 2008). Tissot e Welte (1984) também se basearam neste diagrama quando propuseram quatro tipos de querogênio, sendo os do tipo I, II e III derivados de paleoambientes lacustres, marinhos e de vegetais vasculares, enquanto que o do tipo IV está mais relacionado a uma forma inerte de querogênio, denominado inertinita (PHILP, 2018).

O querogênio do tipo I é representado por razões altas de IH (>600 mg HC/g COT) (PETERS e CASSA, 1994). A matéria orgânica desse tipo de querogênio é composta principalmente por material lipídico, particularmente de cadeias alifáticas, com núcleos poliaromáticos e ligações heteroatômicas mais escassas (MACEDO NETO, 2006; SILVA, 2007). Do ponto de vista paleoambiental, querogênios do tipo I são indicativos de matéria orgânica produzida por algas de origem lacustre ou marinha, a qual pode ser enriquecida por ação microbiana (TISSOLT e WELTE, 1984; MACEDO NETO, 2006; SILVA, 2007; PHILP, 2018). Em adição, de um ponto de vista comercial, querogênios do tipo I são os que mais produzem óleo (MACEDO NETO, 2006).

Figura 13 - Diagrama de Van Krevelen (1961)



Fonte: Modificado de Macedo Neto, 2006.

O querogênio do tipo II é também representado por razões medianas de IH (300-600 mg HC/g COT) (PETERS e CASSA, 1994). Assim como nos querogênios do tipo I, os do tipo II apresentam uma grande concentração de cadeias alifáticas, porém são acompanhados de uma grande quantidade de anéis naftênicos e aromáticos, além de cetonas, ácido carboxílico e ésteres (MACEDO NETO, 2006). Ainda de acordo com Macedo Neto (2006), querogênios do tipo II possuem uma presença marcante de enxofre, devido às condições de deposição, normalmente relacionadas a ambientes marinhos redutores. Há, ainda, contribuição de esporomorfos e cutículas de vegetais vasculares, tornando o ambiente mais característico (MACEDO NETO, 2006, SILVA, 2007). Silva (2007) afirmou, ainda, que embora não produzam óleo na mesma

quantidade que os querogênios do tipo I, os do tipo II são os melhores indicadores de rochas geradoras.

Já os querogênios do tipo III são representados por razões baixas de IH (50-200 mg HC/g COT) (PETERS e CASSA, 1994). Eles são formados basicamente por celulose e lignina, derivadas de vegetais terrestres continentais, incorporados no sedimento diretamente ou através de alterações de produtos em solos ácidos (MACEDO NETO, 2006; SILVA, 2007). Ao contrário dos dois primeiros, esse tipo de querogênio não apresenta tantas cadeias alifáticas, porém há uma quantidade considerável de núcleos poliaromáticos, cetonas e ácidos carboxílicos (MACEDO NETO, 2006). Apesar de não serem potencialmente geradores de óleo, querogênios do tipo III são bons indicativos de geradores de gás natural (TISSOLT e WELTE, 1984; MACEDO NETO, 2006).

## **2.8. Resultados e Discussão**

Devido à pandemia de COVID-19, não foi possível a liberação de todos os resultados referentes às análises geoquímicas feitas neste capítulo. Assim, são apresentados a seguir apenas os dados referentes às análises elementares de COT e pirólise *Rock-Eval*, disponíveis na tabela 1.

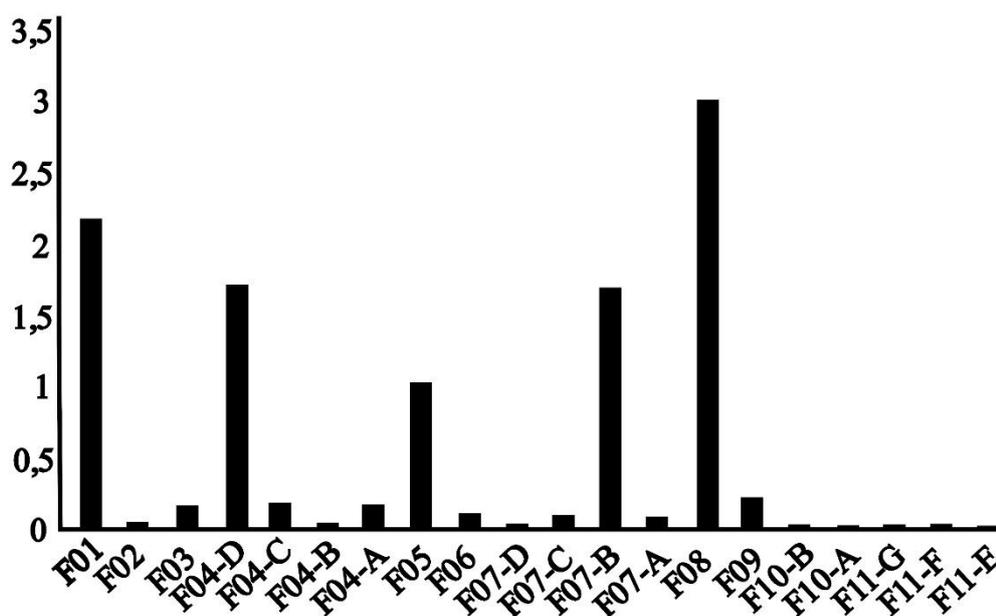


### 2.8.1. Carbono Orgânico Total

Os valores de COT variaram entre 0,02% a 3,03% nos folhelhos da Unidade São Miguel dos Campos. Segundo Amaral e colaboradores (2020), esses valores correspondem a uma relativa diferença nas condições de produção e/ou preservação de matéria orgânica na localidade.

Ainda, foi observado que cinco níveis de folhelho (F01, F04-D, F05, F07-B e F08) apresentaram valores acima de 1% em peso de COT. De acordo com a classificação de Tissot e Welte (1984), folhelhos são classificados como potenciais geradores de hidrocarbonetos somente se tiverem um teor de COT acima de 1% (SILVA, 2007; ZAMBRANO *et al.*, 2017). Assim, 25% das amostras aqui analisadas poderiam ser classificadas como possíveis geradoras de hidrocarbonetos (FIGURA 14).

Figura 14 - Gráfico dos valores de COT na Unidade São Miguel dos Campos



Fonte: A autora, 2020.

Burdige (2007) afirmaram que a degradação de matéria orgânica é controlada por uma interação dinâmica e complexa de diferentes fatores ambientais. O mesmo autor afirmou que existe, ainda, uma relação íntima entre degradação e preservação de matéria orgânica. Assim, um efeito sutil no controle de degradação da matéria orgânica

pode levar a grandes mudanças no controle de preservação da mesma (BURDIGE, 2007).

Uma das possíveis explicações para os níveis com menos quantidade de matéria orgânica preservada na Unidade São Miguel dos Campos (F02-F04-C, F06, F07-A, C e D, F09-F11), seriam eventos periódicos de incursão marinha na localidade, já que Silva-Teles Jr. e colaboradores (1994) afirmaram que eventos transgressivos geralmente são associados a eventos de alta energia, o que dificultaria a preservação de matéria orgânica. Assim, os níveis com menores valores de COT seriam indicativos de momentos transgressivos e, conseqüentemente, de alta energia na Unidade São Miguel dos Campos.

Outra explicação para os valores mais baixos de COT seria relacionada ao tectonismo entre as placas africana e sul-americana, o que teria ocasionado momentos de magmatismo intenso. Este, segundo Silva (2007), teria ocasionado a conversão e/ou eliminação de carbono orgânico, provavelmente na forma de hidrocarbonetos, sob efeito de calor, oriundo de corpos intrusivos. Ainda, o calor teria levado ao craqueamento da matéria orgânica e, conseqüentemente, a redução do valor de COT em relação às suas quantidades originais na localidade (SILVA, 2007).

Por sua vez, o resíduo insolúvel (RI) representa a porção remanescente de rocha, essencialmente composta de argilominerais (SILVA, 2007). Na presente análise, os valores de RI variaram de 52% a 94%, os quais correspondem à variação entre 6% e 48% no teor de carbonato total.

Amaral e colaboradores (2020) argumentaram que valores mais baixos de RI (menor ou igual a 70%) seriam indicativos de paleoambientes deposicionais com sedimentação misturada (composta por folhelhos mais carbonáticos), enquanto que os valores mais altos (acima de 70%) indicariam uma sedimentação de origem mais siliciclástica (representadas por folhelhos com baixa associação carbonática). Para fins de comparação, foram consideradas nesta parte de análise apenas as amostras que apresentaram mais de 1% de COT. Assim, considerando classificação de Amaral e colaboradores (2020), a Unidade de São Miguel dos Campos apresentaria um paleoambiente de sedimentação mais rico em carbonatos em F01 e F08 (RI de 66% e 70%, respectivamente), enquanto F04-D, F05 e F07-B seriam indicativos de paleoambientes mais pobres em carbonatos (RI de 94%, 82% e 80%, respectivamente).

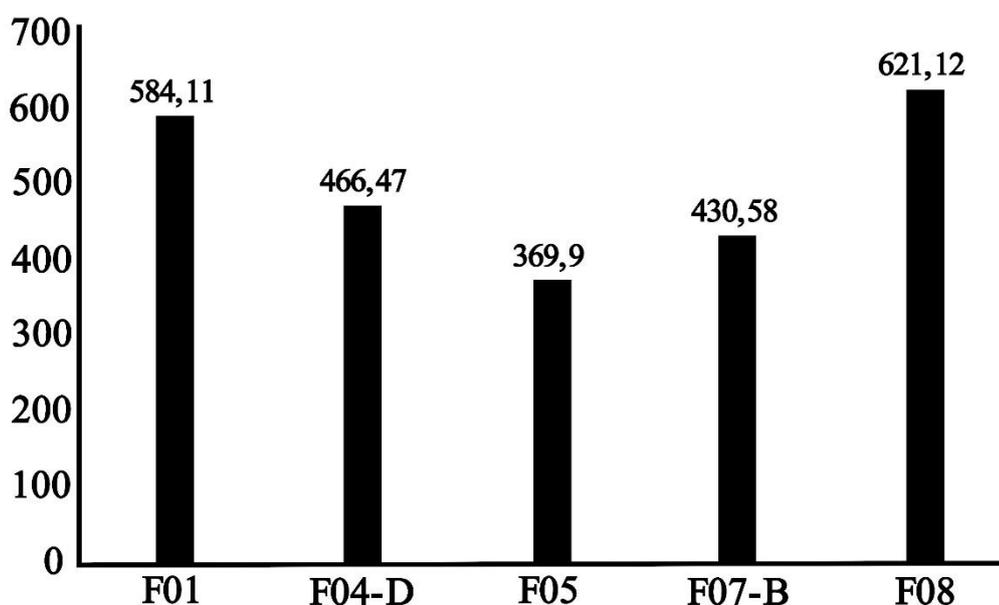
### 2.8.2. Pirólise Rock-Eval

A análise de pirólise *Rock-Eval* normalmente é associada à qualidade da rocha geradora (ZAMBRANO *et al.*, 2016). Ainda, o parâmetro  $S_2$  representa o potencial de hidrocarbonetos, liberados a partir do querogênio (ZAMBRANO *et al.*, 2017; AMARAL *et al.*, 2020). Na Unidade São Miguel dos Campos, os maiores valores de  $S_2$  foram observados nas amostras F01, F04-D, F05, F07-B e F08, cujos valores variaram de 3,81 a 18,8 mg de HC/g de rocha.

No entanto, Peters e Cassa (1994) afirmaram que rochas apenas possuem bom potencial gerador se apresentarem valores de  $S_2 \leq 5$  mg HC/g de rocha. Assim, das cinco amostras aqui analisadas, apenas F05 não seria considerada uma boa geradora, com 3,81 mg de HC/g de rocha, o menor valor de  $S_2$ . Por sua vez, as quatro amostras restantes (F01, F04-D, F07-B e F08) se mostraram boas geradoras de hidrocarbonetos.

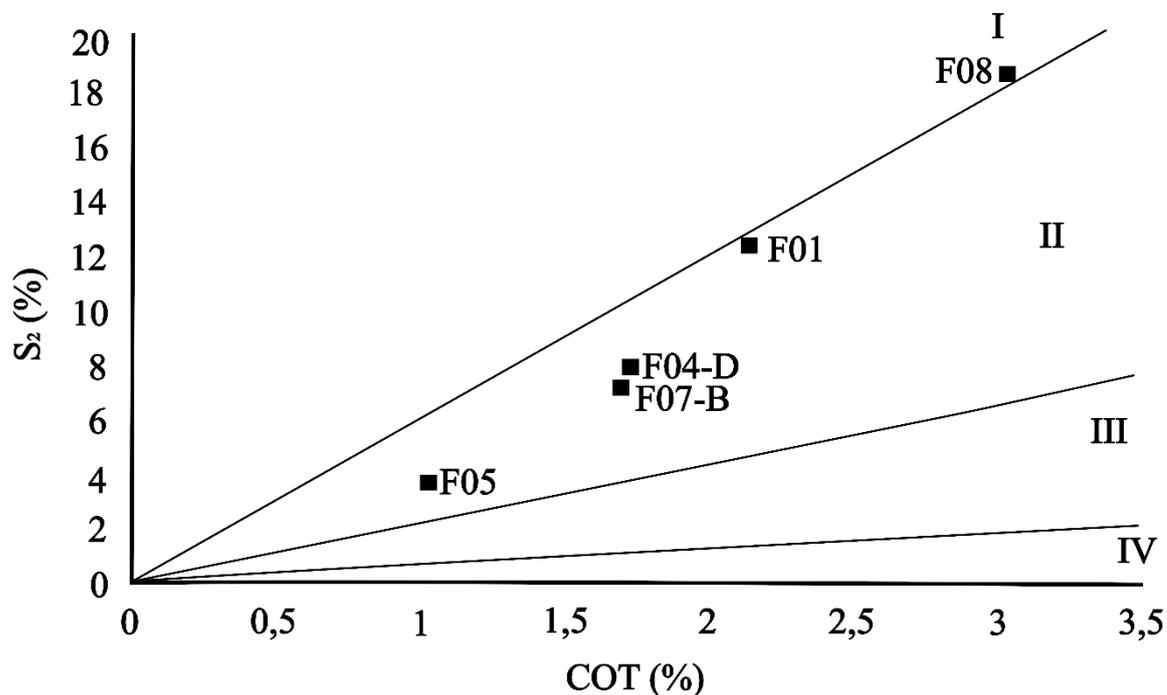
Zambrano e colaboradores (2017) apontaram duas formas de avaliar o tipo de matéria orgânica e, conseqüentemente, o tipo de querogênio em rochas. O primeiro modo foi proposto por Peters e Cassa (1994), o qual confere simplesmente a observação dos valores de IH (FIGURA 15). Já o segundo modo seria através de um diagrama, no qual são plotados os dados de  $S_2$  x COT (FIGURA 16), conforme defendido por alguns autores (*e.g.* DAHL *et al.*, 2004; OLIVEIRA *et al.*, 2006; DUARTE *et al.*, 2013; FARKHI *et al.*, 2013; ZAMBRANO *et al.*, 2017; AMARAL *et al.*, 2020).

Figura 15 - Variação dos valores de IH nas rochas da Unidade São Miguel dos Campos



Fonte: A autora, 2020.

Figura 16 - Diagrama de tipos de querogênio da Unidade São Miguel dos Campos



Nota: Gráfico demonstrando relação entre valores de S<sub>2</sub> x COT; Baseado no modelo de Tissot e Welte (1984)

Fonte: A autora, 2020.

Conforme observado na figura 16, os valores de IH aqui encontrados demonstram que as amostras da Unidade São Miguel dos Campos podem ser consideradas boas geradoras de óleo (*sensu* PETERS e CASSA, 1994). Ainda, em ambas as análises, F01, F04-D, F05 e F07-B foram interpretados como querogênios do tipo II, enquanto F08 foi interpretado como querogênio do tipo I. Além disso, tanto querogênios do tipo I quanto do tipo II podem ter origem marinha, já que são produzidos por presença de algas (SILVA, 2007).

Porém, a relativa abundância de querogênios do tipo II na Unidade São Miguel dos Campos pode ser interpretada como indicativa de matéria orgânica marinha, depositada em ambiente redutor (MACEDO NETO, 2006; PHILP, 2018). Embora não tenha sido possível analisar presença de enxofre nas amostras para melhor embasar a hipótese, a evidência de ambiente redutor corrobora as hipóteses anteriormente levantadas em Melo (2011) e Garcia (2016), baseadas em dados de palinologia, tafonomia da paleocomunidade de peixes e presença de pirita euédrica nodular na localidade.

Já os valores de T<sub>max.</sub> não se alteraram muito, ficando entre 424°C e 429°C. Tais valores são indicativos de rochas termicamente imaturas (*sensu* PETERS e CASSA, 1994 e ZAMBRANO *et al.*, 2017). Ainda, F04-D apresentou a temperatura mais alta (429°C), o que é

consistente com um aumento da temperatura em relação à espessura do afloramento. Balbinot (2008) e Zambrano e colaboradores (2016) apontaram que temperaturas mais altas e, conseqüentemente, rochas termicamente maduras, são encontradas mais próximas à base do afloramento, devido a um efeito do processo de soterramento. Dessa forma, pode-se dizer que em F04-D foi observada uma transição para o início de zona termicamente madura para a Unidade São Miguel dos Campos.

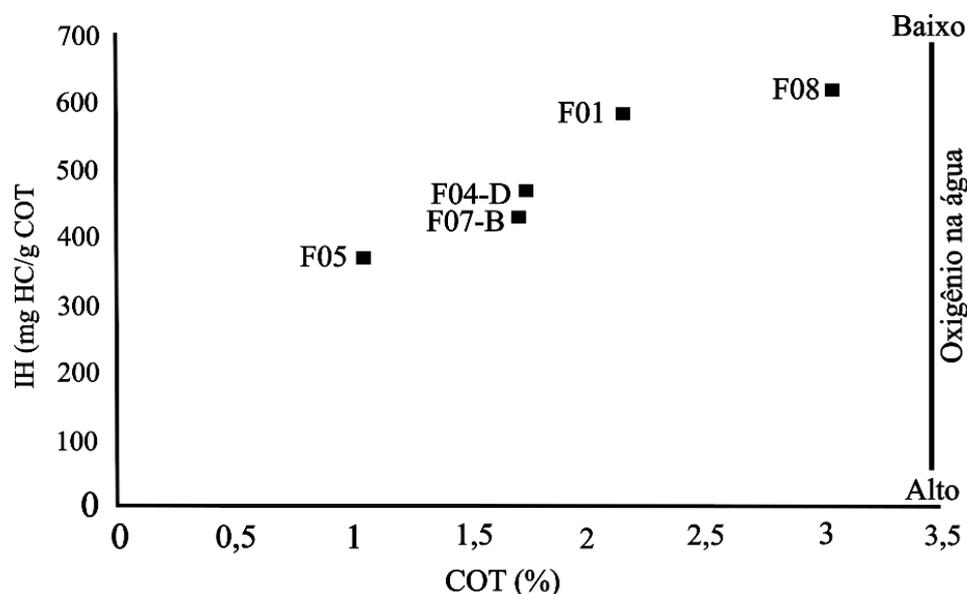
### 2.8.3. Paleoambiente deposicional

Sedimentos ricos em matéria orgânica são favorecidos quando existe uma quantidade grande o suficiente de organismos produtores primários no local, organismos detritívoros e decompositores, além de um ambiente deposicional de baixa energia (KILLOPS e KILLOPS, 1993). Ainda, Dean e colaboradores (1986) apontaram uma correlação positiva entre IH e COT, a partir da qual é possível inferir a quantidade de matéria orgânica, bem como o grau de oxigenação na água para diferentes paleoambientes deposicionais (ROUTH *et al.*, 1999; ZAMBRANO *et al.*, 2017).

A correlação positiva entre IH e COT aqui observada (FIGURA 17) poderia ser explicada por um aumento de riqueza em lipídeos, de origem algálica marinha (*sensu* ROUTH *et al.*, 1999; ZAMBRANO *et al.*, 2017). A hipótese poderia ser sustentada pela relativa predominância de querogênios do tipo II na localidade, os quais refletiriam uma biomassa marinha, depositada em paleoambientes redutores (MACEDO NETO, 2006; SILVA, 2007; PHILP, 2018).

Em adição, os estudos palinológicos elaborados por Garcia (2012; 2016) e Garcia e colaboradores (2018), revelaram a presença de algas da classe Prasinophyceae (que podem ser encontradas em depósitos proximais e sedimentos marinhos), além de prováveis dinoflagelados e palinoforaminíferos, os quais indicariam uma provável contribuição de água salgada em alguns momentos da deposição da Unidade São Miguel dos Campos.

Figura 17 - Diagrama de IH x COT na Unidade São Miguel dos Campos



Nota: Baseado no modelo de Routh e colaboradores (1999)

Fonte: A autora, 2020.

Garcia (2016) também observou a presença de matéria orgânica amorfa com altos níveis de fluorescência em alguns folhelhos da localidade, os quais são interpretados como o resultado de biodegradação de organismos algálicos marinhos (TYSON, 1995; GARCIA, 2016, GARCIA *et al.*, 2018). Tais dados, juntamente com as ocorrências de táxons de vertebrados marinhos, relatadas em Gallo e Coelho (2008), Melo (2011), Thompson (2013) e Romano e colaboradores (2014), reforçam tanto a hipótese de eventos esporádicos de transgressão marinha na Unidade São Miguel dos Campos, quanto o modelo paleogeográfico de Arai (2009).

Tal modelo paleogeográfico versa sobre a entrada de águas do Mar de Tethys (Atlântico Central) no continente sul-americano (GARCIA, 2016). Arai (2014) argumentou que a maior parte das bacias marginais continentais brasileiras possui evidências de biota marinha durante o Aptiano/Albiano. Adicionalmente, a ocorrência da biota marinha teria sido em decorrência de uma grande transgressão marinha mesocretácica global, a qual teria produzido um sistema de *seaways* cruzando a América do Sul, passando pelo Nordeste (bacias de Araripe, Camamu, Parnaíba, São Luís, Sergipe-Alagoas e Tucano) (VAIL *et al.*, 1977; ARAI, 1999; FIGUEIREDO, 2018).

Esse sistema de *seaways* teria promovido uma comunicação com as águas do Mar de Tethys (FIGURA 18), o que levou a eventos de incursões marinhas posteriores na América do Sul, ainda durante o Aptiano/Albiano (ARAI, 2014). Porém, Thompson e colaboradores (2015)

defendem que tal conexão teria ocorrido ainda mais cedo, durante o Valangiano, com base na presença de calcários pelágicos, os quais teriam alcançado a Bacia de Sergipe-Alagoas através de oscilações de nível do mar (FIGUEIREDO, 2018).

Figura 18 - Sistema de *seaways* na América do Sul



Fonte: Modificado de Figueiredo, 2018.

Adicionalmente, as oscilações do nível do mar teriam refletido nas oscilações de oxigênio, hidrogênio e COT na Unidade São Miguel dos Campos, conforme também observado na figura 18. Perdas de oxigênio podem ser ocasionadas por, entre outros fatores, decomposição de matéria orgânica e aumento de temperatura do ambiente (BALDISSEROTTO, 2009; ZENI *et al.*, 2016). Além disso, conforme a temperatura na água aumenta, a taxa de oxigênio diminui, em vista da queda de percentual de saturação e solubilidade do gás (ZENI *et al.*, 2016).

Maffizzoni (2000) e Melo (2011) afirmaram que a Unidade São Miguel dos Campos teria registros de dois ciclos distintos, os quais seriam observados nos intervalos dos níveis F02-

F04 e F07-F10, marcados por um período mais quente e seco, que teria levado a um aquecimento crescente na temperatura da água. Ainda segundo Melo (2011), os níveis F05 e F11 seriam períodos mais frios e úmidos, com uma coluna d'água maior e temperaturas mais frias, enquanto F01 marcaria o final de um ciclo.

Comparando com os resultados aqui observados, os eventos das maiores temperaturas na Unidade São Miguel dos Campos estariam, então, inversamente relacionados aos andares com menores taxas de oxigênio na água. Dessa forma, F01 e F08 seriam cenários das temperaturas mais altas e, conseqüentemente, mais redutores, o que teria facilitado a preservação de matéria orgânica no local. Além disso, o fato de F01 e F08 terem as maiores taxas de RI corroboram a interpretação, já que paleoambientes mais ricos em carbonatos são favorecidos pelo aumento do pH da água, em decorrência de decomposição anaeróbica (MELO, 2011; AMARAL *et al.*, 2020).

Em adição, o paleoambiente mais rico em carbonatos e redutor observado em F01 e F08 poderia refletir a qualidade da preservação dos peixes coletados em ambos os andares. Enquanto F01 e F08 mostraram um paleoambiente favorável à preservação dos mesmos em graus variados, em F01 foi observado que os peixes não sofreram episódios de tetania, ao contrário do observado em F08. Tal fato poderia ser explicado por F01, apesar de ainda ser considerado um paleoambiente mais redutor, teria condições relativamente mais estáveis à sobrevivência dos organismos, os quais seriam mais adaptados às outras variáveis ambientais (mais detalhes a respeito dessas respostas podem ser conferidos no capítulo sobre a paleoecologia da Formação Morro do Chaves).

Por sua vez, F05 se mostrou numa posição com a maior taxa de oxigenação na água em relação às demais amostras. Melo (2011) se referiu a F05 como indicativo de paleoambiente de temperaturas mais frias e clima mais úmido, o que poderia explicar o relativo aumento na quantidade de oxigênio disponível, fazendo com que o paleoambiente fosse menos redutor e, conseqüentemente, preservasse menos matéria orgânica.

Condições similares de oscilações de oxigênio, hidrogênio e COT foram observadas nas bacias de San Juan (Folhelhos Mancos e Ocito – Cretáceo Superior do Novo México), Zagros (Formação Kazhdomi – Cretáceo Inferior do Irã) e Maamba Coalfield (formações Duwi e Dakhla – Limite K-Pg do Egito) (PASLEY *et al.*, 1991; FAKHRI *et al.*, 2013; ROBISON e ENGEL, 1993; ZAMBRANO *et al.*, 2017).

## CONCLUSÕES

Embora a pandemia de COVID-19 tenha impedido a análise completa das amostras da Unidade São Miguel dos Campos, a geoquímica orgânica se mostrou uma metodologia eficiente para compreender parte dos fatores ambientais que controlavam a produção de matéria orgânica na localidade. De todos os níveis amostrados, apenas cinco apresentaram valores maiores que 1% de COT, sendo a maioria representativa de querogênios do tipo II (origem marinha).

A hipótese é confirmada pela correlação positiva entre IH e COT na localidade, a qual aponta uma contribuição significativa de matéria orgânica amorfa fluorescente, provavelmente indicativa de algas de origem marinha.

Os demais níveis com baixas taxas de COT representariam um paleoambiente de alta energia, constantemente perturbado, tanto pelos eventos de incursão marinha esporádicos, em decorrência da separação dos continentes sul-americano e africano, além das evidências de tempestades constantes na localidade. Esses fatores teriam impedido a preservação da matéria orgânica produzida na Unidade São Miguel dos Campos, o que levou à detecção de rochas mais pobres em COT.

No entanto, a presença de relativa abundância de querogênios do tipo II seria indicativa de ambientes redutores, o que poderia representar períodos relativamente mais calmos, o que teria facilitado a preservação da matéria orgânica na Unidade São Miguel dos Campos.

Apesar de ser um ambiente constantemente perturbado, há evidências de que as rochas da Unidade São Miguel dos Campos estariam em transição para uma zona termicamente madura, conforme observado em F04-D.

Com base nos resultados de RI e relação entre IH e COT, F01 e F08 se mostraram paleoambientes de sedimentação mais carbonática, mais quentes e disóxicos em relação aos demais níveis da Unidade São Miguel dos Campos. Por outro lado, F05 seria o ambiente mais calmo e com temperatura mais estável, com maior taxa de oxigenação, em decorrência de uma maior espessura na coluna d'água.

## REFERÊNCIAS

AIZENSHTAT, Z.; AMRANI, A. Significance of  $\sim^{34}\text{S}$  and evaluation of its imprint on sedimentary organic matter: I. The role of reduced sulfur species in the diagenetic stage" A conceptual review. In: HILL, R. J.; LEVENTHAL, Z.; AIZENSHAT, Z.; BAEDECKER, M. J.; CLAYPOOL, G.; EGANHOUSE, E.; GOLDHABER, M.; PETERS, K. *Geochemical Investigations in Earth and Space Science: A tribute to Isaac Kaplan*. The Geochemical Society Publications, 2004. p. 15-33.

AMARAL, D. N.; CERQUEIRA, J. R.; ANDRADE, C. L. N.; RIBEIRO, H. J. P. S.; GARCIA, K. S.; MIRANDA, F. L. C.; OLIVEIRA, O. M.; QUEIROZ, A. F.; SANTOS, L. C. L. Paleoenvironmental characterization of a Lower Cretaceous section of the Recôncavo Basin, Bahia, Brazil. *Brazilian Journal of Geology*, v. 50, n. 3, p. 1-11, 2020.

ANTONIETTO, L. S. *Taxonomia, paleoecologia e bioestratigrafia de ostracodes da Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil*. Brasília, 2015. 210f. Tese (Doutorado em Geologia). Programa de Pós-graduação em Geologia/ Universidade Federal de Brasília, 2015.

ANTONIOLI, L.; DINO, R.; GALLO, V. Palinomorfos barremianos e peixes associados em sedimentos da Formação Morro do Chaves. In: XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Belém. *Livro de resumos*, 2009. p. 22.

AQUINO, G. S.; LANA, M. C. Exploração na Bacia de Sergipe–Alagoas: o “estado da arte”. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 4 n. 1, p. 75-84, 1990.

ARAI, M. 1999. A transgressão marinha mesocretácea: sua implicação no paradigma da reconstituição paleogeográfica do Cretáceo no Brasil. In: *V Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*. Serra Negra, Boletim de resumos, 1999. p. 77-582.

\_\_\_\_\_. Paleogeografia do Atlântico Sul no Aptiano: um novo modelo a partir de dados micropaleontológicos recentes. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 17, n. 2, p. 331-351, 2009.

\_\_\_\_\_. Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective. *Brazilian Journal of Geology*, v. 44, n. 2, p. 339-350, 2014.

AZAMBUJA FILHO, N. C.; ARIENTI, L. M.; CRUZ, F. E. G. Guidebook to the rift-drift Sergipe-Alagoas passive margin basin, Brazil. Rio de Janeiro: Petrobras, 1998. 1 CD ROM.

BALBINOT, M. *Avaliação do potencial de geração de hidrocarbonetos na Bacia de Santos integrando parâmetros geoquímicos e petrológicos*. Monografia (Graduação em Geologia).

2008. 86f. Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.

BALDISSEROTTO, B. *Fisiologia de peixes aplicada à piscicultura*. São Paulo, 2009, 350 p.

B EGLINGER, S. E.; DOUST, H.; CLOETINGH, S. Relating petroleum system and play 660 development to basin evolution: Brazilian South Atlantic margin. *Petroleum Geoscience*, v. 18, p. 315-336, 2012.

BERNER, R. A. Sedimentary pyrite formation: an update. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, v. 48, n. 4, p. 605-615, 1984.

BURDIGE, D. J. Preservation of organic matter in marine sediments: controls, mechanisms, and imbalance in sediment organic carbon budgets? *Chemical Reviews*, v. 107, p. 467-485, 2007.

CAMPOS NETO, O. P. A.; LIMA, W. S.; CRUZ, F. E. G. Bacia de Sergipe-Alagoas. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 15, n. 2, p. 405-415, 2007.

CARMO, D. A.; WHATLEY, R.; QUEIROZ NETO, J. V.; COIMBRA, J. C. On the validity of two Lower Cretaceous non-marine ostracode genera: biostratigraphic and paleogeographic implications. *Journal of Paleontology*, v. 82, p. 790-799, 2008.

CARVALHO, M. A.; OLIVEIRA, D. C.; MACHADO, L. G.; MENDONÇA FILHO, J. G. Sedimentação albo-aptiana de partículas vegetais (fitoclastos) em rochas do Membro Taquari, Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, v. 63, n. 3, p. 411-424, 2005.

CARVALHO, M. S. S. O gênero *Mawsonia* (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luís. Rio de Janeiro. 2002. 177f. Tese (Doutorado em Geologia), Programa de Pós-graduação em Geociências/Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2002.

\_\_\_\_\_; MAISEY, J. G. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. In: CAVIN L, LONGBOTTOM A, RICHTER M (eds.) *Fishes and the break-up of Pangaea*. Geological Society Special Publications. 2008. v. 295, p. 109-144.

CASTRO, H. R. S.; FIGUEIREDO, F. T.; FRANCO, L. S.; GOMES, P. V. O.; SOARES, I R.; ANDRADE, L. L.; RAMOS, M. A. C.; MORAES, J. D. S. Facies distribution as a response to early rift tectonic activity in the Sergipe-Alagoas Basin, northeastern Brazil. *Sedimentary Geology*, v. 383, p. 216-237, 2019.

CHINELATTO, G.; VIDAL, A. C.; KURODA, M.C.; BASILICI, G. A taphofacies model for coquina sedimentation in lakes (Lower Cretaceous, Morro do Chaves Formation, NE Brazil). *Cretaceous Research*, v. 85, p. 1-19, 2018.

CRUZ, L. R. *Caracterização tectono-estratigráfica da sequência transicional na Sub-bacia de Sergipe*. Tese (Doutorado em Geodinâmica). 2008. 110f. Programa de Pós-graduação em Geodinâmica e Geofísica/Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte.

CUNHA, M. R. *Modelagem AVO de Dados Sísmicos na Bacia de Sergipe-Alagoas*. Dissertação (Mestrado em Geociências Aplicadas e Geodinâmica), 2019. 90f. Programa de Pós-Graduação em Geociências Aplicadas e Geodinâmica/Universidade de Brasília, Distrito Federal.

DAHL, B.; BOJESSEN-KOEFOED, J.; HOLM, A.; JUSTWAN, H.; RASMUSSEN, E.; THOMSEN, E. A new approach to interpreting Rock-Eval S<sub>2</sub> and TOC data for kerogen quality assessment. *Organic Geochemistry*, v. 35, n. 11, p. 1461-1477, 2004.

DANTAS, C. X. G. *Estudo geodinâmico e evolução tectono-estrutural da parte das bacias de Sergipe-Alagoas (região entre Igreja Nova – AL e Propriá – SE) no Mesozoico*. Dissertação (Mestrado em Geociências), 2011. 112f. Programa de Pós-graduação em Geociências/Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco.

DEAN, W. E.; ARTHUR, M. A.; CLAYPOOL, G. E. Depletion of <sup>13</sup>C in Cretaceous marine organic matter: Source, diagenetic, or environmental signal? *Marine Geology*, v. 70, p. 119-157, 1986.

DUARTE, L. V.; SILVA, R. L.; MENDONÇA FILHO J. G. Variação do COT e pirólise *Rock-Eval* do Jurássico inferior da região de S. Pedro de Moel (Portugal): Potencial de geração de hidrocarbonetos. *Comunicações Geológicas*, v. 100 (Especial I), p. 107-111, 2013.

DURAND B. A History of Organic Geochemistry. *Revue d'IFP.- Oil & Gas science and Technology*, v. 58, n. 2, p. 203-231, 2003.

ESPITALIÉ, J.; MADEC, M.; TISSOT, B.; MENNIG, J. J.; LEPLAT, P. Source Rock Characterization Method for Petroleum Exploration. In: *Offshore Technology Conference, Houston, Texas, 1977*. [internet] Disponível em <doi:10.4043/2935-MS>. Acesso em 18/12/2019.

FAKHRI, M.; TABATABEI, H.; AMIRI, A. Comparing the potential of hydrocarbon generation of Kazhdomi and Pabdeh formations in Bangestan anticline (Zagros Basin) according to Rock-Eval pyrolysis Data. *Journal of Earth Science and Climatic Change*, v. 4 n. 5, p. 2-7, 2013.

FEIJÓ, F. J. Estudo dos carbonatos Muribeca e Riachuelo no Alto de Aracaju - Bacia de Sergipe- Alagoas - Nordeste do Brasil. In: *XXXI Congresso Brasileiro de Geologia*, Sociedade Brasileira de Geologia, Camboriú, 1980. p.324.

\_\_\_\_\_. Bacias de Sergipe e Alagoas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 8, n. 1, p. 153-168. 1994.

FIGUEIREDO, A. M. F. *Depositional Systems in the Lower Cretaceous Morro do Chaves and Coqueiro Seco Formations, and their Relationship to Petroleum Accumulations, Middle*

*Rift Sequence, Sergipe–Alagoas Basin, Brazil*. Texas, 1981. 275f. Tese (Doutorado em Geologia). University of Texas, Austin, 1981.

FIGUEIREDO, S. A. S. T. *Análise geométrica e arquitetural em afloramento de coquinas da Formação Morro do Chaves, Bacia de Sergipe- Alagoas, e sua aplicação na caracterização de reservatórios*. Bahia, 2018. 151f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Programa de Pós-graduação em Geociências/ Universidade Federal da Bahia, 2018.

GALLO, V. A paleoictiofauna marinha das bacias marginais brasileiras. In: *XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia: A paleontologia e os eventos globais*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Belém, 2009. p. 266.

\_\_\_\_\_; CARVALHO, M. S. S.; SANTOS, H. R. S. New occurrence of Mawsoniidae (Sarcopterygii, Actinistia) in the Morro do Chaves Formation, Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais*, v. 5, n. 2, p. 195-205, 2010.

\_\_\_\_\_; COELHO, P. M. 2008. First occurrence of an aulopiform fish in the Barremian of the Sergipe-Alagoas Basin, northeastern Brazil. In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.P., WILSON, M.V.H. (eds.). *Mesozoic Fishes 4–Systematics, Homology and Nomenclature*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2008. p. 351-371.

\_\_\_\_\_; SILVA, H. M. A.; RAMOS, R. R. C.; PETRA, R.; ROMANO, P. S. R. A tartaruga Pleurodira mais antiga do Brasil. In: *XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia: A paleontologia e os eventos globais*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Belém, 2009. p. 180.

GARCIA, G. G. *Análise do conteúdo palinológico da Formação Morro do Chaves, Bacia de Sergipe-Alagoas e seu significado bioestratigráfico e paleoambiental*, Rio Grande do Sul, 2012. 123f. Monografia (Graduação em Geologia). Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2012.

\_\_\_\_\_. *Análise palinológica em folhelhos da Formação Morro do Chaves e implicações na evolução paleogeográfica da fase rifte da Bacia de Sergipe-Alagoas*. Rio Grande do Sul, 2016. 113f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Programa de Pós-graduação em Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2016.

\_\_\_\_\_; GARCIA, A. J. V.; HENRIQUES, M. H. P. Palynology of the Morro do Chaves Formation (Lower Cretaceous), Sergipe Alagoas Basin, NE Brazil: Paleoenvironmental implications for the early history of the South Atlantic. *Cretaceous Research*, v. 90, p. 7-20. 2018.

GOMES, P. O. *Distensão crustal, implantação de crosta oceânica e aspectos evolutivos das zonas de fratura e da sedimentação no segmento nordeste da margem continental brasileira*. Dissertação (Mestrado em Geologia), 2000. 130f. Programa de Pós-graduação em Geologia/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

HAMSI JÚNIOR, G. P.; KARNER, G. D.; BARROS, F. A. R. A crosta transicional da bacia Sergipe-Alagoas. In: *43º Congresso Brasileiro de Geologia*, Sociedade Brasileira de Geologia, Aracaju, 2006. p. 17.

HOLZ, M.; VILAS-BOAS, D. B.; TROCCOLI, E. B.; SANTANA, V. C.; VIDIGAL-SOUZA, P. A. Conceptual models for sequence stratigraphy of continental rift successions. In: MONTENARI, M. (ed.), *Stratigraphy & Timescales*. Academic Press. 2017. p. 119-186.

HUNT, J. M. *Petroleum geochemistry and geology*. Ed. Friedman, 1995.

KILLOPS, S.; KILLOPS, V. *Introduction to Organic Geochemistry*. Blackwell Publishing, 1994.

KINOSHITA, E. M. Modelagem sísmica-geométrica da fácies dos carbonatos lacustres da Formação Morro do Chaves, Bacia de Sergipe-Alagoas. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 18, n. 2, p. 249-269, 2010.

KOUTSOUKOS, E. A. M.; DESTRO, N.; AZAMBUJA FILHO, N. C.; SPADINI, A. R. Upper Aptian-Lower Coniacian carbonate sequences in the Sergipe Basin, Northeastern Brazil. In: SIMO, T; SCOTT, R. W.; MASSE, J. P. (eds.) *Cretaceous carbonate platforms*. AAPG Memoir, 1993, p. 127-144.

KRÖMMELBEIN, K. 1965. Neue für Vergleiche mit West-Afrika wichtige ostracoden-Arten der Brasilianischen Bahia Serie (Ober-Jura? Unter-Kreide in Wealden-Fazies). Sonderdruck aus Sennckenbergiana. *Lethaea*, 46:177-213.

KUCHLE, J.; SCHERER, C. M. S. 2010. Sismoestratigrafia de bacias rifte: técnicas, métodos e sua aplicação na Bacia do Recôncavo. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 18, p. 33-60, 2010.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. BORN, C. C.; ALVARENGA, R. S.; ADEGAS, F. A contribution to regional stratigraphic correlations of the Afro-Brazilian depression e The Dom João Stage (Brotas Group and equivalent units e Late Jurassic) in Northeastern Brazilian sedimentary basins. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 31, p. 358-371, 2011.

LANA, M. C. Bacia de Sergipe-Alagoas: Uma hipótese de evolução tectono-sedimentar. In: GABLAGLIA, G. P. R.; MILANI, E. J. (eds.). *Origem e evolução das bacias sedimentares*. Rio de Janeiro, Petrobras. 1990. p. 311-332.

LIMA, W. S. Sequências evaporíticas da Bacia de Sergipe-Alagoas. In: MOHRIAK, W.; SZATMARI, P.; ANJOS, S. M. C. (eds.). *Sal, Geologia e Tectônica: Exemplos as bacias brasileiras*. São Paulo, Beca Edições. 2008. p. 230-249.

MACEDO NETO, H. P. *Estudo organofaciológico em rochas geradoras marinhas neocretáceas da Formação Tetuan, Bacia do vale superior do Magdalena, Colômbia: Implicações para geração de petróleo e caracterização paleoambiental*. Rio de Janeiro. 2006. 121f. Monografia (Graduação em Geologia), Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2006.

MAISEY, J. G. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, v. 21, p. 281-314, 2000.

- MAFFIZONI, A. F. *Paleoictiofauna da Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior do Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio Grande do Sul, 2000. 149f. Tese (Doutorado em Geociências), Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2000.
- MALABARBA, M. C.; DI DARIO, F. A new predatory herring-like fish (Teleostei: Clupeiformes) from the early Cretaceous of Brazil, and implications for relationships in the Clupeoidei. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 180, p. 175-194. 2017.
- MAWSON, J.; WOODWARD, A. S. 1907. On the cretaceous formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society*, v. 63, p. 128–139. 1907.
- MELO, R. S. P. F. *Análise tafonômica da ictiofauna da Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro, 2011. 181f. Tese (Doutorado em Biociências), Programa de Pós-Graduação em Biociências, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2011.
- MENEZES, T. R.; FILHO, J. G. M.; ARAUJO, C. V.; SOUZA, I. V. A. F.; MENDONÇA, J. O. Fácies orgânica: conceitos, métodos e estudos de casos na indústria do petróleo. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 38, n. 2 (Suplemento), p. 80-96, 2008.
- MORLEY, C. K. Evolution of large normal faults: evidence from seismic reflection data. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, v. 86, p. 961-978, 2002.
- NEGRÃO, A. P.; R. M. B. CAVALCANTI, 2009. Depósitos carbonáticos da Formação Morro do Chaves (Barremiano) na Pedreira CIMPOR, Bacia de Sergipe-Alagoas, São Miguel dos Campos (AL). In: Jornada Giulio Massarani de Iniciação Científica, Artística e Cultural da UFRJ, Rio de Janeiro. 2009. v. 31, p. 15.
- NOGUEIRA, M. S.; LEMOS, V. B.; TERRA, G. J. S. As “coquinas” do Membro Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Alagoas, e seu potencial para reservatório de petróleo. In: Congresso Brasileiro de P&D em Petróleo e Gás, v. 2, 2003, Rio de Janeiro. 2003. p. 1105-1107.
- OLIVEIRA, L. C.; RODRIGUES, R.; DUARTE, L. V.; LEMOS, V. B. Avaliação do potencial gerador de petróleo e interpretação paleoambiental com base em biomarcadores e isótopos estáveis do carbono da seção Pliensbaquiano-Toarciano inferior (Jurássico inferior) da região de Peniche (Bacia Lusitânica, Portugal). *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 14, n. 2, p. 207-234, 2006.
- PASLEY, M. A.; GREGORY, W. A.; HART, G. F. Organic matter variations in transgressive and regressive shales. *Organic Geochemistry*, v. 17, n. 4, p. 483-509, 1991.
- PETERS, K. E.; CASSA, M. R. Applied source rock geochemistry. In: MAGOON, L. B. DOW, W. (eds.), *The Petroleum System – From Source to Trap*. Tulsa, American Association of Petroleum Geologists Memoir 60, 1994. p. 93-120.

PETRI, S. Foraminíferos Cretáceos de Sergipe. *Boletim Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo*, v. 20, p. 1-140, 1962.

\_\_\_\_\_. Organic facies. In: WHITE, W. M.; CASEY, W. H.; MARTY, B.; YURIMOTO, H. (eds.), *Encyclopedia of Geochemistry: A comprehensive reference source on the chemistry of the Earth*. Springer International Publishing, 2018. p. 1075-1081.

PONTE, F. C.; ASMUS, H. E. The Brazilian marginal basins: current state of knowledge. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 48, n. 1, p. 215-239, 1976.

PROSSER, S. Rift-related linked depositional systems and their seismic expression. In: WILLIAMS, G. D.; DOBB, A. (eds.), *Tectonics and Seismic Sequence Stratigraphy*. Geological Society of London, Special Publication, 1993. p. 35-66.

QUEIROZ NETO, J. V. *Taxonomia, paleoecologia e correlação bioestratigráfica de ostracodes não marinhos no membro Morro do Chaves, Formação Coqueiro Seco, Eoaptiano, Bacia de Alagoas, NE-Brasil*. Brasília, 2005. 62f. Dissertação (Mestrado em Geologia), Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências/Universidade de Brasília, 2005.

ROBISON, V. D.; ENGEL, M. H. Characterization of the source horizons within the late Cretaceous transgressive sequence of Egypt. Source Rocks in a Sequence Stratigraphic Framework. *AAPG Studies in Geology*, v. 37, n. 1, p. 101-117, 1993.

ROMANO, P. S. R.; GALLO, V.; ANTONIOLI, L.; RAMOS, R. R. C. 2012. Novas informações sobre a tartaruga fóssil mais antiga do Brasil. In: *Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal de Pernambuco, Boletim Paleontologia em Destaque*, 2012. p. 60.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; RAMOS, R. R. C.; ANTONIOLI, L. *Atolchelys lepida*, a new side-necked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. *Biology Letters*, v. 10, n. 7, p. 1-5, 2014.

ROSA, A. S.; GARCIA, A. J. V. Palaeobiogeographic aspects of northeast Brazilian basins during the Berriasian before the break up of Gondwana. *Cretaceous Research*, v. 21, p. 221-239, 2000.

ROSSI, T. B. *Sísmica de alta resolução sobre as rochas carbonáticas da Formação Coqueiro Seco, Bacia de Sergipe-Alagoas: aquisição e processamento de dados*. Paraná, 2008. 59f. Dissertação (Mestrado em Geologia), Programa de Pós-graduação em Geologia, Departamento de Geologia/Universidade Federal do Paraná, Paraná.

ROUTH, J.; MCDONALD, T. J.; GROSSMAN, E. L. Sedimentary organic matter sources and depositional environment in the Yegua formation (Brazos County, Texas). *Organic Geochemistry*, v. 30, p. 1437-1453, 1999.

SCHALLER, H. Revisão estratigráfica da bacia de Sergipe-Alagoas. *Boletim Técnico da Petrobrás*, v. 12, p. 21-86, 1969.

SCHERER, C. M. S.; JARDIM DE SÁ, E. F.; CÓRDOBA, V. C.; SOUSA, D. C.; AQUINO, M. M.; CARDOSO, F. M. C. Tectono-stratigraphic evolution of the Upper Jurassic-Neocomian rift succession, Araripe Basin, Northeast Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 49, p. 106-122, 2014.

SILVA, C. G. A. *Caracterização geoquímica orgânica das rochas geradoras de petróleo das formações Irati e Ponta Grossa da Bacia do Paraná*. Rio Grande do Sul, 2007. 238f. Dissertação (Mestrado em Química), Programa de Pós-graduação em Química, Instituto de Química/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.

SILVA, D. R.; MIZUSAKI, A. M. P.; MILANI, E. J.; PIMENTEL, M. Depositional ages of Paleozoic and Mesozoic pre-rift supersequences of the Recôncavo Basin in northeastern Brazil: A Rb-Sr radiometric study of sedimentary rocks. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 37, p. 13-24, 2012.

SILVA-TELES Jr., A.; HENZ, G. I.; ARAI, M. Evidências das primeiras ingressões marinhas na fase rift da margem leste brasileira. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 8, n. 2/4, p. 401-427, 1994.

TAKAYAMA, P. *Modelagem geofísica 3D de dados GPR em análogos a reservatórios carbonáticos com utilização de atributos geométricos: estudo de caso na Formação Coqueiro Seco, Bacia de Sergipe-Alagoas*. Rio de Janeiro, 2008. 70f. Dissertação (Mestrado em Análise de bacias e faixas móveis), Programa de Pós-graduação em Geociências, Centro de Tecnologia e Ciências/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

TÁVORA, V. A.; GALLO, V.; NOGUEIRA NETO, I. L. A. Microfósseis marinhos da Formação Morro do Chaves (Barremiano Superior), Bacia de Sergipe-Alagoas, Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil. *Livro de Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Gramado, v. 1, p. 158, 2013.

THOMPSON, D. L. 2013. *The stratigraphic architecture and depositional environments of non-marine carbonates from Barremian-Aptian Pre-Salt strata of the Brazilian continental margin*. Australia, 2013. 277f. Tese (Doutorado em Ciências), Programa de Pós-graduação em Ciências/Monash University, Australia.

\_\_\_\_\_; SITWELL, J. D.; HALL, M. Lacustrine carbonate reservoirs from Early Cretaceous rift lakes of Western Gondwana, Pre-Salt Coquinas of Brazil and West Africa. *Gondwana Research*, v. 28, p. 26-51, 2015.

TISSOT, B. P.; WELTE, D. H. *Petroleum formation and occurrence*. Heidelberg: Springer Verlag, 1984.

TYSON, R. V. *Sedimentary Organic Matter: organic facies and palynofacies*. London: Chapman & Hall, 1995.

VAN DER VEN, P. H.; CAINELLI, C.; FERNANDES, G. Bacia de Sergipe-Alagoas: Geologia e Exploração, *Boletim de Geociências da Petrobras*, p. 307-319, 1989.

VAN KREVELEN, D. W. *Coal - Typology-Chemistry-Physics-Constitution*. Amsterdam: Elsevier, 1961.

VAIL, P. R.; MITCHUM, R. M.; THOMPSON, S. Seismic Stratigraphy and Global Changes in Sea Level. In: Payton, C. (ed.). *Seismic stratigraphy: applications to hydrocarbon exploration, AAPG Memoir*, v. 26. p. 49-212. 1977.

ZAMBRANO, E. R. N.; OLIVEIRA, O. M. C.; RIBEIRO, H. J. P. S. Caracterização geoquímica com indícios paleoambientais de folhelhos da Formação Pimenteiras, estado do Tocantins, Bacia do Parnaíba, Brasil. *Revista do Instituto de Geociências da USP*, v. 17, n. 3, p. 67-78, 2017.

ZENI, T. O.; OSTRENSKY, A.; WESTPHAL, G. G. C. Respostas adaptativas de peixes a alterações ambientais de temperatura e de oxigênio dissolvido. *Archives of Veterinary Science*, v. 21, n. 3, p. 01-16, 2016.

### 3. PALEOICTIOFAUNA DA FORMAÇÃO MORRO DO CHAVES

#### 3.1. Resumo

Frequentemente referida na literatura como diversificada, abundante e bem preservada, a maior parte dos táxons de peixes registrados para a Unidade São Miguel dos Campos foram alvo de novas propostas filogenéticas. Dessa forma, faz-se necessária uma revisão taxonômica da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos. Embora numerosos, os peixes aqui estudados apresentam diversos estágios de preservação, os quais, por vezes, impediram uma identificação mais específica para os exemplares. Além disso, a pandemia de COVID-19 impediu análises mais detalhadas de alguns exemplares, o que conferiu a grande quantidade de exemplares classificados, ainda que provisoriamente, como *incertae sedis*. No entanto, foi observado que a paleoictiofauna é composta, majoritariamente, por Aulopiformes, Clupeiformes, Coelacanthiformes, Ellmmichthyiformes e Lepisosteiformes. Aulopiformes é representado, basicamente, por indivíduos pertencentes à Cimolichthyoidei. Já Clupeomorpha é representado tanto por Clupeiformes, quanto por Ellmmichthyiformes, os quais são diferenciados, basicamente, pelo formato do escudo dorsal. Embora fracamente suportado no gênero *Lepidotes*, "*L.*" *alagoensis* ainda não apresenta posição certa em relação aos demais integrantes de Ginglymodi. Porém, o fato de ainda ser mencionado como o gênero "*Lepidotes*" o faz provisoriamente pertencente à ordem Lepisosteiformes, até que suas relações filogenéticas sejam melhor compreendidas. Além disso, mawsonídeos são encontrados tanto em paleoambientes marinhos e continentais dos continentes americano, africano e europeu, desde o Triássico Médio (Ladiniano) até o Neocretáceo (Cenomaniano). No entanto, apesar de se aproximar do gênero *Mawsonia*, não há características que levem ainda a uma identificação ao nível de espécie, sendo aqui considerados *Mawsonia* sp.

**Palavras chave:** Sistemática; Aulopiformes; Clupeiformes; Coelacanthiformes; Ellimmichthyiformes; Lepisosteiformes.

### 3.2. Introdução

O registro de vertebrados fósseis do Mesozoico, especificamente do Barremiano (Eocretáceo), nas bacias sedimentares brasileiras é relativamente escasso (POLATI, 2017). No entanto, eles são de vital importância, já que remontam o período de ruptura do Gondwana e abertura do Atlântico Sul, responsável, também, pelas oportunidades de dispersão de organismos marinhos (MAISEY, 2000; POLATI, 2017).

A Formação Morro do Chaves (Unidade São Miguel dos Campos), representante deste período de ruptura do Gondwana, apresenta um conteúdo fossilífero relativamente expressivo (GARCIA, 2016). No entanto, a maior parte dos estudos paleontológicos para a localidade tem ocorrido de maneira ocasional e sem um direcionamento específico (GARCIA, 2016), especialmente no que se refere à paleoictiofauna.

Frequentemente referida na literatura como diversificada, abundante e bem preservada (*e.g.* BRITO *et al.*, 1988; GALLO, 2000; MAFFIZZONI, 2000; MELO *et al.*, 2001; GALLO e BRITO, 2004; GALLO e COELHO, 2008; GALLO *et al.*, 2009; MIGUEL e GALLO, 2009; MELO, 2011; POLATI, 2017), grande parte dos estudos sobre a paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves se refere a registros de novas ocorrências taxonômicas, enquanto poucos se referiram à sua paleoecologia (*e.g.* MAFFIZZONI, 2000) ou tafonomia (*e.g.* MELO, 2011).

O primeiro registro de peixes para a Unidade São Miguel dos Campos foi feito por Derby (1879), com a descrição de uma escama de *?Lepidotes* e mais alguns teleosteos. Após um extenso hiato, Brito e colaboradores (1988) retomaram a questão sobre a paleofauna da Formação Morro do Chaves, em uma curta comunicação, contando o histórico de pesquisas na localidade.

Posteriormente, Gallo (2000) descreveu uma nova espécie de Lepisosteiformes, "*Lepidotes*" *alagoensis*, baseando-se em um exemplar parcialmente articulado, o qual foi encontrado em novas expedições na Unidade São Miguel dos Campos. No mesmo ano, Maffizzoni (2000) defendeu, em sua tese de doutorado, a ocorrência de dois táxons de Clupeiformes ("*Falconichthys santerezae*" e "*Gibsonichthys miguelcampensis*") – táxons descritos, porém não publicados formalmente pelo autor, portanto são considerados *nomem nudum* nesta tese –, além da presença de Teleostei *incertae sedis* ("*Maffioliichthys atolensis*") – o qual foi formalmente redescrito por Malabarba e Di Dario (2017), como *Cynoclupea nelsoni*, alocado também em Clupeiformes –, Coelacanthiformes (*Mawsonia* sp.) e Lepisosteiformes ("*Lepidotes*" sp.). Tais táxons foram confirmados também em Gallo e colaboradores (2003) e Miguel e Gallo (2009), que também registraram as primeiras

ocorrências de Aulopiformes (Enchodontidae), além de Gonoryinchiformes (*Dastilbe* sp.) e Salmoniformes para a localidade.

Em 2008, Gallo e Coelho descreveram uma nova espécie de Aulopiformes, *Atolvorator longipectoralis*, baseando-se em um exemplar quase completamente preservado. O mais recente registro fóssilífero de peixes na Unidade São Miguel dos Campos foi feito por Figueiredo (2009) com a ocorrência de um novo gênero de Clupeiformes, conhecido como *Pseudoellimma gallae*.

Melo (2011), ao elaborar um estudo tafonômico para a paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, fez um breve senso da paleocomunidade, sem descrição taxonômica. Porém, a autora não confirmou a presença de Salmoniformes, nem Gonoryinchiformes, restringindo, assim, a paleoictiofauna a Aulopiformes, Clupeiformes, Coelacantiformes, Elopomorpha e Lepisosteiformes.

O último estudo de caráter taxonômico para a Unidade São Miguel dos Campos foi elaborado por Polati (2017), no qual foi feito um levantamento para toda a fauna e flora da localidade. No entanto, o autor fez considerações breves para a parte referente aos peixes, mencionando em detalhes apenas os táxons encontrados durante a última saída de campo da equipe (*Mawsonia* e *Pseudoellimma gallae*), além dos citados por Maffizzoni (2000); não considerando os demais táxons anteriormente referidos para a localidade.

Além disso, muitos táxons anteriormente registrados para a localidade foram alvo de novas propostas filogenéticas, como Aulopiformes (e.g. SILVA, 2011) e Lepisosteiformes (e.g. LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016; PAIVA, 2017). Dessa forma, faz-se necessária uma revisão taxonômica da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, a qual é o objetivo deste capítulo.

### 3.3. Objetivos

O objetivo deste capítulo é realizar uma revisão taxonômica da paleoictiofauna encontrada na Unidade São Miguel dos Campos.

#### 3.3.1. Objetivos específicos

Avaliar o *status* taxonômico das espécies de peixes descritas para a Unidade São Miguel dos Campos, de acordo com novas propostas filogenéticas de Aulopiformes, Clupeomorpha e Lepisosteiformes.

Redescrever espécies consideradas *nomen nudum* anteriormente apontadas em Maffizzoni (2000).

Realizar a descrição de exemplares inéditos para a localidade, a fim de verificar seu posicionamento taxonômico em relação às espécies já registradas no afloramento.

### 3.4. Material e Métodos

#### 3.4.1. Material

O material analisado neste capítulo está atualmente depositado nas coleções de Paleozoologia do Departamento de Zoologia da UERJ (DzUERJ), do setor de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCT/PUCRS) e Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, do Instituto de Geociências da UFRGS. Ao todo, são 232 exemplares, em variados níveis de preservação, os quais foram coletados em saídas de campo distintas. O material proveniente das coleções do Rio Grande do Sul (cerca de 99 exemplares) foi coletado entre 1998-1999, o qual foi analisado por Maffizoni (2000). Já o material depositado na coleção da UERJ (cerca de 133 exemplares) foi coletado entre 2008-2009 e analisado por Melo (2011).

A paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos é, a princípio, composta pelos táxons Aulopiformes, Clupeiformes, Coelachantiformes, Ellimmichthyiformes e Lepisosteiformes. De todos táxons aqui descritos, apenas “*Falconichtys santerezae*” (*nomen nudum*) não pode ser observado diretamente, pois o mesmo estava emprestado e não foi permitida a vista direta do mesmo. Assim, a descrição do exemplar foi feita mediante literatura (MAFFIZZONI, 2000).

Devido à pandemia de COVID-19, não foi possível completar a descrição e comparação morfológica de alguns exemplares da Unidade São Miguel dos Campos. Por conta disso, eles estão classificados como *incertae sedis* nesta tese. Para fins de comparação morfológica, os exemplares que pertencem ao mesmo grupo taxonômico foram comparados entre si e com outras espécies, muitas das quais analisadas diretamente. Quanto aos exemplares que não puderam ser comparados diretamente nesta tese, utilizou-se o material referente na literatura.

Abaixo, segue a lista de material examinado nesta tese e de material comparativo, o qual pode ser analisado diretamente, utilizado no capítulo. Por sua vez, o material comparado a partir de dados da literatura segue na Tabela 2.

#### **Lista de material examinado**

Aulopiformes

*Atolvorator longipectoralis* – Holótipo: Pz.UERJ 486. Parátipos: Pz.UERJ 487; Pz.UERJ 496; Pz.UERJ 508; Pz.UERJ 509; Pz.UERJ 510.

*Cymolichthioidei incertae sedis* – MP-UFGRS 7409; UERJ.MC 03; UERJ.MC 04; UERJ.MC 13.

*Enchodus longipectoralis* – DGM 501-P.

*Enchodus* sp. – Pz.UERJ 485; Pz.UERJ 488; Pz.UERJ 489; Pz.UERJ 492.

*Eurypholis boissieri* – Pz.UERJ 493.

ClupeomorphaClupeiformes e Ellimmichthyiformes

*Beurlenichthys ouricuriensis* - DGM 683-P; Pz.UERJ 107.

Clupeomorpha indet. – UERJ.MC 19; UERJ.MC 28; UERJ.MC 58; UERJ.MC 59; UERJ.MC 70; UERJ.MC 99; UERJ.MC 102; UERJ.MC 106; UERJ.MC 123. UERJ.MC 125; UERJ.MC 127; UERJ.MC 128.

*Cynoclupea nelsoni* – Holótipo: MCP-3447-PV (A e B).

Ellimmichthyiformes gen. et. sp. nov.. – Pz.UERJ 580.

*Falconoichthys santerezae* nom. nud. – Holótipo: MCP3434-PV.

*Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud. – Holótipo: MCP3415-PV (A). Demais exemplares: MCP3415-PV (B, C e D).

*Pseudollimma gallae* – Holótipo: Pz.UERJ 497. Parátipos: Pz.UERJ 498; Pz.UERJ 499; Pz.UERJ 500; Pz.UERJ 501. Demais exemplares: 007 UFAL/ARA; 008 UFAL/ARA; 009 UFAL/ARA; 010 UFAL/ARA.

Coelachantiformes

*Mawsonia* sp. – DGM 1040-P; DGM 1041-P; DGM 1042-P; DGM 1043-P; DGM 1044-P; DGM 1045-P; DGM 1046-P; DGM 1047-P; MCP-3438-PV; MCP-4763-PV “A”; MP-UFGRS 7414; UERJ.MC 1; UERJ.MC 11; UERJ.MC 12.

Lepisosteiformes

*Ararpielepidotes temnurus* – Holótipo: DGM 1104-P. Demais exemplares: AMNH 11809; AMNH 11810; AMNH 11811; AMNH 11812; AMNH 11813; AMNH 11814; AMNH 11815; AMNH 11831; AMNH 11832; AMNH 11833; AMNH 11834; AMNH 11835; AMNH 12645; AMNH 12716; AMNH 13116; Pz.UERJ 039; Pz.UERJ 040; Pz.UERJ 041; Pz.UERJ 042; Pz.UERJ 043; Pz.UERJ 047; Pz.UERJ 102.

“*Lepidotes*” *alagoensis* – Holótipo: FPH 0120-V. Molde: Pz.UERJ 446. Demais exemplares: Pz.UERJ 466; Pz.UERJ 467; Pz.UERJ 468.

“*Lepidotes*” *dixseptiensis* - Holótipo: DGM 675-P. Demais exemplares: DGM 425-P; DGM 1130-P; MN 4377-V; MN 4378/1-V; MN 4378/2-V; MN 4378/3-V.

*Lepidotes elvensis* - Holótipo: MNHN JRE-545. Demais exemplares: AMNH 7537; BMNH P 32421; MNHN 10527; MNHN 10528

“*Lepidotes*” *mawsoni* – Holótipo: BMNH P 5534 a, b. Demais exemplares: BMNH P 410; BMNH P 412; BMNH P 2280; BMNH P 7114; BMNH P 7712; BMNH P 7713; BMNH P 7718; BMNH P 7340; BMNH P 7341; BMNH P 7342; BMNH P 7343; BMNH P 7344; DGM 426-P; MN 4361/1 -V; MN 4361/2; MN 4361/3; MN 4361/4-V; MN 4362-V; MN 4363/1 -V; MN 4363/2; MN 4363/3; MN 4363/4-V; MN 4364-V; MN 4365-V; MN 4366-V; MN 4367-V; MN 4368-V; MN 4369/1 -V; MN 4369/2; MN 4369/3; MN 4369 n/4-V; MN 4370/1 -V; MN 4370/2-V; MN 4370/3-V; MN 4371/1 -V; MN 4371/2; MN 4371/3; MN 4371/4-V; MN 4371/5-V; MN 4372-V; MN 4373-V; MN 4374-V; MN 4375/1-V; MN 4375/2; MN 4375/3; MN 4375/4-V; MN 4376-V; MN 4377-V; MN 4379/1-V; MN 4379/2-V; MN 4379/3-V; MN 4380/1 -V; MN 4380/2-V; MN 4380/3-V; MN 4380/4-V; MN 4381/1 -V; MN 4381/2; MN 4381/3; MN 4381/4-V; MN 4381/5; MN 4381/6; MN 4381/7-V; MN 4381/8; MN 4381/9; MN 4381/10-V; MN 4386/1 -V; MN 4386/2-V; MN 4387-V; MN 4388-V.

“*Lepidotes*” cf. *oliveirai* - Síntipos: DGM 952-P. Demais exemplares: MCT 1450.

“*Lepidotes*” *roxoi* - Holótipo: DGM 423-P. Demais exemplares: DGM 422-P; DGM 429-P; DGM 430-P; DGM 431 -P; MN 4383-V; MN 4384-V; MN 4385-V; MN 4386/1 -V; MN 4386/2-V; MN 4387-V; MN 4387-V; MN 4388-V.

“*Lepidotes*” sp. – UERJ.MC 13; UERJ.MC 53; MP-UFGRS 7410.

“*Lepidotes*” *wenzae* - Holótipo: MNHN-BCE 387. Parátipo: MN 4791-V.

*Quasimodichthys piauhyensis* - Holótipo: DGM 297-P. Demais exemplares: AMNH FF 10012; AMNH FF 10013; DGM 291-P; DGM 292-P; DGM 293-P; DGM 294-P; DGM 295-P; DGM-296-P; DGM 298-P; Pz.UERJ 408; Pz.UERJ 409; Pz.UERJ 410; Pz.UERJ 411;

Pz.UERJ 412; Pz.UERJ 413; Pz.UERJ 414; Pz.UERJ 415; Pz.UERJ416; Pz.UERJ 513;  
Pz.UERJ 514; Pz.UERJ 515.

Teleostei indet. – MCP-4649-PV; MCP-4763-PV “B”; MCP-4849-PV; MCP-4863-PV; MP-  
UFGRS 7411; MP-UFGRS 7413; MP-UFGRS 7415; MP-UFGRS 7416; MP-  
UFGRS 7417; MP-UFGRS 7419.

Tabela 2 - Táxons anasliados a partir de literatura

<b>Táxon</b>	<b>Idade</b>	<b>País</b>	<b>Fonte</b>
<i>Axelrodichthys araripensis</i>	Eocretáceo (Albiano)	Brasil	CARVALHO, 2002
<i>Cimolichthys levesiensis</i>	Neocretáceo (Turoniano)	Inglaterra	GOODY, 1969
<i>Diplomystus shengliensis</i>	Eoceno	China	ZHANG <i>et al.</i> , 1985
<i>Ellimma branneri</i>	Eocretáceo (Aptiano-Albiano)	Brasil	CHANG e MAISEY, 2003
<i>Mawsonia cf. gigas</i>	Eocretáceo (Albiano)	Brasil	CARVALHO, 2002
<i>Parnaibaia maranhaoensis</i>	Neojurássico (Oxfordiano)	Brasil	YABUMOTO, 2008
<i>Unicachichthys multidentata</i>	Neocretáceo (Cenomaniano)	México	DÍAZ-CRUZ <i>et al.</i> , 2016

#### 3.4.2. Metodologia

Com exceção de *Falconichtys santerezae* nom. nud., cuja descrição foi baseada nas fotografias disponíveis em Maffizzoni (2000), os exemplares foram analisados por meio de observação direta. Os indivíduos de menor tamanho foram observados sob microscópio estereocóspico da marca Hg Leica, através do qual foi possível descrever características do crânio, escamas e nadadeiras. As fotografias foram produzidas com o auxílio de uma câmera

Nikon D300S, com lente do tipo AF-S Micro Nikkor 105 mm, 1:2.8G ED e tripé da marca Manfrotto.

Todas as fotografias foram feitas de modo a destacar os ossos cranianos, detalhes de cada nadadeira e do exemplar completo, quando preservados. A partir das fotografias em alta resolução, foram feitos os desenhos utilizados neste estudo. Os desenhos enfatizaram as estruturas anatômicas do crânio, bem como identificação e disposição dos ossos.

Todos os táxons aqui analisados tiveram a descrição dos ossos cranianos baseada na presença/ausência de ornamentação, tamanho relativo dos ossos e formato de posição na organização cefálica. Os elementos da coluna vertebral (Telostei e Sarcopterygii) levaram em consideração a preservação de vértebras, ornamentação, bem como a descrição os elementos que promovem a sustentação da mesma. As nadadeiras, por sua vez, foram descritas conforme a quantidade de raios que as compõem, disposição no corpo dos peixes, presença/ausência de ornamentação e presença/ausência de fulcras basais e franjadas. Já as escamas foram descritas considerando presença ou ausência de ornamentação no bordo posterior, espessura e presença/ausência de ornamentação.

Adicionalmente, as descrições anatômicas dos táxons aqui estudados seguiram algumas revisões e propostas filogenéticas mais recentes para Aulopiformes (*e.g.* CAVIN *et al.*, 2012; FIELITZ, 2004; GALLO e COELHO, 2008; SILVA, 2011; SILVA e GALLO, 2011), Clupeomorpha (Clupeiformes e Ellimmichthyiformes) (*e.g.* FIGUEIREDO, 2009; MALABARBA e DIDARIO, 2017; ARRATIA, 2018), Coelachantiformes (*e.g.* CARVALHO, 2002; CAVIN *et al.*, 2012, 2013) e Lepisosteiformes (*e.g.* LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016; PAIVA, 2017; CAVIN *et al.*, 2018). Além disso, foram utilizadas algumas referências mais clássicas, como Greenwood e colaboradores (1966), Grande (1982; 1985), Goody (1969) e López-Arbarello (2012).

### **3.5. Sistemática paleontológica**

#### **3.5.1. Aulopiformes**

A ordem Aulopiformes (Eoteleostei: Cyclosquamata) foi proposta por Rosen (1973) e, atualmente, inclui cerca de 78 gêneros (sendo 44 viventes e 34 fósseis) (DAVIS e FIELITZ, 2010; SILVA, 2011). A ordem inclui peixes predadores marinhos, os quais habitam desde sistemas mais costeiros, estuários, até profundidades abissais, excedendo 3.000 m (DAVIS e FIELITZ, 2010; SILVA, 2011). Por conta dessa variedade de habitats, os aulopiformes

possuem uma grande variedade de modificações nos olhos, especialmente os que vivem em regiões mais profundas (DAVIS e FIELITZ, 2010). Tais modificações estão entre as mais bizarras do que as já observadas em qualquer outra linhagem de Telesostei (DAVIS e FIELITZ, 2010).

Em adição, as ocorrências de Aulopiformes datam desde o Eocretáceo, provenientes de ambientes marinhos de plataformas continentais costeiras das américas, África, Ásia e Europa (DAVIS e FIELITZ, 2010; SILVA, 2011). Normalmente atribuída a um grupo monofilético (*e.g.* BALDWIN e JOHNSON, 1996; DAVIS, 2010), Aulopiformes é descrita com base em sete sinapomorfias principais, propostas originalmente por Rosen (1973): processo uncinado no segundo epibranchial; ausência de côndilo cartilaginoso no terceiro faringo-branquial, para articulação do epibranchial; extensão anterior da série epipleural até o segundo centro vertebral (pelo menos); fusão dos processos mediais da cintura pélvica; pigmento peritoneal nas larvas; deslocamento de um ou mais epipleurais anteriores para a porção dorsal do septo horizontal; ausência de vesícula gasosa. Dessas, apenas as duas últimas não foram corroboradas em análises filogenéticas posteriores (*e.g.* JOHNSON, 1982, 1992; PATTERSON & JOHNSON, 1995). No entanto, tais análises não consideraram que grande parte das sinapomorfias conhecidas são difíceis de observar em táxons fósseis, os quais normalmente são excluídos (SILVA, 2011).

Apenas algumas análises (*e.g.* FIELITZ, 2004; GALLO *et al.*, 2005; SILVA, 2007) investigaram as relações filogenéticas de grupos de Aulopiformes fósseis, como Enchodontoidea e Dercetidae, nos quais o monofiletismo da ordem não foi corroborado. A análise filogenética mais recente para a ordem, proposta em Silva (2011), analisou táxons vivos e fósseis, cujos resultados corroboraram o não-monofiletismo apontado nas análises anteriores. Além disso, a autora aponta uma necessidade de estudos mais aprofundados sobre a anatomia dos representantes de Aulopiformes, como uma forma de melhor identificar sinapomorfias que possam englobar tanto táxons vivos, quanto fósseis em análises filogenéticas.

Entre os Aulopiformes encontrados na Unidade São Miguel dos Campos, estão *Atolvorator longipectoralis* Gallo e Coelho, 2008, um dos mais antigos Aulopiformes conhecidos (DAVIS e FIELITZ, 2010). Além disso, foram encontrados representantes de *Enchodus* sp. e novas espécies de Cimolichthyoidei e um provável novo Enchodontidae.

Osteichthyes Huxley, 1880

Actinopterygii Cope, 1872

Teleostei Müller, 1844

Neoteleostei Nelson, 1969

Aulopiformes (*sensu* ROSEN, 1973)

Cimolichthyoidei, (*sensu* GOODY, 1969)

*Atolvorator* Gallo e Coelho, 2008

*Atolvorator longipectoralis* Gallo e Coelho, 2008

**Holótipo:** Pz.UERJ 486, exemplar de porte médio, parcialmente completo e bem preservado em carbonato de cálcio (FIGURA 19).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 19 - *Atolvorator longipectoralis*, Holótipo Pz.UERJ 486

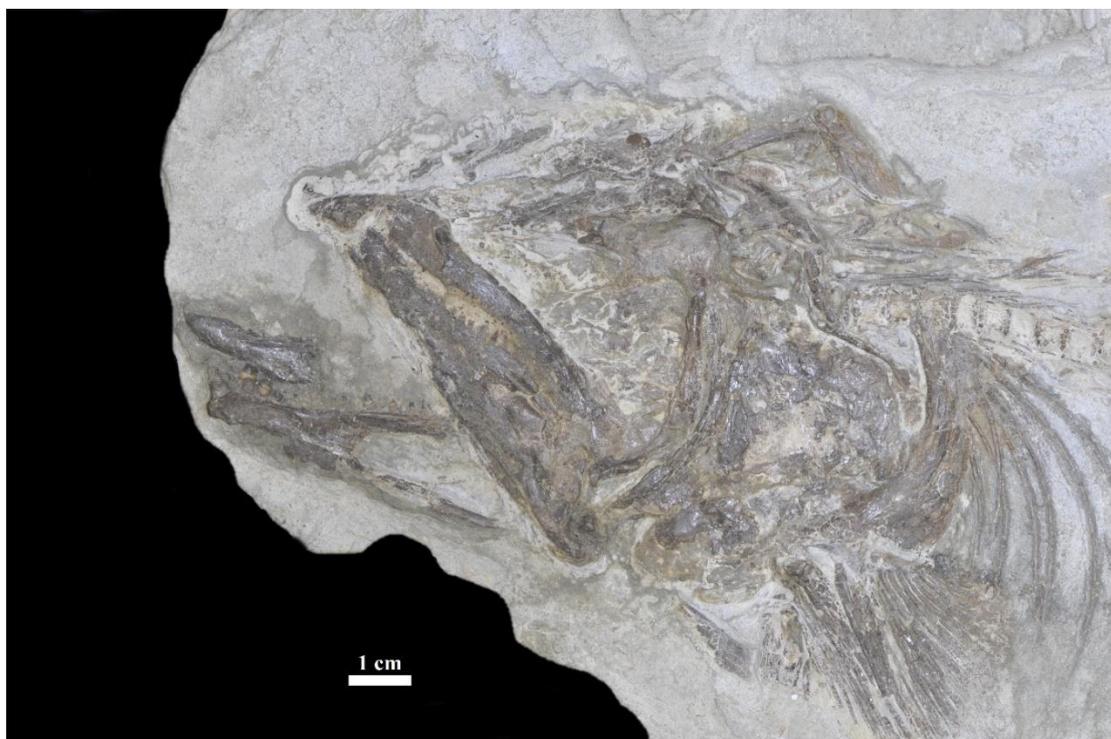


Fonte: A autora, 2018.

**Diagnose *sensu* Gallo e Coelho (2008):**

Aulopiforme de porte médio definido pela seguinte combinação de caracteres, algumas delas consideradas autapomorfias (\*): corpo fusiforme e moderadamente largo; cabeça pequena e curta; ossos dérmicos do teto craniano e série opercular lisos; frontais muito alongados; parietais e epiocciptais pequenos; parietal com forma elíptica (\*); teto craniano lateroperietal; pterótico se estende posteriormente além da crista occipital; fossa pós-temporal não coberta; espinho do esfenótico reclinado; pré-maxila muito grande, triangular e dentada; maxila relativamente robusta e dentada; pré-maxila e maxila inclusas em uma abertura bucal muito grande; supra-maxila única e reduzida; maxila inferior muito alongada; sínfise mandibular com protuberância anteroventral digitiforme; dentes grandes e robustos próximos à sínfise mandibular, seguidos por um dente menor; dentário contendo uma fileira interior com dentes grandes e robustos interpostos com dentes menores e filerias exteriores com dentes diminutos e densamente macios (\*); anguloarticular com rebordo; ausência de interopérculo; coluna vertebral com 47 vértebras, menos que a metade sendo vértebras caudais (\*); ao menos 12 supraneurais; nadadeira dorsal de base curta e remota (\*); fusão do primeiro com o segundo hipo-neural e terceiro com quarto elementos da mesa estrutura; escamas e escudos faltantes.

Figura 20 - *Atolvorator longipectoralis*. Holótipo Pz.UERJ 486



Nota: Detalhe da cabeça

Fonte: A autora, 2018.

## Descrição anatômica

**Forma geral do corpo** – *Atolvorator longipectoralis* é representado por exemplares de porte médio, com cerca de 327mm de comprimento padrão. Ambos holótipo e parátipo estão articulados e preservados em concreções. O holótipo encontra-se com a coluna retorcida e com alguns ossos cranianos ligeiramente fora da posição anatômica original. Enquanto isso, o exemplar Pz.UERJ 487 encontra-se melhor conservado, com os ossos articulados e nas posições anatômicas originais, permitindo, assim, uma melhor compreensão morfológica. Os demais exemplares são compostos de associações de ossos, representando porções do crânio de *A. longipectoralis*. Em todos os exemplares foi possível observar que não existe ornamentação nos ossos cranianos. No entanto, os dentes apresentam ornamentação em forma de estrias horizontais, como se dividissem os dentes da margem oral do dentário em três camadas distintas. Estes dentes com ornamentação em forma de estrias são dispostos alternadamente com dentes menores, formando cerca de duas fileiras no dentário. O dentário é robusto, porém curto, com um processo coronoide relativamente alto. O pré-maxilar é grande e com dentes, porém sem processo ascendente. Em ambos os exemplares foi observado que a região ocular provavelmente abrigava olhos arredondados, não muito grandes, nem muito pequenos. Os olhos provavelmente estavam dispostos lateralmente na cabeça dos indivíduos, conforme observado na maioria dos clados de Aulopiformes (*sensu* DAVIS e FIELITZ, 2010). A coluna está preservada e foram contabilizadas 47 vértebras, porém cerca de 10 delas fazem parte da região caudal. Com relação às nadadeiras, foram preservadas nadadeiras dorsal, peitorais, pélvicas e caudal. A nadadeira dorsal é curta, com cerca de 10 raios afastados uns dos outros, quase em forma de leque. Por sua vez, a nadadeira peitoral esquerda aparentemente é a mais numerosa, com cerca de 16 raios preservados. A nadadeira caudal é bilobada e aparentemente curta, conforme observado na nadadeira dorsal. Em adição, assim como observado na nadadeira dorsal, a nadadeira caudal em Pz.UERJ 486 foi preservada em forma de leque.

### Ossos cranianos

Os ossos cranianos de *A. longipectoralis* foram bem preservados, sendo distribuídos em elementos representantes do teto craniano, basicrânio, caixa craniana e região rostral (FIGURA 20).

O teto craniano, por sua vez, é composto pelo autoesfenótico (Asf, FIGURAS 20 e 21), frontais (Fr, FIGURAS 20 e 21), epioccipital (?Ep, FIGURAS 20 e 21), nasal (?Na, FIGURAS

20 e 21), parietal (?Pa, FIGURAS 20 e 21), supra-occipital (?Soc, FIGURAS 20 e 21). Nenhum dos ossos do teto craniano apresenta ornamentações.

O nasal está melhor preservado no exemplar Pz.UERJ 496. O nasal é representado por um osso largo e em forma de folha. Ele encontra-se localizado anteriormente ao frontal.

Os frontais são os maiores ossos do teto craniano, de formato alongado e estreito. Eles são mais largos na altura do autoesfenótico e apresentam uma sutura sinuosa, a qual separa ambos os frontais, direito e esquerdo. O canal sensorial supraborbital atravessa o frontal internamente, passando pela porção mediana e alcançando o parietal.

O parietal é estreito e pequeno em relação aos frontais, localizado posteriormente ao frontal. Possui formato elíptico e é separado pelo supraoccipital (condição lateroparietal *sensu* GALLO e COELHO, 2008).

O pterótico está localizado lateroposteriormente ao frontal. É um osso relativamente grande e robusto, de formato subretangular. Na porção mais dorsal do pterótico observou-se um espinho direcionado posteriormente, o qual ultrapassa os limites do osso supraoccipital.

O autoesfenótico é representado por um osso triangular, com processos espinhosos. Em vista lateral, o autoesfenótico apresenta um ligeiro declive, o qual aparentemente participa da porção anterior da fossa dilatadora. Ainda, o autoesfenótico faz parte da porção anterior da faceta que articula com o hiomandibular.

A porção anterior do epioccipital se articula com o parietal. É representado por um elemento pequeno e arredondado na extremidade posterior. Ainda, o epioccipital apresenta uma superfície para o braço dorsal do pós-temporal.

O supraoccipital é um osso largo e em forma de diamante, conforme observado em vista dorsal. Localiza-se latero-posteriormente ao parietal e lateralmente ao epioccipital. Adicionalmente, o supraoccipital possui uma crista relativamente curta, direcionada posteriormente. O orbitosfenoide é aqui interpretado como um osso fragmentado, articulado dorsalmente com o frontal e posteriormente ao pteroesfenoide.

O basisfenoide é representado por um elemento pequeno, articulado com a porção anterior do pro-ótico. Aparentemente, o basisfenoide está quebrado, pois não apresenta as asas laterais. O paraesfenoide está parcialmente preservado, sendo um osso aparentemente alongado. A porção mais anterior do paraesfenoide é bifurcada, a qual articula com o vômer. Já a porção mais posterior se articula com a porção ventro-lateral do basioccipital. Com relação ao vômer, o elemento não foi preservado de modo a conferir uma descrição detalhada. Porém, observa-se que era um osso edentado e de formato arredondado.

O pteroesfenoide, assim como o paraesfenoide, está parcialmente preservado. Ele constitui a porção postero-dorsal da órbita, preservado medialmente ao autoesfenótico e posteriormente ao pro-ótico. No centro do pteroesfenoide foi também observado o forâmen de saída do nervo troclear (IV).

O pro-ótico é relativamente grande e articula anteriormente com o autoesfenótico, anteroventralmente com o exoccipital, anteromedialmente com o pteroesfenoide e posteroventralmente com o basioccipital.

Apenas uma pequena porção do intercalar foi preservada, entre o pterótico e o epioccipital. Ainda, a porção mais posterior do intercalar apresenta um processo que articula com o braço ventral do pós-temporal.

O exoccipital é grande e em formato de trapézio. O osso se articula com o basioccipital, através de uma sutura retilínea. Em adição, a porção anterior do forâmen do nervo glossofaríngeo (IX) atravessa o exoccipital, passando pela porção lateral.

O basioccipital é alongado e de formato retangular. Articula dorsalmente com o exoccipital e ventralmente com o paraesfenoide. Na porção posterior, o basioccipital apresenta uma conexão com o centro de artuclação com a coluna vertebral.

#### Anel circum-orbital

O anel circum-orbital de *A. longipectoralis* não foi totalmente preservado. Porém foram identificados um antorbital, infraorbital, lacrimal e supraorbital.

O supraorbital é um osso alongado e estreito. Localizado na porção superior da órbita, apresenta um processo reduzido na altura do frontal.

A série infraorbital é representada por apenas um elemento, observado no exemplar Pz.UERJ 496. É um osso grande e largo, de formato ovoide. Na porção mais anterior da órbita, ainda na série infraorbital, foi observado o lacrimal. É um osso alongado e estreito, sendo o maior osso da série infraorbital. O lacrimal apresenta um sulco, demarcando o caminho do canal sensorial infraorbital.

#### Série opercular

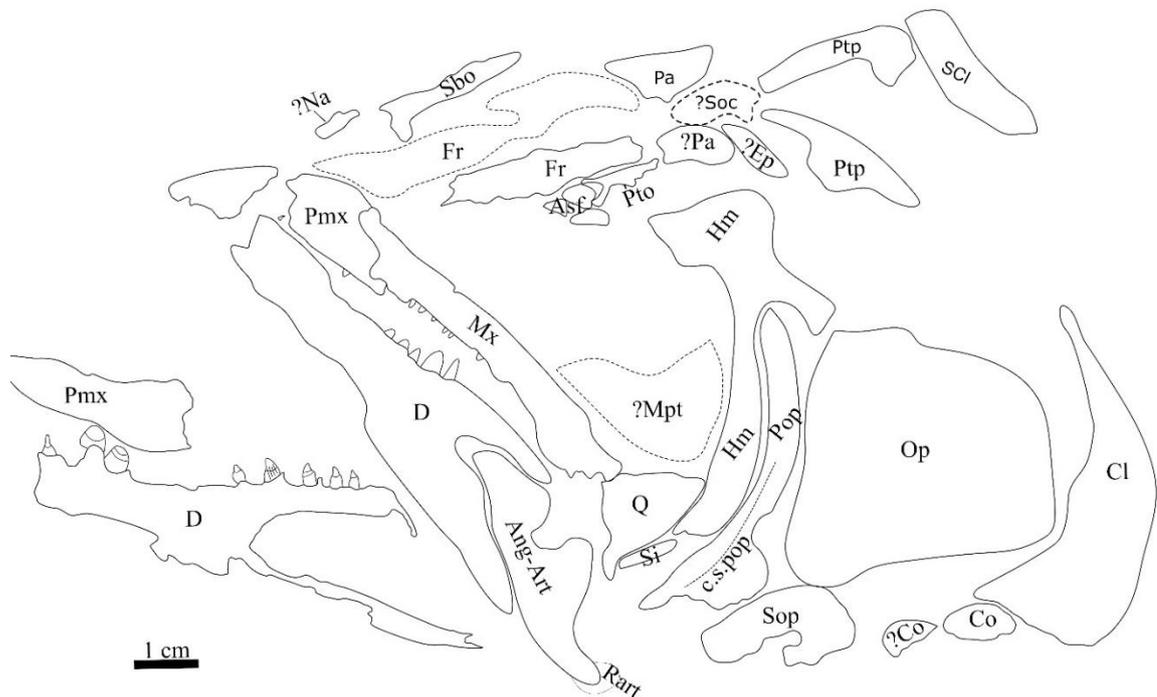
A série opercular foi preservada, a ponto de observar detalhes do pré-opérculo (Pop, FIGURAS 20 e 21), opérculo (Op, FIGURAS 20 e 21) e subopérculo (Sop, FIGURAS 20 e 21). Assim como os demais ossos anteriormente descritos para *A. longipectoralis*, a série opercular não é ornamentada.

O pré-opérculo é um osso alongado e estreito. Ele apresenta forma semelhante à letra “L”, com braço vertical alongado e mais desenvolvido que o braço horizontal. Na porção anterior do osso, observou-se uma extremidade marcada, por onde provavelmente seria o trajeto do canal sensorial pré-opercular.

O opérculo é relativamente grande, cerca de duas vezes mais comprido que largo. Possui formato semelhante à letra “D”, cuja porção anterior é mais retilínea, enquanto que a porção posterior é mais convexa. Há uma faceta articular, através da qual se articula o hiomandibular. Essa faceta não é muito profunda, ocupando cerca de 1/3 da porção anterior do opérculo. O espinho posterior não foi observado em nenhum dos exemplares.

O subopérculo é um osso largo, localizado na porção ventral do opérculo. É um elemento de baixa estatura, o qual alcança menos que a metade da altura do opérculo.

Figura 21 - Desenho de *Atolvorator longipectoralis*. Holótipo Pz.UERJ 486



Nota: Crânio em destaque

Fonte: A autora, 2019.

### Maxila superior

A maxila superior foi parcialmente preservada, composta por pré-maxilar (Pmx, FIGURA 21), maxilar (Mx, FIGURA 21) e supramaxilar (Smx, FIGURA 21).

O pré-maxilar é um osso dérmico e pareado, encontrado na porção mais anterior da maxila superior. É um osso relativamente grande e alongado. No holótipo, apenas o pré-maxilar esquerdo encontra-se em sua posição anatômica, enquanto o direito está deslocado, próximo ao dentário direito. É possível observar uma fenestra, próxima à região da sínfise no pré-maxilar direito. Por sua vez, o exemplar Pz.UERJ 487 apresenta um processo maxilar na porção mais posterior do pré-maxilar. O processo maxilar é mais baixo que a porção anterior do osso, estreito e alongado, no qual também foram preservados dentes. Os dentes do pré-maxilar são pequenos, pontiagudos e dispostos em fileira única na margem oral em ambos Pz. UERJ 486 (um único dente na porção posterior) e Pz. UERJ 487 (três dentes).

O maxilar é alongado e robusto, cujo comprimento se estende até o final da maxila superior, onde articula com a junção-qadrado-mandibular. A porção anterior é mais estreita, marcando o ponto de articulação com o pré-maxilar. Cerca de oito dentes foram observados na margem oral do maxilar em Pz.UERJ 486. Os dentes são afiados e diminutos, similares aos observados no pré-maxilar, também dispostos em fileira única. O supramaxilar é um osso único, curto e estreito em relação ao maxilar. Localiza-se na porção posterodorsal da maxila superior.

### Maxila inferior

A maxila inferior é alongada e bem desenvolvida, melhor preservada em Pz.UERJ 486 e Pz.UERJ 487. Em ambos os exemplares, foram observados elementos internos e externos da maxila inferior, a saber: dentário (D, FIGURA 21), ângulo-articular (Ang-Art, FIGURA 21) e retro-articular (Rart, FIGURA 21).

O dentário é um osso alongado e forte. A sínfise mandibular é grande e possui uma protuberância anteroventral de formato digitiforme. Devido ao modo de preservação, não foi possível obter informações sobre o canal sensorial mandibular. Na margem oral do dentário foram observados cerca de cinco dentes caniniformes (*sensu* GALLO e COLEHO, 2008), dispostos na porção mais posterior do osso. Esses dentes caniniformes estão dispostos em fileira, intercalados com dentes menores e de formato viliforme.

Os dentes menores, por sua vez, estão dispostos em diversas fileiras, sendo observados desde a porção mais anterior do dentário, até a porção mais posterior. Ainda, em Pz. UERJ 487

e Pz. UERJ 496, foram observados, na porção mais anterior do dentário, dentes tão robustos quanto os observados na porção marginal, porém são mais arredondados. Tantos os dentes arredondados quanto os dentes maiores da porção oral são ornamentados com estrias finas as quais chegam até bem próximo da base.

O ângulo-articular é um osso grande e de formato triangular, cuja porção mais anterior é mais estreita, a fim de articular com a porção posterior do dentário. Foi também observada uma faceta de articulação com o quadrado, na porção póstero-ventral. Na porção mais mediana, foi observada uma sobreposição do dentário em relação ao ângulo-articular, a qual forma a fossa de Meckel. O retro-articular é um osso relativamente pequeno, em forma de vírgula, localizado na porção póstero-ventral da maxila inferior.

#### Suspensório mandibular e arco hoide

A região do palato é representada em *Atolvorator longipectoralis* pelos elementos: hiomandibular (Hm, FIGURA 21), palatino, quadrado (Q, FIGURA 21), simplético (Si, FIGURA 21), ectopterigoide, endopterigoide e parte do metapterigoide (?Mpt, FIGURA 21).

O hiomandibular é um osso grande, com uma faceta articular dorsal. A faceta articular dorsal é alongada antero-posteriormente. Também foi observada nessa estrutura uma crista, a qual se estende até a altura do processo opercular. Ainda com relação à crista, em sua porção posterior foi observado um forâmen pequeno, pelo qual provavelmente passava o ramo do nervo facial. O processo opercular é inclinado para baixo, localizado na porção superior do opérculo, no qual se expande. O braço vertical do hiomandibular é alongado e estreito, com a porção mais dorsal alcançando a margem superior do préopérculo.

O quadrado é relativamente pouco desenvolvido. Possui formato de leque e apresenta um côndilo articular na porção ventral. Há, ainda, um entalhe para articulação com o simplético, localizado posteriormente na porção dorsal do quadrado. O simplético é um osso pequeno, localizado póstero-ventralmente ao quadrado. Tem formato alongado e estreito, sem ornamentações.

O ectopterigoide está preservado apenas em Pz. UERJ 496. É um osso alongado e ligeiramente arqueado, que ocupa cerca de metade do comprimento da cabeça. A porção antero-dorsal apresenta uma extremidade afilada, enquanto que, ventralmente, possui uma superfície plana, com dentes. Os dentes do ectopterigoide são viliformes e dispostos em diversas fileiras, conforme observado no dentário.

Assim como o ectopterigoide, apenas em um exemplar de *A. longipectoralis* foi possível observar o endopterigoide. A estrutura foi observada em Pz. UERJ 487, caracterizada pelo formato alongado e estreito, menor que o ectopterigoide. Ele é articulado dorso-medialmente com o paraesfenoide. Além disso, não foram observados dentes no endopterigoide.

O palatino encontra-se quase totalmente coberto pela pré-maxila em todos os exemplares. Por conta disso, não há muitas informações sobre o osso. No entanto, foram observados em Pz. UERJ 487 quatro dentes viliformes, provavelmente pertencentes ao palatino.

O ceratohial foi observado apenas em Pz. UERJ 487. Porém devido ao seu estado de preservação, não foi possível obter muitas informações. No entanto, é possível observar que se trata do ceratohial posterior. Foram também observados cerca de quatro raios braquióstégios. Todos são relativamente pequenos e estreitos.

#### Cintura escapular e nadadeiras peitorais

A cintura escapular de *A. longipectoralis* foi relativamente bem preservada. Assim, foi possível obter informações sobre o cleitro (Cl, FIGURA 21), coracoide (Co, FIGURA 21), escápula, pós-cleitro, pós-temporal (Ptp, FIGURA 21) e supracleitro (SCI, FIGURA 21).

O pós-temporal é um osso grande e bifurcado em braços dorsal e ventral. O braço dorsal é bem desenvolvido e direcionado horizontalmente, o qual se articula anteriormente com o supraoccipital. Por sua vez, o braço ventral é direcionado antero-ventralmente, o qual se articula com o intercalar. Ainda, foi observada a passagem do canal da linha lateral, localizados no braço ventral do pós-temporal.

O supracleitro forma parte da cintura escapular secundária. É um osso alongado e achatado, articulado dorsalmente com o pós-temporal e ventralmente com o cleitro. O canal da linha lateral atravessa quase todo o comprimento do supracleitro, por um tubo. A porção mais dorsal finaliza em uma espécie de espinho, enquanto que a porção mais ventral é mais larga antero-ventralmente.

O cleitro é alongado mais ventralmente do que dorsalmente, quase em forma de crescente. Foi observada ornamentação na porção mediana do cleitro. A ornamentação é em forma de cristas bem marcadas. Ainda, na porção antero-medial do cleitro, observou-se uma expansão, formando uma lâmina. A escápula tem formato de trapézio e tem um forâmen no centro. Articula-se com a porção póstero-dorsal do coracoide.

O coracoide é um osso de origem endocondral, que ocupa a porção ventral do esqueleto de suporte da nadadeira peitoral. Em *A. longipectoralis* o coracoide é laminado e possui um processo anterior alongado e estreito, enquanto o posterior é mais largo.

Dois pós-cleitros foram observados, sendo um superior e outro inferior. O elemento superior é grande e em forma de triângulo. Já o elemento inferior é de formato oval e apresenta um processo estreito e relativamente curto na porção ventral.

A nadadeira peitoral é relativamente alongada, composta por cerca de 13 raios. Os raios são segmentados e ramificados na porção mais distal. No entanto, tais ramificações não foram preservadas nos dois primeiros raios.

#### Cintura pélvica e nadadeiras

Os elementos da cintura pélvica, bem como as nadadeiras, foram preservados apenas em Pz, UERJ 486. A nadadeira pélvica é relativamente bem desenvolvida, composta por cerca de quatro raios não segmentados, porém ramificados na porção mais distal.

Além disso, a nadadeira pélvica é sustentada por um osso pélvico. O osso pélvico é alongado e estreito. Ele tem origem anterior à origem da nadadeira dorsal e possui um processo medial e um púbico espatulado. O processo medial é alongado e uma borda horizontal, a qual se mantém por toda sua largura. Já o processo púbico é ornamentado com uma crista, a qual se estende por todo o comprimento do osso.

#### Coluna vertebral e nadadeiras medianas

As costelas são estreitas, alongadas e ligeiramente arqueadas. A primeira costela se origina a partir da quinta vértebra e é mais curta do que todas as demais costelas. Além disso, nenhuma costela apresenta sulcos.

Foram observados cerca de 12 supraneurais, dispostos em fileira na região posterior do crânio. Estão localizadas acima da vértebra mais anterior, de onde também se origina a nadadeira dorsal. Os dois primeiros supraneurais são laminados e largos, enquanto que o terceiro supraneural é mais alongado. Com relação aos demais supraneurais, todos são mais finos e curtos e inclinados para trás. Esses supraneurais estão localizados acima dos espinhos neurais. Por sua vez, o último supraneural precede o primeiro pteriógíforo da nadadeira dorsal.

A coluna vertebral é composta por 47 vértebras, sendo 17 delas pertencentes à porção caudal. Os centros vertebrais são cilíndricos, quase tão compridos quanto largos, ao longo da coluna. Ambas as porções anterior e posterior dos centros vertebrais são espessas e formam

uma borda bem marcada. Na região caudal, tais centros vertebrais se tornam maiores, porém ainda mantém o formato observado nos demais elementos. Além disso, foi observado um forâmen reduzido, por onde provavelmente passaria a notocorda. Foi também observada ornamentação nos centros vertebrais. A ornamentação é em forma de estrias horizontais, intercaladas com sulcos relativamente grandes, sem padrão definido.

Os arcos neurais ocupam todo o comprimento da região dorsal em cada centro ural. No entanto, não foi observado fusionamento na estrutura. Os espinhos neurais emergem da região mais anterior de cada arco. São alongados, estreitos e bipartidos ao longo da região abdominal. Já na região caudal, os espinhos neurais são espessos e com bases largas. Em adição, o comprimento dos espinhos neurais é similar ao comprimento dos espinhos hemais.

Todos os arcos hemais são fusionados aos seus respectivos centros. Porém, apenas a quinta vértebra pelural não foi observada tal característica. Os espinhos hemais estão sustentados na porção anterior do arco hemal. Os primeiros espinhos hemais são relativamente alongados, robustos e inclinados longitudinalmente. Assim como observados nos espinhos neurais, os espinhos hemais torna-se mais espessos e com bases largas ao chegarem na porção caudal.

Processos transversos e curtos, articulados com as costelas, foram observados em 22 vértebras, respectivamente. A partir da vigésima terceira, tais processos são alongados e largos, os quais suportam as costelas até o limite da porção caudal.

Embora não seja possível contabilizar, foram observados epineurais intermusculares. Eles são alongados, estreitos e retos, não-fusionados à base dos arcos neurais. Ainda, os epineurais parecem ocorrer desde o início da coluna vertebral, persistindo até as porções abdominal e caudal, onde são mais visíveis.

Similarmente aos epineurais, não foi possível contabilizar os ossos epipleurais. Porém, foi possível notar que são estruturas alongadas e estreitas, localizadas transversalmente às costelas e espinhos hemais.

A nadadeira dorsal origina-se ao nível da vigésima terceira vértebra abdominal. Ela é relativamente curta, composta por cerca de 15 raios, parcialmente preservados. Os raios são sustentados por 15 pterigióforos proximais, sendo o primeiro maior que os demais e com uma protuberância semelhante a uma asa. Esta protuberância é ainda sustentada por uma estrutura bem ossificada. Os demais pterigióforos são alongados, porém diminuem gradativamente de comprimento.

A nadadeira caudal está localizada próximo à nadadeira pélvica, na altura da vigésima quinta vértebra abdominal. Ela é representada por apenas um pterigióforo, em forma de folha.

Tal estrutura foi observada apenas no holótipo e é similar ao pterigióforo observado na nadadeira dorsal. Ainda, foi também observada uma protuberância em forma de asa, sustentada por uma estrutura bem ossificada.

#### Endoesqueleto e nadadeira caudal

A nadadeira caudal foi parcialmente preservada em Pz.UERJ 486 e Pz.UERJ 487. No entanto, ela aparentemente seria bifurcada, com ambos os lobos superior e inferior de tamanho similar. A nadadeira é composta por 21 raios principais, sendo 11 segmentados e ramificados distalmente no lobo superior e 10 no lobo inferior. Além disso, há cerca de sete raios percorrentes dorsais e seis-sete raios percorrentes ventrais.

O endoesqueleto caudal é composto por três hipurais autógenos, dois epiurais e dois uroneurais. Os espinhos neurais são pequenos no primeiro e no quarto centros pré-urais, enquanto são mais largos no segundo e terceiro centros pré-urais.

Os arcos hemais e neurais são autógenos no primeiro e no quinto centro pleural. O primeiro centro ural é ventralmente associado com uma placa relativamente grande, composta pelos primeiro e segundo hipurais. A placa está localizada medialmente, conforme melhor observado em Pz.UERJ 486. Foram observados sulcos profundos e barras longitudinais na região lateral do segundo centro ural. O quinto hipural é livre e alongado, o qual conecta-se com o segundo uroal. O paripural é autógeno, alongado e reto, com uma crista bem marcada. A crista é alternada com protuberâncias laminadas. Tal estrutura foi também observada no segundo espinho hemal.

Dois uroneurais foram observados. Eles são alongados e ligeiramente curvados. O primeiro uroneural cobre totalmente a margem dorso-lateral do primeiro centro preural, o qual se estende até o segundo centro preural. O segundo preural, por sua vez, é em forma de lança e sua extremidade anterior encontra-se no primeiro centro ural, estendendo-se para a frente na porção posterior do primeiro centro preural.

#### Cimolichthyoidei indet.

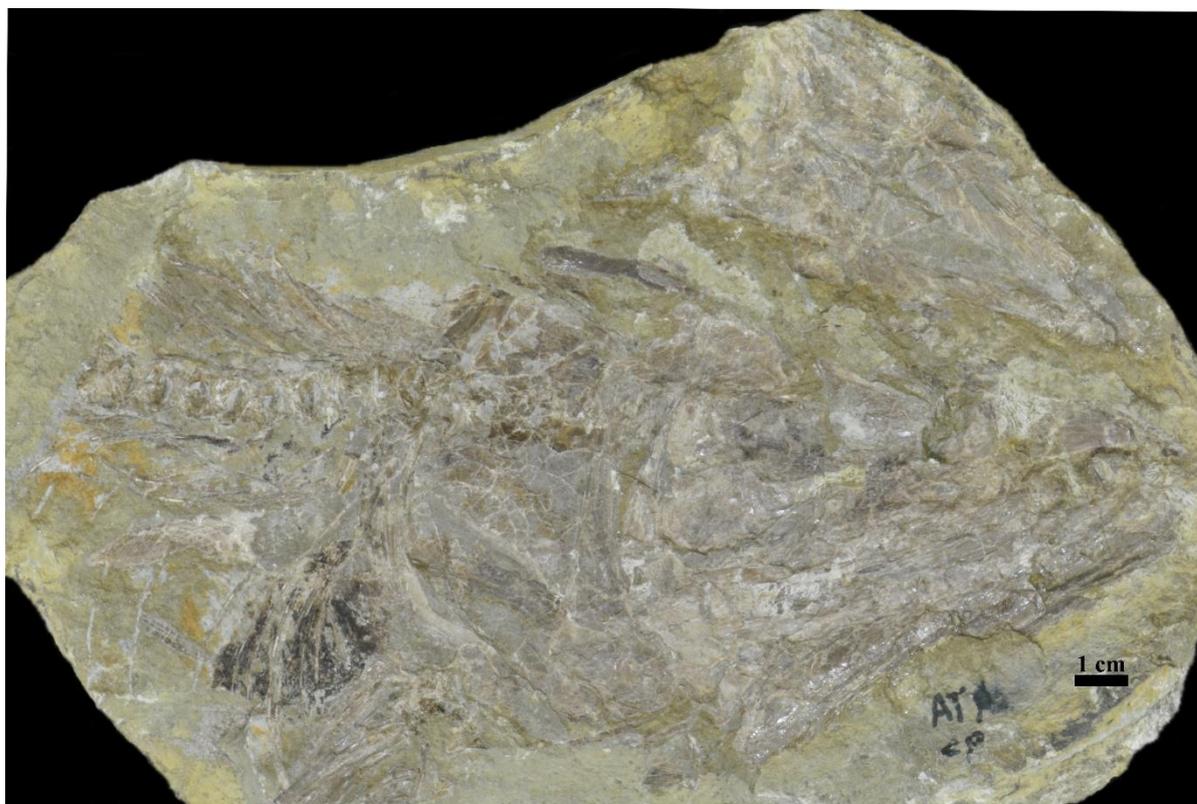
**Holótipo:** UERJ.MC 3, exemplar em concreção, composto por cabeça e parte da porção anterior do corpo, com detalhes de nadadeira peitoral, coluna vertebral e costelas (FIGURA 22).

**Parátipo:** UERJ.MC 4, exemplar juvenil em concreção, preservado em condição similar ao holótipo: cabeça e parte da porção anterior do corpo, com detalhes de coluna vertebral e costelas.

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 22 - Cimolichtyoidei indet. Holótipo UERJ.MC 3



Fonte: A autora, 2019.

### Diagnose

Cabeça triangular, de focinho levemente alongado; teto craniano sem ornamentação; frontais alongados; porção ventral dos frontais ornamentada por canais sensoriais, dispostos formando uma estrela na porção anterior e posterior; infraorbitais robustos; parietais separados por supraoccipital; presença de dentes na margem oral da maxila inferior; processo coronoide ligeiramente inclinado póstero-dorsalmente; canal sensorial mandibular em linha única; centro vertebral ornamentado em forma de estrias horizontais; arcos neurais curtos e robustos; espinhos neurais alongados e finos; nadadeira peitoral com cerca de 10 raios.

## Descrição anatômica

**Forma geral do corpo** - Exemplares de porte médio, os quais medem entre 81,92 mm e 209,59 mm de comprimento padrão. São representados por cabeça e porção anterior do corpo. A cabeça está parcialmente preservada, com alguns ossos fragmentados, porém é possível identificar alguns deles, pela posição anatômica. Não há indícios de ornamentação nos ossos cranianos. A coluna vertebral está parcialmente preservada, com cerca de 14 vértebras articuladas a espinhos e arcos neurais, bem como às costelas pleurais. Foi preservado um dente na margem oral da maxila inferior de cada exemplar. Ambos os dentes são relativamente finos e alongados, de coroa afiada e triangular, sem ornamentação. Não foram preservadas escamas, porém uma única nadadeira foi observada. A nadadeira peitoral possui cerca de 10 raios, parcialmente articulados na porção posterior da cintura escapular.

### Ossos cranianos

A cabeça foi parcialmente preservada, contando com ossos do teto craniano, basicrânio, série cricumbital, opercular, maxilas e parte da cintura escapular. Adicionalmente, nenhum dos ossos cranianos apresentam ornamentação.

O teto craniano foi representado pelos frontais parietais, pterótico, supraoccipital e epioccipital.

Anteriormente aos frontais, há um osso interpretado como mesentmoide. É representado por um osso de formato irregular, o qual apresenta ramificações do canal sensorial supraorbital.

Os frontais estão preservados na porção ventral em UERJ.MC 3, e na porção dorsal em UERJ.MC 4 (FIGURAS 22 e 23). Em ambos os exemplares, os frontais são alongados e relativamente largos, articulados posteriormente com os parietais e postero-lateralmente com o supraorbital. O canal sensorial supraorbital foi observado em UERJ.MC 4. Apesar de fragmentado, o canal aparentemente atravessa o frontal direito, paralelamente à margem do osso. No entanto, não foi possível afirmar se o mesmo alcança o parietal. Porém, conforme observado em UERJ.MC 3, o canal sensorial supraorbital apresenta ramificações, as quais se distribuem dando um formato semelhante a uma estrela na porção mais posterior dos frontais. Um dos ramos se direciona para a posição do supraorbital, enquanto os demais ramos se direcionam para os parietais.

Figura 23 - Cimolichthyoidei indet. Parátipo UERJ. MC 4



Fonte: A autora, 2018.

Os parietais foram observados em ambos os exemplares. São de formato irregular, alcançando menos que a metade do comprimento dos frontais. Os parietais são separados pelo supraoccipital, localizado entre ambos os representativos, conforme observado em UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4. Estão localizados posteriormente ao frontal e anteriormente ao osso interpretado como epioccipital.

O supraoccipital está localizado posteriormente ao frontal, entre os parietais. É um osso relativamente pequeno, de formato quase arredondado. O epioccipital foi interpretado como um osso em formato irregular, posicionado posteriormente ao supraoccipital e parietais.

O pterótico foi interpretado como um osso isolado e afastado de sua posição anatômica original em UERJ.MC 4. Está relativamente próximo do teto craniano, posteriormente ao provável epioccipital. É um osso alongado e de formato quase retangular.

### Anel circum-orbital

O anel circum-orbital é representado por um supraorbital, um provável esfenótico e um provável infraorbital.

O supraorbital é representado por um único osso, localizado póstero-lateralmente ao frontal, em ambos os exemplares. É um osso relativamente pequeno, de formato alongado e estreito.

O infraorbital, por sua vez, é um osso retangular, robusto e localizado próximo à posição anatômica original. Em ambos os exemplares, apenas um infraorbital foi preservado, o qual pertenceria à porção mais ventral do anel circumorbital. Não foi observado traços do canal sensorial infraorbital.

O esfenótico é provavelmente um osso de formato irregular, localizado pouco acima do infraorbital em UERJ.MC 4.

### Série opercular

A série opercular é aqui representada pelo pré-opérculo, opérculo e subopérculo.

O pré-opérculo é alongado e estreito, em formato de L. A porção mais postero-ventral apresenta uma expansão triangular e protuberante, direcionada para o opérculo. Não foram observados poros do canal sensorial pré-opercular.

O opérculo é o maior osso da série opercular, porém encontra-se fragmentado, principalmente na porção antero-dorsal. No entanto, foi possível observar que é um osso grande, de formato retangular e sem ornamentação.

O subopérculo é também retangular e encontra-se fragmentado na porção mais ventral. O subopérculo, apesar de relativamente grande, aparentemente apresenta quase metade da altura do opérculo. Há, ainda, um processo ascendente na porção antero-dorsal do sub-opérculo, o qual alcança menos da metade da altura do opérculo. O processo ascendente é alongado e relativamente fino, formando um tipo de espinho.

### Maxila superior

A maxila superior é representada por um pré-maxilar.

O pré-maxilar é relativamente pequeno e encontra-se deslocado, posicionado acima dos fragmentos do frontal. Ele apresenta um processo nasal relativamente comprido, alcançando cerca de metade da porção anterior do frontal. Foram observados dois dentes na região mediana

do pré-maxilar. Ambos são finos, com uma cabeça mais arredondada e um pedúnculo relativamente comprido.

Apesar de fragmentado, foi observado um único dente no maxilar. Ele é relativamente grande, alongado e com forma semelhante a um lápis (*sensu* LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016). O maxilar é aparentemente alongado, mais largo na porção posterior do que na anterior.

#### Maxila inferior

O dentário é relativamente alongado e estreito, com ambos os lados direito e esquerdo preservados. Não foram observados poros do canal sensorial mandibular. No entanto, há um relevo fino na porção ventral do osso, indicando que o canal passava naquele local. Na porção mais posterior, o dentário possui uma curvatura em forma de entalhe, protuberante, arredondado e posteriormente direcionado.

Apenas dois dentes marginais foram preservados no dentário. Eles estão localizados na porção mais anterior do dentário, e possuem formato de lápis (*sensu* LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016). Adicionalmente, o dente mais anterior está fora da posição natural, inclinado quase horizontalmente em direção ao dente mais interno.

#### Suspensório mandibular e arco hioide

O quadrado está deslocado e fragmentado. Devido ao formato de preservação, possui a forma de ponta de flecha. Está localizado próximo à porção final do dentário.

#### Cintura escapular e nadadeiras

A cintura escapular é representada pelo cleitro (Cl).

O cleitro está fragmentado e foi preservado em apenas uma das partes da concreção. Ele é estreito e alongado, em formato de L. A porção mais póstero-ventral é triangular, expandindo-se em direção à região pós-cefálica.

A nadadeira peitoral é representada por 12 raios. No entanto, os raios estão muito fragmentados e não foram observadas ramificações ou fulcras.

### Coluna vertebral

Foram observadas 14 vértebras em Atol 1 F5 T6. Elas estão parcialmente preservadas, no entanto, as primeiras estão encobertas por ossos cranianos, alguns dos quais deslocados. As vértebras são cilíndricas e, ao se articularem, ganham forma de balão. Não há ornamentação nas vértebras, tampouco foram preservadas zigapófises. Devido ao modo de preservação, também não foi possível observar espinhos, nem outros processos ósseos.

As costelas estão parcialmente preservadas, muitas das quais deslocadas. Elas são alongadas e finas, partindo próximo às vértebras. Adicionalmente, as costelas isoladas encontram-se fragmentadas na porção distal. São convexas, tanto da região ventral, quanto na região dorsal.

Enchodontidae Woodward, 1901 (*sensu* FIELITZ e GONZÁLEZ-RODRÍGUES, 2010)

Enchodontidae indet.

**Material:** UERJ.MC 10, exemplar representado por uma cabeça e nadadeira peitoral, ambas parcialmente preservadas (FIGURA 24).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

### **Diagnose**

Encodontídeo de porte médio; ossos dérmicos e maxila superior ornamentados com estrias diagonais finas; maxilas inferior e superior com dentes na margem oral; dentes dispostos em fileira dupla; dentes orais alongados, afiados e estreitos, intercalados com dentes estreitos, triangulares e diminutos; presença de dois dentes no dermopalatino; dentes do dermopalatino robustos e ornamentados com estrias; metapterigoide grande, ocupando quase toda a região do palato; ectopterigoide fino, estreito e edentado; presença de dois maxilares, ambos com dentes na margem oral.

Figura 24 - Enchodontoidae indet. Exemplar UERJ.MC 10



Fonte: A autora, 2019.

### Descrição anatômica

**Forma geral do corpo** – UERJ.MC 10 é representado por peixe de porte aparentemente médio, cuja cabeça alcança cerca de 125,72mm de comprimento. A cabeça encontra-se parcialmente preservada, sendo possível observar ossos representativos da série opercular, maxilares e cintura escapular. Foi observada ornamentação em forma de estrias finas no opérculo e maxilar, além de alguns ossos do teto craniano, parcialmente preservados. No opérculo e alguns fragmentos de ossos do teto craniano, tais estrias são direcionadas longitudinalmente, começando da porção mais antero-dorsal do opérculo, até a extremidade distal, lembrando um leque. Já no maxilar, a ornamentação também é em forma de estrias, porém são mais grossas do que as observadas no opérculo, presentes na porção mais próxima à dentição.

Os dentes são de formatos variados, sendo os do palatino os mais robustos que os observados nos maxilares, além de serem ornamentados com estrias paralelas. Em ambos os dentes observados, eles possuem formato triangular, com ápice mais agudo que a base. A cintura escapular é representada por uma nadadeira peitoral parcialmente preservada.

### Ossos cranianos

Os ossos cranianos praticamente não foram preservados em UERJ. MC 10 a não ser por um fragmento do frontal (?Fr, FIGURA 25).

O frontal foi reconhecido por um fragmento, pertencente à porção mais anterior, ornamentada com estrias finas e levemente onduladas. Foi aqui interpretado como frontal, pois o processo ascendente do pré-maxilar vai de encontro a ele, num processo de articulação.

### Série opercular

A série opercular de UERJ.MC 10 é representada pelo pré-opérculo (Pop, FIGURA 25), opérculo (Op, FIGURA 25) e um provável interopérculo (?Iop, FIGURA 25).

Ambos os representativos do pré-opérculo direito e esquerdo foram preservados. Ambos estão posicionados anteriormente ao opérculo e posteriormente ao metapterigoide e maxilares. Apesar de serem observados de ambos os lados, os pré-opérculos estão fragmentados na porção mais ventral. Além disso, ambos os ossos direito e esquerdo estão cruzados entre si, logo não é possível observar detalhes de canal pré-opercular.

O opérculo é o maior osso da região opercular. É de formato quase retangular, porém a porção mais posterior é arredondada quando comparada à porção mais anterior. Ainda, a porção mais ventral do opérculo encontra-se fragmentada. Com relação à ornamentação, foi observada a presença de estrias finas e alongadas, dispostas longitudinalmente. Tais estrias se iniciam em direção antero-dorsal, e seguem até a porção mais distal do opérculo, formando uma estrutura parecida com um leque, marcado de forma bem delicada no osso.

Um possível interopérculo foi observado, localizado ventralmente ao pré-opérculo. Devido ao modo de preservação, o interopérculo está parcialmente coberto pelo pré-opérculo. No entanto, é um osso relativamente grande, de formato aparentemente retangular.

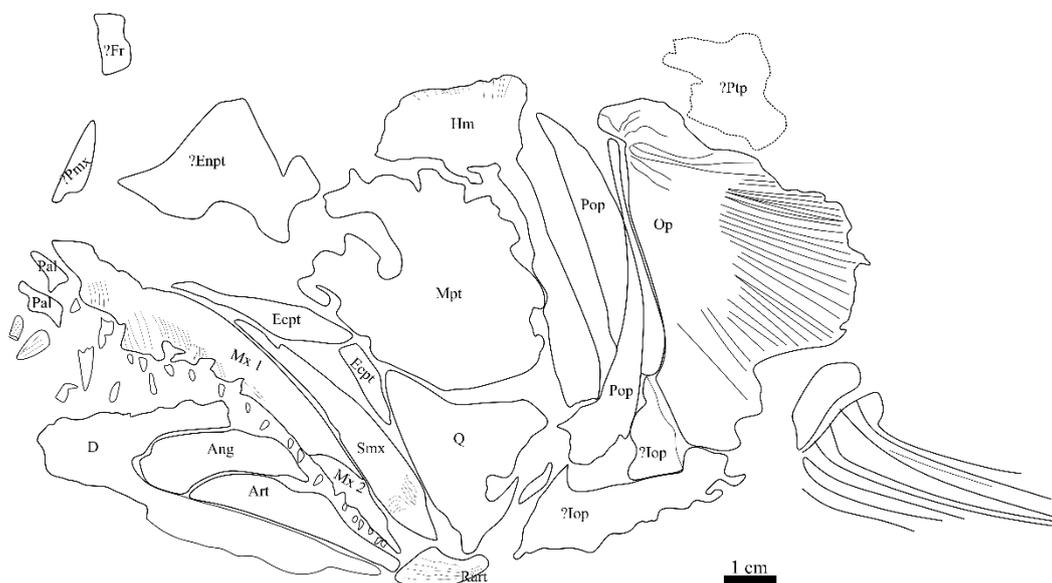
### Maxila superior

A maxila superior de UERJ.MC 10 é representada pelo pré-maxilar (?Pmx, FIGURA 25), dois maxilares (Mx1 e Mx2, FIGURA 25) e supramaxilar (Smx, FIGURA 25).

O pré-maxilar é representado apenas pelo seu processo ascendente, parcialmente preservado. O processo ascendente parecia ser alongado, estreito e alcançava a porção mais anterior do frontal.

O maxilar é composto por dois ossos, sendo o primeiro mais anterior, alongado e ornamentado com estrias na borda oral. Ainda, foi observada no primeiro maxilar a presença de duas projeções, anterior e posterior, respectivamente. A projeção anterior do primeiro maxilar é mais curta e grossa, em relação à projeção da porção mais posterior que, por sua vez, é alongada e fina. Além disso, a projeção mais anterior atua na articulação com o pré-maxilar, enquanto que a projeção mais posterior atua na articulação com o segundo maxilar.

Figura 25 - Desenho de Enchodontoidea indet. Exemplar UERJ.MC 10



Fonte: A autora, 2020.

O segundo maxilar é um osso pequeno em relação ao primeiro, retangular e parcialmente preservado. Ainda, ele encontra-se dorsalmente posicionado em relação à porção mais alta do dentário. Foram observados dentes em ambos os maxilares. A dentição do primeiro maxilar é composta por cerca de 12 dentes preservados, dispostos em duas fileiras. A fileira mais externa possui cerca de dois dentes mais robustos, alongados e afiados, enquanto que a fileira mais interna possui 10 dentes também afiados, porém bem menores e dispostos em fileira única. Já no segundo maxilar, foram observados cerca de sete dentes, de formato triangular, estreitos e pequenos em relação aos observados no primeiro maxilar.

O supramaxilar é um osso único, articulado à margem dorsal de ambos, primeiro e segundo, maxilares. Ainda, o supramaxilar é relativamente alongado, estreito na porção mais anterior, a qual alcança cerca de metade do comprimento do primeiro maxilar, e torna-se mais alargada, conforme alcança o segundo maxilar.

### Maxila inferior

O maxilar inferior não foi totalmente preservado. No entanto, foram observados dentário (D, FIGURA 25), angular (Ang, FIGURA 25), articular (Art, FIGURA 25) e retro-articular (Rart, FIGURA 25).

O dentário é um osso de aparência robusta, porém encontra-se fragmentado na porção mais anterior. Devido ao modo de preservação, não foram observados indícios de poros do canal sensorial mandibular. No entanto, cerca de três dentes foram parcialmente preservados na margem oral do dentário. Os dentes são de formato triangular, estreitos, afiados e levemente curvados para o lado direito, conforme também observado nos dentes da maxila superior. Porém, tais dentes do dentário são de tamanho intermediário; relativamente menores que os dentes mais anteriores do primeiro maxilar e maiores do que os demais dentes da fileira mais interna dos ossos representativos do maxilar.

O angular é um osso bem frágil, porém preservado e localizado posteriormente ao dentário e dorsalmente ao articular. É um osso de formato, literalmente, angular, e relativamente grande. Assim como no dentário, não há poros do canal sensorial mandibular visíveis no angular.

O articular está localizado ventralmente ao angular, posteriormente ao dentário e anteriormente ao retro-articular. É um osso de dimensões semelhantes às do angular e sem ornamentações.

O retro-articular encontra-se posteriormente aos demais ossos da maxila inferior (dentário, angular e retro-articular). É um osso estreito de formato retangular e pequeno em relação aos demais integrantes da maxila inferior. Ao contrário do observado no articular, há ornamentação no retro-articular, em forma de estrias onduladas.

#### Suspensório mandibular

O suspensório mandibular de UERJ. MC 10 é representado pelo endopterigoide (Enpt, FIGURA 25), ectopterigoide (Ecpt, FIGURA 25), hiomandibular (Hm, FIGURA 25), metapterigoide (Mpt, FIGURA 25), palatino (Pal, FIGURA 25) e quadrado (Q, FIGURA 25).

O endopterigoide é aqui interpretado como um osso parcialmente preservado, anteriormente localizado ao metapterigoide. Aparentemente era um osso de formato irregular e largo, o qual não possuía dentes.

O ectopterigoide está localizado dorsalmente ao supramaxilar. É um osso estreito e alongado, sem ornamentação, nem dentes. Devido ao modo de preservação, é um osso fragmentado em dois pedaços e levemente curvados.

O hiomandibular é relativamente alongado, posicionado posteriormente ao metapterigoide, póstero-dorsalmente ao quadrado e anteriormente ao pré-opercular. A faceta articular do hiomandibular é espatulada e fina, com um formato semelhante ao de um leque. Adicionalmente, a faceta articular apresenta ornamentação em forma de cristas finas e paralelas, presentes principalmente na borda dorsal. O braço vertical é alongado e estreito, porém está fragmentado na porção terminal. Ao contrário da faceta articular, o braço vertical não apresenta ornamentações.

O metapterigoide é um relativamente grande, achatado e irregular. Está dorsalmente posicionado em relação ao quadrado e ectopterigoide, posteriormente localizado ao endopterigoide e anteriormente localizado ao hiomandibular. Não há sinais de ornamentação, nem de dentição no metapterigoide.

O palatino está muito fragmentado, de modo que não é possível descrever muito profundamente a estrutura. No entanto, ele possui dois dentes preservados, de formato diferenciado aos dentes do maxilar superior. Os dentes do palatino são triangulares, afiados e de comprimento similar aos dentes mais anteriores do primeiro maxilar. No entanto, são mais robustos em comparação aos dentes do maxilar, além de apresentarem ornamentação em forma de estrias paralelas e bem marcadas.

O quadrado é grande e com formato semelhante a um leque. Ainda, a porção mais antero-dorsal do quadrado é mais alta e direcionada longitudinalmente, enquanto que a porção mais póster-dorsal é mais baixa. O côndilo da porção mais ventral do quadrado não foi preservado.

### Cintura escapular

A cintura escapular UERJ. MC 10 é representada apenas por alguns raios da nadadeira peitoral e fragmentos do pós-temporal (?Ptp, FIGURA 25).

Devido ao modo de preservação, não é possível falar muito a cerca do pós-temporal, a não ser que é representado por um único fragmento e impressão de osso, posicionado dorso-posteriormente ao opérculo.

A nadadeira peitoral é representada por cerca de sete raios parcialmente preservados. São raios grossos, com formato semelhando à letra “L”, onde a porção horizontal é mais alongada que a vertical. Não há vestígios de fulcra ou ramificação dos raios.

### 3.5.2. Clupeiformes

Clupeiformes foi proposto por Bleeker (1859), para designar peixes conhecidos como sardinhas e afins. A ordem é conhecida pelas seguintes sinapomorfias: presença de bula proótica (formada por uma conexão otofísica entre a bexiga natatória e o ouvido interno, envolvendo um par de extensões anteriores da bexiga natatória, que entra no crânio através exoccipital, para conectar o utrículo do ouvido interno); a base do segundo hioplural fusionado ao segundo centro neural; um ou mais escudos abdominais (incluindo escudos pélvicos), cada um único elemento que atravessa a linha média; desenvolvimento de escudos dorsais com uma quilha mediana (WILEY e JOHNSON, 2010; ARRATIA, 2018).

Segundo Arratia (2018), os clupeiformes são representados por cerca de 400 espécies atuais, dispostas em 90 gêneros e cinco famílias. Com relação aos representantes fósseis, o grupo é encontrado desde o Eocretáceo, em bacias sedimentares da Europa, Ásia e Américas do Sul e do Norte (FIGUEIREDO, 2009; VERNYGORA, MURRAY e WILSON, 2016).

Além disso, Clupeiformes podem ser encontrados tanto em paleoambientes de água doce, quanto marinha e/ou salobra. De acordo com alguns pesquisadores (*e.g.* POYATO-ARIZA *et al.*, 2000; TAVERNE, 2002; CHANG e MAISEY, 2003; FOREY *et al.*, 2003; MURRAY e WILSON, 2013), a assembleia mais diversa e abundante de fósseis do grupo seria encontrada no intervalo Aptiano/Albiano do Brasil e Cretáceo Superior do Mediterrâneo.

A assembleia de Clupeiformes na Unidade São Miguel dos Campos é representada por *Cynoclupea nelsoni*, *Falconichthys santerezae* nom. nud. e *Pseudoellima gallae*.

Clupeomorpha Greenwood e colaboradores, 1966 (*sensu* WILEY e JOHNSON, 2010)

Clupeiformes Goodrich 1909 (*sensu* GRANDE, 1985)

*Cynoclupea* Malabarba e Di Dario (2017)

*Cynoclupea nelsoni* Malabarba e Di Dario (2017)

**Holótipo:** MCP 3447-PV, exemplar parcialmente completo, contendo cabeça, nadadeira peitoral e vértebras anteriores (FIGURA 26).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 26 - *Cynoclupea nelsoni*, Holótipo MCP 3447-PV



Fonte: A autora, 2018.

### **Diagnose emendada**

Indivíduo de porte médio; região do focinho relativamente alongada; ossos dérmicos ornamentados com estrias; dentição conspícua nos maxilares superior e inferior; dentes cônicos e de tamanhos variados no dentário; suspensório mandibular ligeiramente inclinado para frente; quadrado e com quatro estrias longitudinais; centro vertebral mais largo que longo; escamas cicloides; escudos abdominais com quilha ventral; escudos dorsais com quilha, sem ornamentação simplético alinhados; crescimento laminar na margem dorsal do quadrado; presença de dois pós-cleitros de formato laminar; nadadeira peitoral com 18 raios; vértebras anteriores ornamentadas.

### **Descrição anatômica**

**Forma geral do corpo** - Exemplar parcialmente preservado em parte e contraparte, as quais consistem em parte da cabeça, 11 vértebras anteriores e nadadeira peitoral. A cabeça é

relativamente grande, sem ornamentação nos ossos dérmicos e preservada em vista lateral. Além disso, a cabeça é mais comprida que larga, com focinho alongado, dando um aspecto de cabeça triangular. O exemplar analisado mede cerca de 47 mm, porém, de acordo com a relação comprimento x largura da cabeça, o comprimento padrão poderia ser estimado em até 240 mm (*sensu* MALABARBA e DI DARIO, 2017). Foi observada dentição no dentário, pré-maxilar, maxilar e palatino. Os dentes dos maxilares são cônicos, de formato variado, sendo a diferença de tamanhos mais notável no dentário. O indivíduo apresenta escamas do tipo cicloides, preservadas acima das costelas. Escudos abdominais e dorsais foram preservados. Ambos possuem quilha, porém, os escudos dorsais não são ornamentados. As vértebras possuem ornamentação em forma de estrias longitudinais. São estrias bem ossificadas e presentes em todas as escamas preservadas, num total de quatro estrias por vértebra.

#### Ossos cranianos

O crânio foi parcialmente preservado em *Cynoclupea nelsoni*. Ele é observado em vista lateral e apresenta um formato triangular (FIGURA 27). No exemplar analisado, os ossos cranianos são representados apenas por parte do teto craniano: nasal; frontal; epioccipital; mesetmoide; parietal; pterótico e supraoccipital. Em adição, também são observáveis ossos do basicrânio: basioccipital; exoccipital; paraesfenoide; pro-ótico e vômer.

O nasal é representado por um osso pequeno e tubular, localizado na porção anterolateral do frontal.

Em nenhum dos exemplares os frontais foram totalmente preservados. No entanto, ambos, direito e esquerdo, foram observados na contraparte de MCP 3447-PV. Observa-se, ainda, ornamentação em forma de estrias finas, ao longo do comprimento preservado. O frontal esquerdo encontra-se melhor preservado, o qual encontra com o esfenótico ventralmente. Tal conexão entre a porção mais posterior e o esfenótico delimitam a fossa dilatadora (*sensu* MALABARBA e DIDARIO, 2017).

Em adição, o canal sensorial supraorbital atravessa o frontal por um sulco, no que aparentemente é a porção mais central do osso. Ele foi observado apenas na porção mais anterior do frontal, devido ao modo de preservação. Assim, não é possível afirmar se o mesmo seguia até o parietal.

Posteriormente aos frontais, encontra-se o parietal. É um osso relativamente grande e de formato retangular. Apesar de ter sido encontrado posteriormente ao frontal, o parietal está fora de sua posição original. Em adição, na porção posterior do parietal, existem duas projeções curtas e horizontais, o que confere um formato de “C”.

O epioccipital se articula com o exoccipital e o pterótico dentro da fossa pré-epiótica (*sensu* MALABARBA e DI DARIO, 2017). Em MCP 3447-PV o epioccipital apresenta uma estrutura relativamente alongada ventralmente, cuja extremidade posterior é dividida em duas partes.

O exoccipital está fragmentado e deslocado. É um osso de formato irregular e alongado. Adicionalmente, a porção mais anterior do osso é mais larga do que a porção posterior do osso. Sua região basal é de aparência mais arredondada e apresenta duas aberturas: anterior e posterior. A abertura anterior se assemelha a um funil, enquanto que a abertura posterior aparentemente abriga os forâmens das passagens de dois nervos: o glossofaríngeo e o nervo vago. Além, disso, o exoccipital se conecta com o pró-ótico, formando a fenestra auditiva. Dorsalmente à fenestra auditiva, encontra-se o osso intercalar. O intercalar é relativamente pequeno e possui formato irregular. Ele está localizado entre o exoccipital e o pró-ótico.

O supraoccipital também se encontra fragmentado. No entanto, aparenta ser um osso grande, localizado posteriormente ao parietal e anteriormente aos epioccipital e exoccipital.

Devido o modo de preservação, não foi observado foramen temporal em MCP 3447-PV. Malabarba e Di Dario (2017) apontaram que vestígios do foramen temporal teriam sido observados, caso considerados vestígios em forma de depressão suave, na margem ventral do parietal, anterior ao epioccipital.

De forma geral, o basioccipital aparenta ter um formato irregular e alongado, porém se torna mais arredondado, na região que se articula com a primeira vértebra. O basoccipital está localizado ventralmente aos epioccipital, exoccipital e supraoccipital. Além disso, o basioccipital apresenta ornamentação em forma de estrias finas na porção mais anterior e exposta do osso no exemplar. Essas estrias são finas e de trajeto irregular, as quais se assemelham às observadas na porção dorsal do hiomandibular e pró-ótico. No entanto, as estrias do basioccipital são mais marcantes do que as dos outros ossos citados.

O pró-ótico é um osso relativamente grande e largo, ornamentado com estrias e sulcos na superfície dorsal. A bula pró-ótica é representada por uma estrutura inflada, ornamentada com estrias finas na porção mais dorsal. Próximo à órbita, o tronco do nervo hiomandibular atravessa o pró-ótico, por uma comissura fina e curva, na porção mais dorsal do osso.

O pterótico está parcialmente preservado, tanto na parte, quanto na contraparte de MCP 3447-PV. Porém é melhor observado no representante de contraparte. Neste mesmo representante da contra-parte, foi possível observar as três aberturas do *recessus lateralis*. Tais aberturas (anterior, média e posterior) são de formato irregular e dispostas entre si quase que no formato de um triângulo. Ainda, as aberturas do *recessus lateralis* estão relacionadas com

outros canais sensoriais cranianos. A abertura anterior se conecta com o canal infraorbital, a abertura medial se conecta com o canal pré-opercular e a abertura posterior se conecta com o canal pós-temporal (*sensu* MALABARBA e DI DARIO, 2017).

O paraesfenoide edentado, fino e alongado, o qual se articula anteriormente com o vômer. Na região posterior, há um braço ascendente preservado, o qual se articula com o pró-ótico. Adicionalmente, Malabarba e Di Dario (2017) observaram um forâmen para a passagem da artéria carótida na região posterior do paraesfenoide. No entanto, nesta tese tal estrutura não foi vista nos exemplares de *Cynoclupea*.

O mesetmoide foi preservado em posição anatômica original, no exemplar da contraparte de MCP 3447-PV. Assim, encontra-se articulado posteriormente com o frontal e posterodorsalmente com o nasal. Além disso, o mesetmoide é um osso de tamanho mediano, estreito, alongado e de formato irregular.

#### Série opercular

A série opercular foi preservada, porém como muitos ossos de *Cynoclupea*, está deslocada e fragmentada. No entanto, foi possível identificar os representantes do pré-opérculo (Pop, FIGURA, 27); opérculo (Op, FIGURA 27); interopérculo e subopérculo (Sop, FIGURA 27).

O pré-opérculo foi observado sob a porção dorsal do hiomadibular. Ele é em formato de crescente, estreito e localizado anteriormente ao opérculo. O canal sensorial opercular foi observado através de poros, mais precisamente localizados na metade da altura do pré-opérculo. São cerca de oito poros, dispostos de forma regular, em fileira única, mais próximos da extremidade anterior do pré-opérculo.

O opérculo é o maior osso da série opercular. Embora fragmentado, apresentava um formato retangular, ligeiramente côncavo na margem ventral. Encontra-se localizado posteriormente ao pré-opérculo, anteriormente ao cleitro e ventralmente ao subopérculo.

O subopérculo está melhor preservado. Apresenta semelhante ao opérculo, um formato retangular, porém é mais baixo que o opérculo. Além disso, possui um processo ascendente relativamente fino e curto, de formato quase triangular.

O interopérculo, por sua vez, é o menor osso da série opercular. De formato irregular, ele está localizado ventralmente ao pré-opérculo.

### Maxila superior

O maxilar superior foi parcialmente preservado, principalmente na contra-parte de MCP 3447-PV. A estrutura é representada por prováveis maxilar (?Mx, FIGURA 27) e supra-maxilar (?Smx, FIGURA 27). O maxilar é um osso alongado e estreito, porém está fragmentado em ambas as partes de MCP 3447-PV. O maxilar apresenta cerca de 25 dentes preservados, dispostos em fileira única. Esses dentes são relativamente pequenos, da mesma altura que os dentes observados no pré-maxilar. No entanto, são mais robustos e arredondados, ao contrário dos dentes mais finos e afiados do pré-maxilar.

O supramaxilar é interpretado aqui como um osso fragmentado em duas partes, ambas localizadas na região dorsal do maxilar. Os fragmentos são de formato irregular, porém de mesma altura. Tal fato indica que o supramaxilar poderia ser um osso mais fino que o maxilar, alcançando cerca de metade de seu comprimento. Há, ainda, um fragmento ósseo próximo aos fragmentos interpretados como supramaxilar. Tal estrutura também é de formato irregular, localizado acima do supramaxilar, com uma projeção arredondada na margem posterior. Malabarba e Di Dario (2017) afirmaram que provavelmente *Cynoclupea* teria um supramaxilar bem desenvolvido e dividido em duas estruturas. No entanto, não há outros exemplares para corroborar tal hipótese. Assim, aqui consideraremos os três fragmentos como pertencentes a um único supramaxilar.

### Maxila inferior

A maxila inferior de *Cynoclupea* foi parcialmente preservada. É representada apenas pelo dentário (D, FIGURA 27).

O dentário é um osso alongado e largo, preservado apenas na contraparte do exemplar. O canal sensorial mandibular é representado por um sulco, observado próximo à porção ventral do dentário. O sulco é estriado e reto, o qual vai até a borda quebrada do osso. A margem oral do dentário apresenta dentes dispostos em fileira dupla. Os dentes são de dois formatos diferentes: na extremidade mais anterior foram observados dois dentes maiores grandes e de formato triangular; quatro dentes menores, também de formato triangular, porém mais espaçados entre si.

### Suspensório mandibular e arco hioide

Os ossos palatinos são representados por ectopterigoide; endopterigoide; hiomandibular (Hm, FIGURA 27); quadrado (Q, FIGURA 27) e simplético (Si, FIGURA 27).

O quadrado está relativamente bem preservado, localizado junto ao simplético, anteriormente ao pré-opérculo. O quadrado apresenta forma de leque, com a porção mais ventral mais estreita e terminando numa estrutura arredondada, o côndilo. Adicionalmente, a margem anterior do quadrado apresenta um crescimento laminar (*sensu* MALABARBA e DI DARIO, 2017).

O simplético é um osso fino e estreito, porém de mesma altura que o quadrado. Ambos estão localizados juntos, numa estrutura que Malabarba e Di Dario (2017) chamaram complexo simplético-quadrado. Essa articulação se dá por meio de um processo curto e em forma de tala, na margem posterior do quadrado.

O hiomandibular está quebrado e foi preservado apenas a porção mais anterior. No entanto, observa-se que era um osso alongado e em forma de foice. Ele está sobreposto à porção mais dorsal do pré-opérculo.

#### Arcos branquiais

Os arcos branquiais são representados através de vestígios do ceratobranquial e raios braquiostégios.

O ceratobranquial é um osso relativamente grande, estreito e alongado, localizado posteriormente ao subopérculo. Apresenta ornamentação em forma de estrias finas, espaçadas entre si. Ainda, na porção mais anterior do ceratobranquial há duas projeções diminutas. São projeções em forma de triângulo, ambas direcionadas horizontalmente, sendo a projeção mais dorsal maior que a ventral.

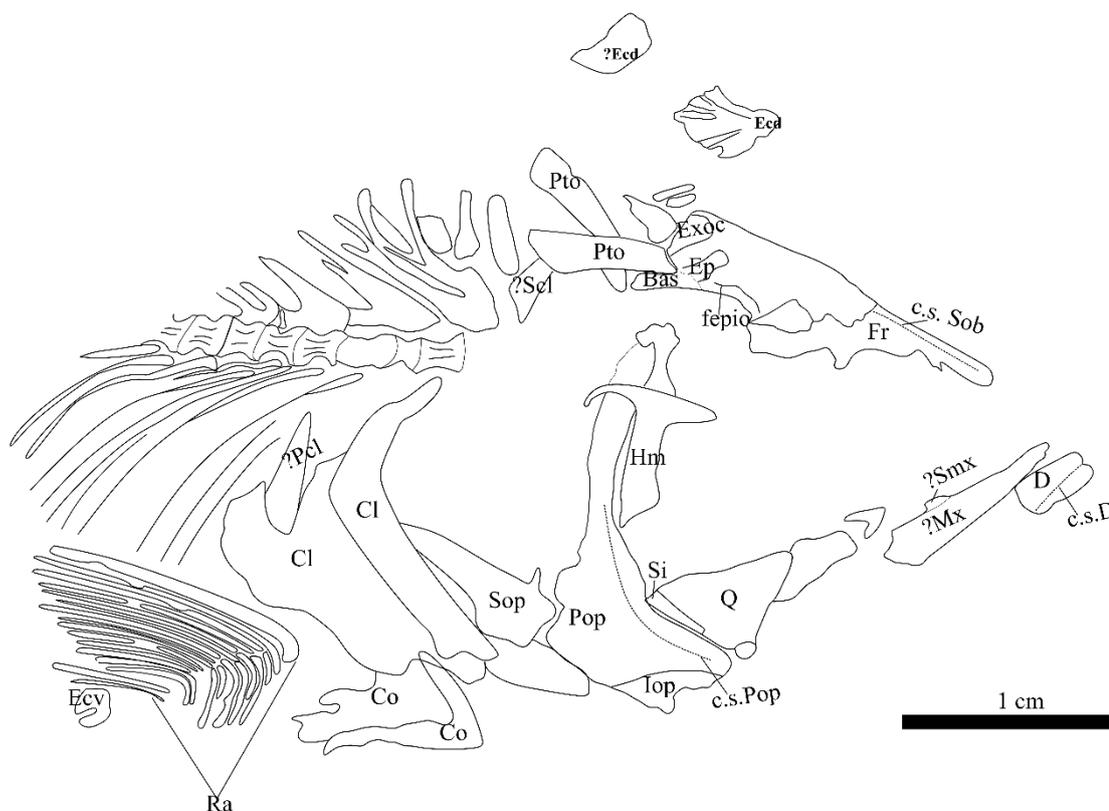
Cerca de cinco raios braquiostégios foram preservados em MCP 3447-PV. Eles são alongados, sendo os dois primeiros de formato mais tubular, enquanto que os demais apresentam largura maior. No entanto, devido ao modo de preservação, não foi possível observar o tamanho total dos raios braquiostégios.

#### Cintura escapular e nadadeiras peitorais

A cintura escapular, embora fragmentada, é representada por pós-temporais; cleitro (Cl, FIGURA 27); pós-cleitro (?Pcl, FIGURA 27); supracleitro (?Scl, FIGURA 27) e coracoide (Co, FIGURA 27).

Ambos os pós-temporais (direito e esquerdo) foram preservados, porém deslocados. Eles apresentam formato alongado, cuja porção mais posterior é mais larga e arredondada. Enquanto isso, a porção mais anterior do pós-temporal é mais estreita. Indícios do canal da linha lateral são observados na porção mais posterior.

Figura 27 - Desenho de *Cynoclupea nelsoni*, Holótipo MCP 3447-PV



Fonte: A autora, 2019.

O supracleitro é representado por uma pequena parte da porção anterior. Ela tem a extremidade anterior mais arredondada e lisa, localizada póstero-ventralmente ao pós-temporal direito. Ambos os cleitros foram preservados, sobrepostos entre si. Ambos possuem formato de crescente, no entanto, o esquerdo aparenta ser mais curvado que o direito. Além disso, a porção mais póstero-ventral do cleitro é mais alargada em relação à porção mais anterior. Nenhum dos cleitros apresenta ornamentação.

O pós-cleitro encontra-se fragmentado, localizado dorsalmente aos cleitros. Por ser fragmentado, apresenta formato irregular e tamanho diminuto.

Os coracoides, esquerdo e direito, foram preservados. São relativamente grandes e possuem ornamentação na porção terminal do osso. A ornamentação é em forma de estrias, melhor observadas no coracoide esquerdo. O coracoide direito, por sua vez, é mais fino e tem um formato de “L”, o qual encaixa no coracoide esquerdo, formando um tipo de seta.

A nadadeira peitoral direita foi preservada, a qual é formada por cerca de 17-18 raios. Os raios são ligeiramente curvados para cima, sendo o primeiro mais largo e robusto que os demais.

### Esqueleto axial

A coluna de *Cynoclupea* é representada por cerca de 11 vértebras preservadas e articuladas. O centro vertebral é mais largo que longo, além de apresentar ornamentação em forma de quatro estrias, expostas na região lateral do osso.

Cerca de nove arcos neurais foram preservados em MCP 3447-PV. Os arcos neurais são alongados e fortes, porém algumas encontram-se fragmentadas. Além disso, foram observados também epineurais, próximos aos arcos neurais. Ao contrário dos arcos neurais, os epineurais são mais finos e delicados. Ainda, os arcos neurais possuem uma estrutura quase reta, voltada em direção à nadadeira caudal.

As costelas pelurais são alongadas e robustas próximo à coluna vertebral. Após a metade do comprimento, as costelas tornam-se um tanto mais finas. Além disso, as costelas pleurais estão dispostas em forma quase de um “C”, na região abdominal, cujas porções mais distais estão voltadas em direção à cabeça.

Os supraneurais foram preservados, num total de sete elementos. Os três primeiros são mais largos e de formato irregular, enquanto que os demais são mais afilados e longos. Estão posicionados próximos aos arcos neurais, conferindo uma estrutura complexa.

### Escamas e escudos

Foram preservadas cerca de quatro escamas, reconhecidas por impressões e localizadas entre as primeiras costelas. Apesar de serem reconhecidas por impressões, observa-se que são escamas do tipo cicloide, de tamanho relativamente pequeno e delicado.

Foram preservados alguns escudos dorsais e ventrais. Os escudos dorsais estão deslocados, porém próximos à porção distal da cabeça. São quatro representativos sem ornamentação, de formato irregular, porém largos, localizados posteriormente ao exoccipital e anteriormente aos pós-temporais.

Os escudos ventrais foram preservados na região da nadadeira peitoral. Estão levemente deslocados e fragmentados, porém próximos do que seria a posição original. São cerca de cinco escudos ventrais, de formato irregular, menores que os escudos dorsais.

*Falconichthys* Maffizzoni, 2000, nom.nud.

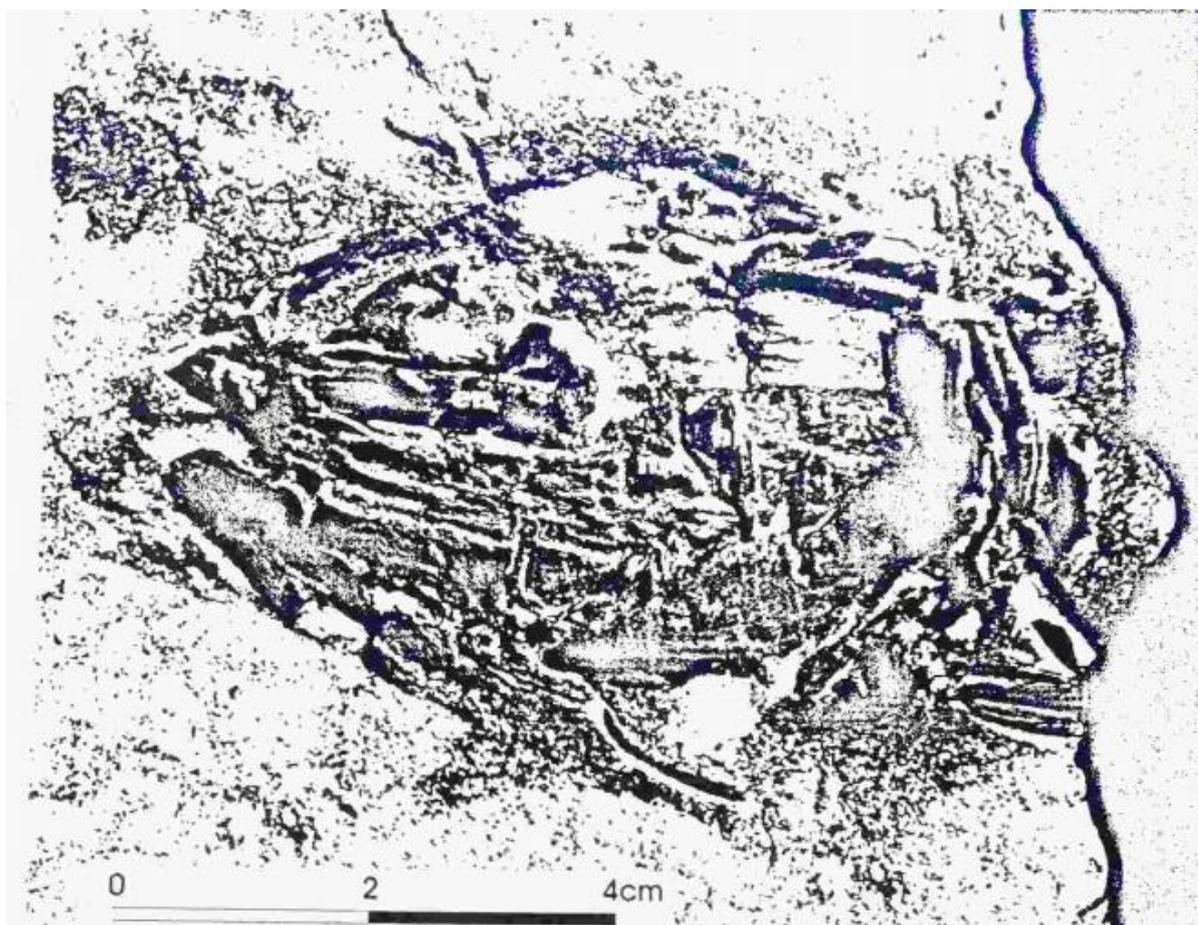
*Falconichthys santerezae* Maffizzoni, 2000, nom.nud.

**Holótipo:** MCP3434-PV, exemplar parcialmente completo representado pela cabeça e parte da cintura escapular (FIGURA 28).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 28 - *Falconichthys santerezae* nom. nud., holótipo MCP3434-PV.



Fonte: Modificada de Maffizzoni, 2000.

**Diagnose emendada:**

Cabeça em formato elíptico, mais alta que comprida (altura equivalente a 68% do comprimento; maxilas superior e inferior edentadas; dentário robusto, com processo coronóide curto; dentário com dentes cônicos diminutos, dispostos em fileira única, na porção mais anterior do osso; paraesfenoide edentado; presença de bula petrótica; ramo do canal supraorbital escondido no frontal.

## **Descrição anatômica**

**Forma geral do corpo** – Exemplar parcialmente preservado, representado apenas pela cabeça e parte da cintura escapular. A cabeça mede cerca de 72,60 mm de comprimento, com formato elíptico. Devido ao modo de preservação, não é possível observar ornamentação nos ossos cranianos. Os ossos cranianos encontram-se muito fragmentados, porém a maioria está em sua posição anatômica original. No entanto, pouco pode-se afirmar quanto ao teto craniano. O dentário está fragmentado na porção posterior, porém apresenta cerca de três poros do canal sensorial mandibular. A série opercular é reconhecida apenas pelo pré-opérculo e opérculo. A nadadeira peitoral foi parcialmente preservada, sendo representada por cerca de cinco raios fragmentados.

### Ossos cranianos

Pouco pode ser observado a partir do teto craniano, parcialmente preservado e representado por fragmentos do lado esquerdo. No entanto, pode-se distinguir o frontal, parietal e parte do pterótico.

O frontal é um osso alongado e ocupa a maior parte do teto craniano. Está fragmentado na porção mais anterior, sendo reconhecido apenas por uma lâmina fina, percorrendo a extensão do osso, até a porção mais posterior, a qual é mais larga e possui a linha de sutura, para articular com o parietal. Devido ao modo de preservação, não foi possível observar a presença/ausência de poros do canal supraorbital.

O parietal está localizado posteriormente ao frontal, melhor preservado em sua porção mais anterior. No entanto, provavelmente era um osso de formato retangular.

Um provável pterótico foi observado na porção latero-posterior do frontal e ventralmente localizado em relação ao parietal. Aparentemente, é um osso relativamente largo e retangular.

O paraesfenoide foi parcialmente preservado, porém encontra-se em sua posição anatômica original. É um osso relativamente alongado, cuja porção mais posterior é mais larga do que anterior. Um dos processos ascendentes foi preservado, é relativamente curto e largo.

### Anel circum-orbital

O anel circum-orbital é representado apenas por um supraorbital fragmentado e dois prováveis infraorbitais. O supraorbital encontra-se deslocado de sua posição anatômica

original, observado entre o frontal e a porção mais anterior da órbita. É um osso de formato irregular, relativamente largo e côncavo.

Os prováveis infraorbitais são dois ossos quadrados, localizados ventralmente ao pterótico. Estão dispostos em fila, indicando que, provavelmente, haveria mais ossos da série no exemplar, no entanto, não podem ser contabilizados.

### Série opercular

Embora muito fragmentada, foi possível observar o pér-opérculo e opérculo de *F. santerezae* nom. nud. O pré-opérculo relativamente largo, representado apenas pela porção mais ventral do osso. Aparentemente, era em formato de “L”, cujo braço horizontal era curto e mais robusto que o braço vertical. No braço vertical foi possível observar a passagem do canal sensorial opercular, o qual atravessa osso na porção mais central.

O opérculo, por sua vez, também encontra-se muito fragmentado. No entanto, era um osso que ocupava boa parte da região opercular, provavelmente mais arredondado na porção mais distal. Assim como nos demais ossos cranianos, não foi possível observar ornamentações no opérculo.

### Maxila superior

A maxila superior foi pobremente preservada, representada apenas pelo maxilar. Aparentemente, é um osso edentado, estreito e alongado, preservado deslocado de sua posição anatômica original.

### Maxila inferior

Assim como a maxila superior, a maxila inferior de *F. santerezae* nom. nud. foi pobremente preservada, sendo representada apenas pelo dentário, parcialmente preservado. É um osso relativamente grande, que aparentemente, era bastante robusto. Sua porção mais anterior é mais estreita que a posterior, a qual apresenta uma relativamente alongada projeção na porção mais inferior, para articular com o ângulo-articular. A porção mais dorso-posterior, embora fragmentada, apresenta uma estrutura, a qual pode representar um processo coronoide, relativamente curto. Não foi possível avaliar o exemplar quanto à presença/ausência de dentes na margem oral do dentário. No entanto, Maffizzoni (2000) afirmou sobre a presença de cerca de 11 dentes, de formato cônico, dispostos em fileira única, ao longo da margem oral do dentário. Ainda, há prováveis três poros, indicando a passagem do canal sensorial mandibular, na porção mais inferior do dentário.

### Suspensório mandibular e arco hioide

Os ossos palatinos são representados pelo ectopterigoide, endopretigoide, hiomandibular, metapterigoide e um provável palatino. Com relação aos ecto e endopterigoide, pouco pode ser observado, por conta do tipo de preservação. No entanto, pode-se afirmar que ambos são ossos relativamente estreitos e alongados, posicionados dorsalmente ao dentário.

O hiomandibular está muito fragmentado e está localizado posteriormente ao metapterigoide e paresfenoide. O metapterigoide, por sua vez, é um osso de formato irregular, localizado posteriormente ao ecto e endopterigoide.

Um provável palatino foi observado, dorsalmente localizado em relação ao dentário, e anteriormente localizado ao local onde deveria estar o maxilar. É um osso de formato irregular, o qual contém cerca de três dentes, de tamanho e formato similares ao observado no dentário. Os dentes estão dispostos em fileira única, observados na porção mais posterior do palatino.

### Cintura escapular e nadadeiras

A cintura escapular foi parcialmente preservada, representada por cleitro, supracleitro, pós-cleitro e um provável coracoide. O cleitro está fragmentado na porção mais ventral. É um osso estreito e alongado, com disposto de maneira mais curvada, lembrando, ligeiramente, a letra “C”. Não foram observadas ornamentações.

O supracleitro é um osso relativamente pequeno, deslocado de sua posição anatômica original, observado posteriormente ao cleitro. Tem formato triangular e, assim como o cleitro, não possui indícios de ornamentação.

Um provável pós-cleitro foi observado posteriormente ao cleitro e ventralmente ao supracleitro. Assim como o cleitro, provavelmente era um osso estreito e alongado, fragmentado na porção mais ventral e parcialmente coberto pela nadadeira peitoral.

Ainda, um provável coracoide foi observado em *F. santerezae* nom. nud. É um osso relativamente pequeno, porém robusto, observado ventralmente ao cleitro e pós-cleitro.

*Pseudoellimma* Figueiredo, 2009

*Pseudollimma gallae* Figueiredo, 2009

**Holótipo:** Pz.UERJ 497, exemplar parcialmente completo e bem preservado, faltando grande parte da nadadeira dorsal (FIGURA 29).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 29 - *Pseudollimma gallae*, holótipo Pz.UERJ 497.



Fonte: A autora, 2018.

### Diagnose emendada

Exemplares com cerca de 300 mm de comprimento padrão (CP); cabeça relativamente pequena, a qual ocupa cerca de três vezes e meia o comprimento padrão do corpo; teto craniano retilíneo, sem fontanelas na linha média; ornamentação do teto craniano presente apenas no frontal e parietal, em forma de estrias longitudinais; parietais separados medialmente pelo supraoccipital; maxilares edentados; dentário com processo coronoide relativamente curto; presença de ligamentos labial e lepidolepídico na porção antero-dorsal do dentário; ecto e endopterozoide edentados; fossas temporal e pré-occipital não muito profundas e obliteradas por outros ossos (\*); abertura acessória no canal temporal; canal supratemporal atravessa o

parietal e supratemporal em um sulco transverso e profundo; presença de *pit-line* transverso ao pterótico (\*); presença de escudos abdominais pré e pós-pélvicos; centro vertebral ornamentado com estrias longitudinais (\*); centro vertebral com pré-zigapófise alongada, enquanto que as pós-zigapófises são reduzidas; epineurais alongados e fusionados à base do arco neural das vértebras abdominais; presença de epipleurais; paripural fusionado ao primeiro centro vertebral e separado do primeiro centro ural; presença de espinhos neurais completos a alongados no primeiro centro pré-ural (\*); primeiro hipural articulado ao primeiro centro ural; epiurais alongados; primeiro e segundo centros urais reduzidos; cinco hipurais.

(\*) Autapomorfias.

### **Descrição anatômica**

**Forma geral do corpo** – *Pseudoellimma gallae* é um peixe de porte médio, com cerca de 300mm de comprimento padrão. O exemplar está parcialmente completo e articulado. A cabeça é pequena em relação ao corpo, cabendo cerca de três vezes no comprimento do corpo.

Os ossos cranianos apresentam ornamentações apenas em parte do frontal e parietal, em forma de estrias. Dentes não foram observados em nenhuma das maxilas (inferior e superior). Foram observados cerca de 13 escudos abdominais, os quais se estendem até a região da nadadeira anal. A coluna vertebral apresenta 34 vértebras preservadas. Elas são ornamentadas com estrias longitudinais e relativamente grossas.

Por outro lado, apenas dois escudos dorsais foram observados. A nadadeira dorsal está disposta em forma de leque, composta por 16 raios alongados e estreitos. Por sua vez, a nadadeira anal é composta por 11 raios, relativamente mais curtos, similar ao observado na nadadeira pélvica. A nadadeira caudal é bilobada, com ambas porções superior e inferior de mesmo tamanho.

### Ossos cranianos

O teto craniano é de formato triangular visto lateralmente. Nele, foram observados autoesfenótico, epioccipital, frontais, nasal, paraesfenoide, parietal, pterótico, supraoccipital e vômer. Nestes, ornamentação foi observada em parte dos frontais e parietais.

O mesetimoide é uma estrutura bem ossificada e em forma de arco. Apresenta um par de processos curtos e cuspidados, os quais se estendem posteriormente, encontrando com a

porção anterior do frontal. Há, ainda, uma faceta antero-lateral, para conectar com o c^ndilo craniano da maxila superior.

O nasal é curto e achatado. Está localizado lateralmente ao processo posterior do mesetimoide. Há vestígios da passagem do canal sensorial supraorbital no nasal, o qual passaria através de um tubo fino, na porção mediana do osso.

Apenas um frontal foi observado nos exemplares. É um osso alongado e estreito em sua porção mais anterior, e largo em sua porção mais posterior, a qual articula com o parietal. Ainda, a porção posterior do frontal é ornamentada com estrias paralelas e bem marcadas. O canal sensorial supraorbital atravessa o frontal por um sulco raso, o qual depois se torna um tubo.

O parietal é um osso de formato trapezoide. Assim como observado no frontal, o parietal também apresenta ornamentação em forma de cristas paralelas. As cristas do parietal são contínuas às cristas do frontal, dispostas longitudinalmente. O canal sensorial supratemporal atravessa o parietal por um sulco bem marcado, o qual associa-se com uma crista sem poros, em forma de crescente. Tal estrutura foi observada na porção póstero-dorsal do parietal. Além disso, o parietal se articula anteriormente com o frontal e lateralmente com o pterótico. Na junção do parietal com o pterótico, há a formação das fossas temporal e pré-occipital.

Ambas as fossas temporal e pré-occipital são pequenas e rasas. A fossa temporal encontra-se próximo ao parietal, cuja comunicação se dá através de forâmens pequenos, por onde provavelmente passavam nervos faciais.

O autoesfenótico foi melhor preservado em Pz.UERJ 497. Possui formato semelhante a uma pirâmide em vista lateral. Ainda, o autoesfenótico se articula antero-dorsalmente com o frontal, póstero-dorsalmente com o pterótico e ventralmente com o proótico.

O pterótico é um osso grande por quase toda sua extensão. No entanto, é mais fino na porção posterior, se assemelhando a um espinho. A bula pterótica é desenvolvida e voltada para baixo. Ela ocupa uma porção pertencente ao pro-ótico, posteriormente ao autoesfenótico.

O supraoccipital encontra-se fragmentado e deslocado em todos os exemplares. Apresenta um componente dérmico, marcado por estrias. Além disso, o supraoccipital apresenta uma excrescência na porção anterior, a qual o separa dos parietais.

O epioccipital ocupa a porção póstero-dorsal da caixa craniana. Apresenta aspecto esponjoso na porção principal, enquanto que as extremidades laterais são lameladas.

O vômer foi parcialmente preservado, observado apenas em Pz.UERJ 497. Ele aparentemente é edentado e apresenta um processo posterior afiado e estreito, em direção ao paraesfenoide. O paraesfenoide é um osso alongado e achatado, que passa ventralmente à órbita.

O processo ascendente é pouco desenvolvido e há uma quilha na porção mediana. Não foram observados dentes.

#### Série circumorbital

A série circumorbital de *Pseudollimma gallae* foi pobremente preservada. A estrutura é representada apenas pelos infraorbitais, observados em Pz.UERJ 498.

Todos os infraorbitais apresentam ornamentação. Tal ornamentação é bem marcada, composta por estrias fnas e paralelas.

#### Série opercular

A série opercular foi parcialmente preservada e é composta por pré-opérculo, opérculo, interopérculo e subopérculo.

O pré-opérculo é estreito e em forma de “L”. Ainda, a porção ventral do osso é relativamente bem convexa. O canal sensorial pré-opercular passa por dentro do osso, através de um tubo, pouco distante da porção anterior do pré-opérculo. Além do tubo principal, foram observados túbulos secundários, presentes na porção mais ventral, principalmente na região de encontro entre os braços dorsal e ventral.

O opérculo é alongado e estreito, cuja largura equivale à metade do comprimento. Na margem anterodorsal, o opérculo apresenta uma faceta articular, a qual se articula com o hiomandibular. Ainda, foi observado um tipo de ornamentação, em forma de estrias finas, próximas à faceta articular e na margem anterodorsal.

O interopérculo foi preservado, porém encontra-se coberto pelo pré-opérculo. Dessa forma, não foi possível observar muitas informações sobre a estrutura, a não ser que, aparentemente, era um osso triangular, alongado e estreito.

O sub-opérculo é um osso largo, ornamentado na porção mais anterior, com uma estria vertical, conforme observado anteriormente no opérculo. O sub-opérculo possui, ainda, um processo ascendente, na margem antero dorsal. Este processo ascendente é alongado e muito estreito, lembrando um espinho.

#### Maxila superior

A maxila superior de *P. gallae* é representada apenas pelo maxilar e supramaxilar.

O maxilar é edentado e melhor observado em Pz.UERJ 499 (FIGURA 30). É um osso alongado e estreito, levemente arqueado. Ainda, seu comprimento corresponde a cerca de 2/3 do comprimento total da maxila superior.

O supramaxilar encontra-se fragmentado, mas aparentemente era um osso de grandes proporções. Foi melhor observado em Pz.UERJ 499, juntamente com o maxilar e não apresenta ornamentações, nem sulcos.

#### Maxilar inferior

A maxila inferior é composta pelos dentário e retro-articular.

O dentário é de formato irregular, relativamente largo e curto. Apresenta uma sínfise moderada, inclinada para frente. Não foram observados dentes na borda oral, porém foi observado um entalhe posteriormente à borda oral, anterior ao processo coronoide. Ainda, foi observada uma depressão lateral e rasa, a qual provavelmente estaria relacionada com o ligamento labial. O canal sensorial mandibular é representado por cerca de cinco poros preservados, próximos à porção ventral do dentário. Aparentemente, o canal sensorial mandibular atravessava todo o comprimento do dentário, com poros dispostos em fileira única os quais se conectam com o canal sensorial pré-opercular.

O retro-articular é representado por um osso triangular, junto à porção posterior do ângulo-articular.

#### Surpensório mandibular e arco hioide

O suspensório mandibular é representado pelos endopterigoide, ectopterigoide, hiomandibular, metapterigoide, quadrado).

O hiomandibular é um osso em forma de machado, cuja porção mais dorsal é expandida e estreita verticalmente. Sua porção mais ventral encontra-se parcialmente coberta pelo pré-opérculo. A cabeça articular é única e relativamente grande, oblíqua ao autoesfenótico e pteórtico.

O processo opercular foi observado na porção superior do hiomandibular, marcado pelo sulco do nervo opercular, relativamente profundo. Tal processo opercular é alargado, com forma semelhante a de um martelo, com uma porção articular convexa mais porosa. O processo membranoso, por sua vez, é em forma de leque e se articula com o metapterigoide.

O nervo facial do hiomandibular passa através de um forâmen grande, na porção mais mediana do hiomandibular. Sua trajetória alcança um sulco vertical profundo, na porção posterior do processo ventral do hiomandibular. O processo ventral do hiomandibular possui uma crista vertical e alongada, na margem lateral, a qual permite a junção com a porção mais anterior do pré-opérculo com a porção ventral do hiomandibular.

O metapterigoide é um osso alongado e semelhante a um trapézio. Apresenta um processo mediano, o qual cobre parte do pro-ótico e paraesfenoide. Há uma estrutura porosa na

superfície do metapterigoide, provavelmente indicando ossificação fina e revestimento por cartilagem.

O endopterigoide é laminar, fusiforme e edentado. Por sua vez, o ectopterigoide é curto e curvo, lembrando um bumerangue. Assim como no endopterigoide, não há vestígios de dentes no ectopterigoide.

O quadrado é triangular e relativamente robusto. A porção dorsal é reta e apresenta sulcos radiados e estruturas que lembram poros. O processo pôstero-ventral apresenta um esporão alongado e estreito.

Foram observados alguns fragmentos de cartilagem posterior e raios braquiostégios. No entanto, devido ao modo de preservação, não foi possível observação de muitos detalhes a respeito das estruturas.

Figura 30 - *Pseudollimma gallae*, parátipo Pz.UERJ 499.



Fonte: A autora, 2018.

### Cintura escapular e nadadeiras peitorais

Apenas em Pz.UERJ 497 foram melhor observadas estruturas da cintura escapular e nadadeira peitoral. O pós-temporal é um osso de formato irregular. O processo antero-dorsal é alongado enquanto que o processo ventral tem formato de agulha. Ambos os processos se encontram em uma borda posteroventral arredondada e lisa, formando uma espécie de excrescência membranosa (*sensu* FIGUEIREDO, 2009).

O supracleitro é alongado e estreito, articulado dorsalmente com o pós-temporal. O cleitro é em forma de L, cujo braço dorsal é mais longo que o ventral. Há uma região membranosa desenvolvida, na porção mais posterior do cleitro. Em adição, há duas lâminas, uma projetada para a frente e a outra voltada para o coracoide.

O coracoide é em forma de bota. A porção côncava preenche boa parte da porção ventral da cintura escapular. O coracoide se expande para frente, a fim de se conectar com a lâmina anteromedial do cleitro. Na porção posterior, há um processo alongado e estriado, semelhante a um espinho.

Cerca de quatro escudos abdominais pequenos foram observados, próximos ao coracoide. Eles foram melhor observados em Pz.UERJ 497. A escápula encontra-se parcialmente coberta pela nadadeira peitoral.

Dois pós-cleitros foram observados. O pós-cleitro mais dorsal é mais espatulado, enquanto que o mais ventral é alongado e estreito.

A nadadeira peitoral é composta por cerca de 12 raios. Os raios são estreitos e alongados, dispostos longitudinalmente.

### Cintura pélvica e nadadeiras

A cintura pélvica encontra-se totalmente coberta pelos escudos abdominais. Por sua vez, a nadadeira pélvica é composta por cerca de sete raios alongados e estreitos.

### Nadadeiras medianas e coluna vertebral

A nadadeira dorsal é alta e composta por 16 raios. Os raios estão sustentados por 16 pterigióforos mais estreitos que os raios da nadadeira dorsal; cada um correspondente a cerca de metade do comprimento dos espinhos neurais abdominais. Cerca de 11 pterigióforos estreitos sustentam a nadadeira anal, a qual é composta por dois raios não ramificados, associados com 13 raios ramificados.

O número total de vértebras é desconhecido, devido aos ossos da cintura escapular. No entanto, foram observadas cerca de 34 vértebras, 15 delas representantes da região caudal. Cada vértebra possui um centro aproximadamente cilíndrico. As vértebras são ornamentadas com estrias paralelas, separadas por sulcos profundos.

Os arcos neurais são fusionados a cada centro vertebral correspondente, ao longo de toda a extensão da coluna. Os espinhos neurais são bipartidos na região abdominal e fusionados, conforme se aproximam da região caudal. Os centros vertebrais mudam de tamanho, de acordo com a posição da coluna; são mais largos que longos na região abdominal, enquanto que na região caudal são tão compridos quanto largos.

As pré-zigapófises tem formato de asa, as quais são bem desenvolvidas em relação às pós-zigapófises. Cada costela pleural é articulada com a superfície pósterodorsal da parapófise. Ela cresce gradualmente, ao longo da região caudal. As costelas pleurais são alongadas, arqueadas e arredondadas, as quais alcançam a margem anterior do ápice do processo lateral do escudo ventral. As parapófises são co-ossificadas, na porção anteroventral do centro vertebral.

Ainda, foram observados ossos epineurais intermusculares. Eles são relativamente finos, alongados e arqueados. Os epineurais estão fusionados à base dos arcos neurais da região abdominal. Os supraneurais são representados por nove elementos, estreitos e alongados. O primeiro supraneural é menor que os demais elementos e encontra-se inclinado para frente, enquanto que os demais são mais estreitos e mais alongados.

A região epineural é coberta por elementos, que foram aqui dinteificados como empimerais intermusculares. A região é, ainda, coberta por cerca de cinco vértebras abdominais e três vértebras caudais. Os ossos intermusculares epipelurais, por sua vez, são relativamente curtos e foram observados próximo às parapófises das últimas vértebras abdominais e aos espinhos neurais das três vértebras caudais mais anteriores.

#### Nadadeira caudal

A nadadeira caudal de *Pseudoellimma gallae* é do tipo homocerca, cujas porções superior e inferior são do mesmo tamanho. Há, ainda, quatro vértebras pré-urais e dois centros urais, associados ao suporte da nadadeira caudal.

Cada centro pré-ural tem a forma semelhante a um vidro de relógio. Em adição, ambos os centros neural e hemal são co-ossificados para o centro.

Os espinhos neurais das vértebras pré-urais são mais estreitos e mais alongados do que os espinhos hemais das vértebras mais posteriores. As vértebras apresentam o mesmo tamanho

observado nas demais ao longo da coluna vertebral, a não ser pelos primeiro e segundo centros urais, os quais são menores que os demais.

Os centros urais das vértebras caudais são lisos, sendo o primeiro mais alongado e de formato cilíndrico, enquanto que o segundo apresenta o formato mais cônico. O primeiro centro pré-ural apresenta um espinho neural. O espinho é relativamente alongado e estreito, disposto paralelamente ao espinho neural do segundo centro pré-ural.

Ainda, o primeiro centro ural é fusionado ao segundo hipural. Já o primeiro hipural é mais alongado e de formato triangular, o qual se articula com o primeiro centro ural. Além disso, o terceiro hipural é o maior de todos os hipurais observados, o qual apresenta um sulco longitudinal, observado ao longo do seu comprimento. O terceiro e quarto hipurais são de tamanho e formato semelhantes, enquanto que o quinto é o menor da série.

Foram observados, ainda, cerca de três uroneurais. O primeiro é mais comprido e curvado, alcançando a porção dorsal do segundo centro pré-ural.

Já o segundo uroneural é originado a partir do segundo centro ural e passa por baixo do primeiro uroneural. Por sua vez, o terceiro uroneural é o menor de todos os uroneurais, localizado sobre a porção mais distal do segundo uroneural.

### Escamas e escudos

Apenas em Pz.UERJ 497 os escudos pré-dorsais foram preservados. Os escudos estão dispostos em sua posição anatômica original, próximos à origem da nadadeira dorsal.

Os escudos são relativamente pequenos, de formato triangular e, aparentemente, sem ornamentação. Eles apresentam uma quilha, relativamente bem desenvolvida, na porção mediana, com um processo posterior afilado.

Por sua vez, os escudos abdominais apresentam uma quilha relativamente robusta, a qual é seguida por um espinho posterior pontiagudo. Cerca de 14 escudos pélvicos estão dispostos em fileira única, a partir da base da cintura escapular. As escamas, por sua vez, são do tipo cicloide e pequenas, aparentemente bem finas.

### 3.5.3. Ellimmichthyiformes

A ordem Ellimmichthyiformes foi proposta por Grande (1982) e é composta por uma linhagem extinta de peixes (cerca de 13 gêneros e 35 espécies válidas), duplamente protegidos por escudos, ventrais e dorsais (BOUKHALFA, 2019; POLCK *et al.*, 2020). Esses peixes possuem uma ampla distribuição, tanto geográfica, quanto temporal, registrados em

paleoambientes marinhos, estuarinos e dulciaquícolas (BOUKHALFA, 2019; POLCK *et al.*, 2020).

No entanto, desde que foi proposta, a ordem é alvo de inúmeros debates por parte dos pesquisadores (*e. g.* CHANG e MAISEY, 2003; FIGUEIREDO e RIBEIRO, 2016, 2017; MARRAMÀ e CARNIVALE, 2017), para melhor compreender o grupo. No entanto, devido à imensa variedade de estratégias na escolha dos táxons do grupo interno, além da qualidade variável de preservação dos fósseis, as propostas filogenéticas para o grupo ainda são divergentes no que confere ao monofiletismo de Ellimmichthyiformes (BOUKHALFA, 2019). Segundo Grande (1982), Ellimmichthyiformes seriam caracterizados pela presença de escudos dorsais com expansão laminar, nadadeiras pélvicas localizadas antes da origem da nadadeira dorsal, escudos ventrais posicionados ao longo linha mediana ventral, dois supramaxilares, paraipural fusionado à coluna vertebral e escamas da linha lateral distintas das demais. No entanto, o próprio autor afirma que tais características não são únicas da ordem, já que são observadas em outros táxons.

Segundo Polck e colaboradores (2020), em comparação com Clupeiformes, Ellimmichthyiformes são considerados mais primitivos, devido à ausência de algumas estruturas, como o *recessus lateralis*, por exemplo, o que poderia ajudar a diferenciar os membros de cada ordem. Na Unidade São Miguel dos Campos, a ordem é representada por *Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud. e Ellimmichthyiformes gen. et. sp. nov.

#### Ellimmichthyiformes Grande, 1982

*Gibsonichthys* Mafizzoni, 2000, nom.nud.

*Gibsonichthys miguelcampensis* Mafizzoni, 2000, nom.nud.

**Holótipo:** MCP3415-PV (A), exemplar parcialmente preservado, faltando alguns ossos da porção mais anterior do crânio e nadadeira caudal (FIGURA 31). Demais exemplares: MCP3415-PV (B, C e D), ossos isolados.

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 31 - *Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud., holótipo MCP3415-PV.



Fonte: Stella Montelli, 2020.

**Diagnose *sensu* Figueiredo e colaboradores (em preparação):**

Peixe de porte médio definido pela seguinte combinação de caracteres: sardinha de corpo fusiforme e duplamente protegida por escudos dorsais e ventrais; comprimento padrão de cerca de 150 mm; teto craniano ornamentado por estrias delicadas; parietais se encontram medialmente e mostram um supratemporal arqueado do tipo *bone-enclosed*; fossa obliterada anterior ao parietal; canal sensorial supraorbital percorre intramuralmente o frontal e sai por uma abertura relativamente grande acima da fossa obliterada, correspondendo a um ramo para o parietal; hiomandibular com cabeça articular grande e contínua; supraoccipital com crista baixa; 38 vértebras abdominais e 11 vértebras caudais (excluindo os urais); vértebras delicadas e em formato de vidro de relógio; costelas pleurais longas e estreitas na extremidade da parapófise; epineurais livres e alongados e epipleurais; não se estendem à região caudal; nadadeira dorsal remota e curta; nadadeira anal localizada posteriormente e curta; escudos pré-dorsais fracamente desenvolvidos, sendo os posteriores maiores e subretangulares; escudos ventrais de formato triangular com extremidade dorsal aguda e língua ventral e espinhos pouco desenvolvidos.

## Descrição anatômica

**Forma geral do corpo** – Peixe parcialmente completo, com cerca de 150 mm de comprimento padrão, faltando alguns ossos da porção anterior do crânio e nadadeira caudal. Corpo em formato fusiforme, duplamente protegido, por escudos dorsais e ventrais. Na cabeça, foram observados ossos representativos do maxilar inferior, séries orbital e opercular, região do palato e cintura escapular. Os ossos do teto craniano foram parcialmente preservados, com ornamentações em forma de sulcos delicados. Os parietais se encontram medialmente, mostrando um supratemporal do tipo *bone-enclosed*. Há uma fossa obliterada anterior aos parietais. O canal sensorial supraorbital percorre o frontal e sai por uma abertura relativamente grande, acima da fossa obliterada, a qual corresponde a um ramo do parietal. Foram observadas cerca de 38 vértebras abdominais e 11 caudais. As vértebras são delicadas e ornamentadas com estrias horizontais relativamente grossas. As costelas pleurais são longas e estreitas na ponta da parapófise. Os epineurais e epipleurais são alongados e livres, porém não se estendem à região caudal. As nadadeiras são relativamente curtas, com cerca de sete-oito raios preservados em cada. A nadadeira dorsal se origina na metade posterior da coluna vertebral. A nadadeira pélvica se origina entre as 24-25 vértebras. A nadadeira anal é relativamente curta. A nadadeira caudal não foi preservada. Os escudos pré-dorsais não são muito desenvolvidos. Os escudos pós-dorsais, por sua vez, são maiores e de formato subretangular. Os escudos ventrais são de formato triangular, com extremidade mais afilada, língua ventral e espinho pouco desenvolvidos.

### Ossos cranianos

O crânio de *Gibsonichthys miguelcampensis*, nom.nud. foi pobremente preservado, cujos ossos encontram-se fragmentados, ou observados a partir de impressões na rocha (FIGURA 32).

A cabeça é de formato triangular, a qual, aparentemente, ocupa cerca de três vezes o comprimento padrão do corpo do peixe. Os ossos do teto craniano apresentam ornamentação em forma de estrias delicadas.

O vômer é reconhecido apenas por sua impressão na rocha. Aparentemente, é um osso de formato alongado, o qual se articula com o paraesfenoide através de uma sutura oblíqua.

O paraesfenoide (Psf, FIGURA 32) é um osso retilíneo, edentado, de formato alongado e estreito, fragmentado na porção mais posterior. No entanto, é possível observar, mesmo na

porção mais posterior do paraesfenoide, um processo ascendente relativamente alongado, o qual está localizado próximo à extremidade posteroventral da órbita. Um provável processo basipterigoide foi observado no holótipo, interpretado a partir de vestígios de uma estrutura na porção posteroventral da órbita.

O parietal (Pa, FIGURA 32) foi preservado em todos os exemplares. É um osso grande e de formato retangular. Há, ainda, na porção mais posterodorsal do parietal, um tubo relativamente arqueado, através do qual passa o canal supratemporal comissural. O parietal articula anteriormente com o frontal, posteriormente com o epioccipital e posteroventralmente com o pterótico.

O supraoccipital (Soc, FIGURA 32) é um osso de formato irregular, localizado posteriormente ao parietal e lateralmente ao epioccipital. Não há evidências de passagem do canal sensorial supratemporal pelo supraoccipital, porém a crista occipital é baixa e segue o delineamento do teto craniano.

O epioccipital (Ep, FIGURA 32) é um osso de formato cônico, o qual forma a borda posterodorsal da caixa craniana. Ele forma a parte dorsomedial da fossa pós-temporal e encontra-se lateralmente ao pterótico. Sua porção anterior é alongada, com uma faceta achatada e curta no membro superior, através do qual se conecta com o pós-temporal. Não foram observadas fenestras na porção do epioccipital que se conecta com o parietal, nem com o pterótico. Além disso, a fossa pré-occipital é ausente ou não foi preservada.

O basioccipital é representado apenas pela porção da junção com a primeira vértebra, a qual foi preservada apenas no holótipo. Sua extremidade posterior tem formato semelhante a um vidro de relógio. A porção ventral é quase retilínea, seguindo o delineamento do paraesfenoide.

### Série orbital

A série orbital foi preservada apenas em MCP-3415-PV (A), representada por alguns ossos da série infraorbital (Io, FIGURA 32). Foram observados os segundo e terceiro infraorbitais, além do lacrimal.

O lacrimal é um osso em formato de trapézio e relativamente grande. Já os segundo e terceiro infraorbitais são de formato tubular, reduzidos ao componente neurodérmico. O canal sensorial infraorbital corre incluso em um tubo, próximo à própria margem dos ossos.

### Série opercular

Assim como a série orbital, a série opercular foi provavelmente preservada e observada apenas em MCP-3415-PV (A), por impressões na rocha. O pré-opérculo (FIGURA XX, Pop) é relativamente alongado e estreito, com o membro superior mais comprido que o membro inferior. Em adição, não foram observados poros do canal sensorial pré-opercular.

### Maxila superior

A maxila superior é representada pelo maxilar (Mx, FIGURA 32) e supramaxilar (Smx, FIGURA 32). O maxilar é um osso alongado e estreito. Sua porção anterior não foi preservada. Por sua vez, a porção posterior é alongada, porém não alcança o quadrado.

O supramaxilar é representado por dois fragmentos ósseos, localizados posteriormente ao maxilar. No entanto, devido ao modo de preservação, não é possível observar mais informações a respeito.

### Maxilar inferior

Assim como a maxila superior, a inferior não foi totalmente preservada, sendo observada apenas no holótipo. Foram identificados apenas o dentário (D, FIGURA 32) e o ângulo-articular (?Ang-Art, FIGURA 32).

O dentário foi parcialmente preservado e encontra-se deslocado da sua posição anatômica original. É um osso largo, relativamente grande e aparentemente edentado. O processo coronoide aparentemente é baixo e o canal sensorial mandibular foi observado a partir de uma dilatação relativamente fina, a qual segue ao longo do dentário, na porção mais superior do osso.

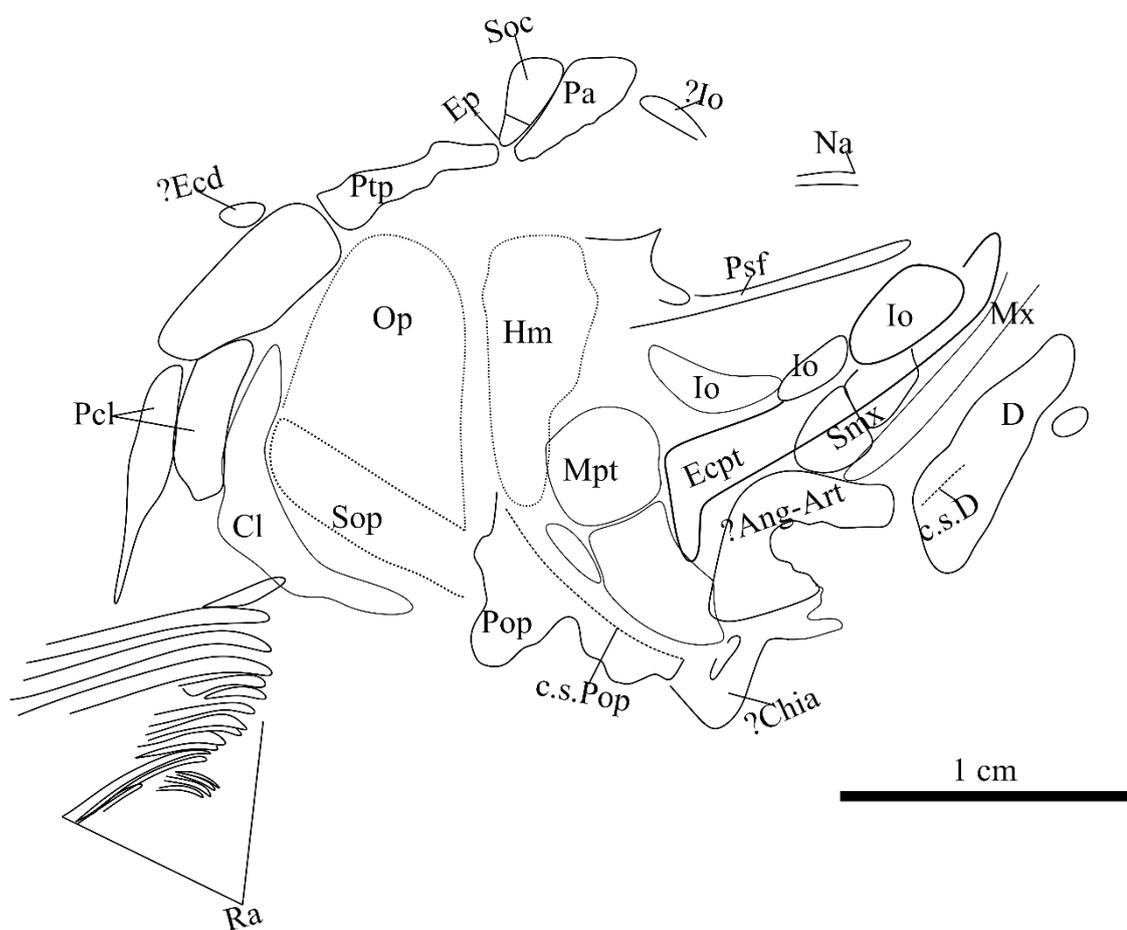
O ângulo-articular foi pobremente preservado, sendo identificado apenas por sua porção mais posterior. Porém, observa-se que seria tão robusto quanto o dentário. Foi também observado um processo coronoide relativamente baixo e uma fossa meckeliana rasa. Em adição, uma crista oblíqua na borda posterodorsal do ângulo-articular.

### Suspensório mandibular e arco hioide

O suspensório mandibular e arco hioide foram parcialmente preservados. Dos elementos representativos, foram identificados o cerato-hial anterior (Chia, FIGURA 32), ectopterigoide (Ecpt, FIGURA 32), hiomandibular (Hm, FIGURA 32), metapterigoide (Mpt, FIGURAS 31 e 32) e simplético.

O cerato-hial anterior esquerdo foi preservado apenas no holótipo, reconhecido por um elemento ósseo fragmentado, localizado ventralmente à porção posterior do pré-opérculo. É um osso de formato retangular e apresenta na porção mais dorsal uma depressão, interpretada como o forâmen bericiforme. Além disso, foram observados cerca de três raios braquiostégios, relativamente curtos e estreitos.

Figura 32 - Desenho de *Gibsonichthys miguelcampensis*, nom. nud. Holótipo MCP-3415-PV (A).



Nota: Exemplar em vista lateral direita.

Fonte: A autora, 2020.

O ectopterigoide é um osso alongado e estreito, fragmentado em vários pedaços na porção mais anterior. Ainda, na porção mais distal do ectopterigoide, o osso se curva para baixo, conferindo um formato semelhante à letra “L”. Não foram observados dentes no ectopterigoide.

O hiomandibular é um osso alongado e relativamente grande, localizado anteriormente ao pré-opérculo. Apresenta formato semelhante a um leque e apresenta uma cabeça articular

expandida e bem ossificada. No entanto, a porção que articula com o autoesfenótico é ainda mais ossificada e arredondada. O processo opercular é curto e, devido ao modo de preservação, não foi possível observar o processo ventral do hiomandibular.

O metapterigoide é um osso de formato quadrangular e relativamente grande. Em adição, foi observado um processo rudimentar no metapterigoide, posicionado quase horizontalmente, interpretado como um provável *metapterigoideus lateralis*.

O quadrado foi pobremente preservado, observado apenas no holótipo. No entanto, foi possível observar que o quadrado possui formato triangular e é relativamente grande.

O simplético é relativamente pequeno, localizado anteriormente ao pré-opérculo e posteriormente ao metapterigoide e quadrado. No entanto, apesar de ter sido identificado, pouco se pode apontar sobre o elemento.

#### Cintura escapular e nadadeiras peitorais

A cintura escapular de *Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud. foi preservada apenas no holótipo. Ela é composta por pós-temporal (Ptp, FIGURA 32), supracleitro (Scl, FIGURA 32), cleitro (Cl, FIGURA 32) e pós-cleitro (Pcl, FIGURA 32).

O pós-temporal é um osso de formato alongado e relativamente estreito. Está localizado posteriormente ao epioccipital e anteriormente ao supracleitro.

O supracleitro encontra-se ventralmente ao pós-temporal. É um osso de formato irregular e relativamente grande. Não foi observada faceta de articulação com o pós-temporal.

O cleitro é um osso relativamente grande, alongado e em formato de “L”. Está localizado anteriormente aos pós-cleitros e posteriormente ao opérculo.

Foram observados dois pós-cleitros. O elemento mais anterior é alongado e estreito, porém é parcialmente coberto na porção ventral, pelos raios da nadadeira peitoral. Por sua vez, o pós-cleitro mais distal é também alongado e estreito, porém apresenta um processo ventral afilado.

Ambas as nadadeiras peitorais foram preservadas. Cada nadadeira apresenta 12 raios, relativamente curtos e estreitos.

#### Coluna vertebral e nadadeiras medianas

A coluna vertebral é representada por cerca de 38 vértebras abdominais e 11 centros caudais (excluindo os urais). As vértebras são em formato semelhante a vidro de relógio e, em algumas vértebras, foi possível observar ornamentação em forma de estrias, dispostas em

direção horizontal. As estrias são relativamente grossas e se estendem ao longo do comprimento das vértebras.

Na porção ventral do corpo de MCP-3415-PV (A), foram observadas cerca de 23 costelas pleurais. Elas são finas e alongadas, posicionadas de forma côncava, sem quilha. As costelas articulam com a extremidade da parapófise e alcançam a margem ventral do corpo.

Cerca de 11 supraneurais foram observados. Eles são alongados e tem formato quase sigmoide. Estão mais presentes posteriormente à cintura escapular, provavelmente associada à base dos escudos pré-dorsais.

Os epineurais são estreitos e alongados, porém de comprimento variado, conforme observado da primeira vértebra até a 34ª vértebra, localizada ao nível da nadadeira dorsal. Os epineurais são elementos únicos e estão dispostos de forma paralela na coluna vertebral, porém não alcançam a região caudal.

#### Nadadeira ímpares

Das nadadeiras ímpares, apenas a dorsal foi preservada. Ela está localizada após a porção mediana do corpo do peixe, em direção à nadadeira pélvica. É composta por cerca de 14 raios estreitos, sendo os quatro primeiros mais curtos e os demais mais alongados.

No entanto, não foi possível observar segmentos, nem ramificação distal. Além disso, foram observados cerca de seis pterigióforos, relativamente alongados. O primeiro é associado a quatro raios e um principal completa o raio da nadadeira.

#### Escudos

Foram preservados tanto escudos pré-dorsais quanto ventrais. Cerca de três escudos pré-dorsais foram observados. Eles são relativamente pequenos e delicados, de formato retangular.

Com relação aos escudos ventrais, estes são num total de seis elementos relativamente grandes. Apresentam formato quadrangular e não possuem ornamentação.

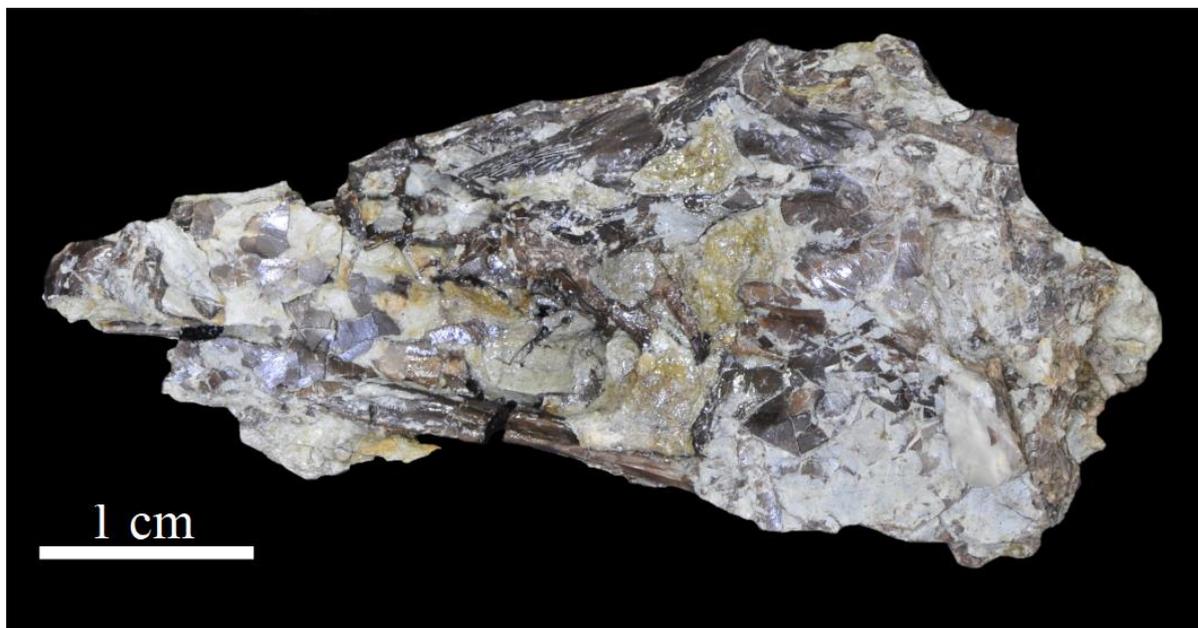
*Ellimmichthyiformes* gen. et sp. nov.

**Holótipo:** Pz.UERJ 580, exemplar parcialmente preservado, representado por uma parte do crânio, visível em 3-D (FIGURA 33).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 33 - Ellimmichthyiformes gen. et sp. nov, Holótipo Pz.UERJ 580



Fonte: A autora, 2020.

#### **Diagnose (FIGUEIREDO *et al.*, submetido)**

Ellimmichthyiformes com estrias relativamente finas e dispostas paralelamente no frontal e parietal; parietais se encontram medialmente e apresentam canal sensorial supraorbital do tipo *bone-enclosed*; fossa bliterada anterior ao parietal; canal sensorial supraorbital percorre o frontão intramuralmente, o qual sai por uma abertura acima da fossa do parietal; canasl sensorial ótico passando pelo pretórico em um caminho tubular estreito; ausência de fossa pré-epioccipital; supraoccipital com crista baixa; hiomandibular com cabeça relativamente grande e com articulação contínua.

#### **Descrição anatômica**

**Forma geral do corpo** - Ellimmichthyiformes gen. et sp. nov é representado por um único exemplar, reconhecido apenas por partes dos ossos cranianos e de suspensório mandibular. É um exemplar relativamente pequeno, que alcança cerca de 50 mm, cujos ossos apresentam ornamentação em forma de estrias delicadas na porção posterior.

### Ossos cranianos

Pz.UERJ 580 é representado por fragmentos do teto craniano. O frontal é representado tanto pelo elemento direito quanto esquerdo, preservados apenas na porção mais posterior. São ossos de formato relativamente largo, separados por uma sutura retilínea.

Na porção mais posterior, os frontais apresentam ornamentação em formato de estrias finas, paralelas e delicadas, as quais continuam até o parietal. O canal sensorial supraorbital percorre o frontal por dentro e sai através de uma abertura, localizada próxima à posição do autoesfénotico.

O parietal é um osso de formato quadrangular, também ornamentado e localizado posteriormente ao frontal. O parietal é, ainda, ligeiramente arqueado na porção mais posterior, a fim de guardar a passagem do tubo representante do canal sensorial supratemporal.

Não foram observados vestígios da fenestra temporal, a qual, aparentemente, é ausente em Pz.UERJ 580. No entanto, há um sulco no parietal, provavelmente indicando uma *pit line*, na porção mais anterior, a qual também alcança a abertura do canal sensorial supraorbital no frontal.

O autoesfenótico é um osso triangular, látero-ventralmente ao frontal e está parcialmente coberto pela cabeça do hiomandibular. Por sua vez, o petrótico tem forma trapezoidal e articula-se póstero-ventralmente com o frontal e dorsalmente ao parietal. O canal sensorial ótico é marcado por poros ao longo da porção mais dorsal do petrótico.

O supraoccipital está localizado por trás do parietal e se articula lateralmente ao epioccipital. A crista occipital é relativamente baixa e segue a delimitação do teto craniano.

O epioccipital tem formato de cone, com uma porção anterior mais alongada e uma faceta mais achatada e curta, em direção pós-temporal. A fossa pré-occipital, por sua vez, aparentemente, é ausente em Pz.UERJ 580. O basioccipital é representado por apenas uma pequena porção, articulada com uma possível primeira vértebra.

O etimoide lateral é representado por um escudo fino, associado a um fragmento, interpretado como esclerótico anterior. O vômer é, aparentemente, edentado e alongado. Articula-se com o paraesfenoide através de sutura oblíqua, na mesma altura que o etimoide lateral. O paraesfenoide é também edentado e alargado. Foi observado um processo ascendente curto na porção mais posterior.

### Série opercular

A série opercular de Pz.UERJ 580 é representada apenas por um fragmento do pré-opérculo. O elemento é alongado e estreito, cujo membro vertical apresenta poros do canal sensorial pré-opercular, próximo à margem anterior do osso.

### Suspensório mandibular e arco hioide

Muito pouco foi preservado do suspensório mandibular de Pz.UERJ 580. Da região, puderam ser interpretados apenas a porção mais dorsal do hiomandibular e metapterigoide.

O hiomandibular é relativamente largo e em forma de leque. Está localizado em sua posição anatômica original, ligeiramente coberto pelo metapterigoide. Está anteriormente relacionado ao autoesfenótico e o processo opercular é relativamente curto. O metapterigoide é relativamente grande e, provavelmente, tinha formato quadrado.

#### 3.5.4. Lepisosteiformes

A ordem Lepisosteiformes foi proposta por Hay (1929) e pertence à linhagem Ginglymodi, uma das mais conhecidas dentre os Neopterygii (CAVIN, 2010; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016). A ordem é conhecida atualmente por dois gêneros, *Lepisosteus* e *Atractosteus*, encontrados em ambientes dulciaquícolas (com raras ocorrências em zonas costeiras), entre o sul do Canadá e Costa Rica (BRITO *et al.*, 2016). Embora atualmente sua distribuição seja restrita a apenas dois gêneros, encontrados em parte do continente americano, o grupo teve uma distribuição ampla desde o Jurássico, sendo encontrados fósseis de representantes de outros gêneros de Lepisosteiformes na África, América, Ásia e Europa (BRITO, 2006; GRANDE, 2010; ALVARADO-ORTEGA *et al.*, 2016; BRITO *et al.*, 2016; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016).

De acordo com as propostas filogenéticas mais recentes (*e.g.* GRANDE, 2010; LÓPEZ-ARBARELLO, 2012; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016; SUN e NI, 2018; LÓPEZ-ARBARELLO e SFERCO, 2018), Lepisosteiformes é representada por três famílias: Lepidotidae, Lepisosteidae e Obaichthyidae. Lepidotidae é a família proposta mais recentemente para Lepisosteiformes (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016; LÓPEZ-ARBARELLO e SFERCO, 2018), porém é composta pelos táxons mais antigos (*Camerichthys*, *Isanichthys*, *Lepidotes* e *Scheenstia*), os quais são encontrados tanto no Gondwana quanto na Europa, e datam desde o Toarciano (Eojurássico) até o Aptiano (Eocretáceo). Suas principais sinapomorfias são: nasais anteriormente largos e se conectando medialmente, porém

posteriormente separados; vômer co-ossificado; sulco profundo contendo a *pit line* média no dermopterótico e parietais (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016; LÓPEZ-ARBARELLO e SFERCO, 2018). No entanto, as duas últimas sinapomorfias são consideradas homoplásticas (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016).

Já Lepisosteidae (*sensu* GRANDE, 2010) é composta por *gars* modernos (*Atractosteus*, *Cuneatus*, *Herreraichthys*, *Lepisosteus*, *Masillosteus* e *Oniichthys*), os quais são conhecidos desde o Neocretáceo. Obaichthyidae (*sensu* GRANDE, 2010), por sua vez, é representada por indivíduos do Gondwana (*Dentilepisosteus* e *Obaichthys*), registrados em sedimentos do Aptiano ao Cenomaniano (Eo/Neocretáceo) (BRITO, 2006; ALVARADO-ORTEGA *et al.*, 2016; BRITO *et al.*, 2016). Tais famílias compartilham as seguintes sinapomorfias: quadrado-jugal largo e independente, recobrando a parte horizontal do pré-opérculo e participando da ligação entre o simplético e o quadrado; ausência de interopérculo; perda de alguns ossos do neurocrânio, como basesfenoide, intercalares, opistóticos e supra-occipital; ausência de miódomo anterior e posterior; vértebra opistocélica; escama do tipo lepisosteioide; maxilar livre; mosaico de pós-orbitais; dentes com plicidentina; infraorbitais com dentes; braço vertical do pré-opérculo coberto por outros elementos operculares (BRITO, 2006).

Entre os táxons registrados para a Formação Morro do Chaves, em especial a Unidade São Miguel dos Campos, Lepisosteiformes é representada pela família Lepidotidae: “*Lepidotes*” *alagoensis* e “*Lepidotes*” sp.

Neopterygii Regan, 1923

Ginglymodi Cope, 1872 (*sensu* LÓPEZ-ARBARELLO, 2012)

Lepisosteiformes Hay, 1929 (*sensu* PAIVA, 2017)

*Lepidotes* (AGASSIZ, 1832)

“*Lepidotes*” *alagoensis* Gallo, 2000

**Holótipo:** FPH 0120-V, parte e contraparte do crânio parcialmente preservado, mais parte da região pós-cefálica (FIGURA 34).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 34 - “*Lepidotes*” *alagoensis*, Holótipo FPH 0120-V



Fonte: Modificado de Gallo, 2000.

**Diagnose *sensu* Paiva (2017):**

Lepisosteiforme com apenas a porção anterior do corpo preservada; ossos do crânio lisos; um par de extraescapulares; suborbitais anamésticos arranjados em fileira única; pré-opérculo com braço vertical alongado e estreito e braço horizontal curto; canal sensorial pré-opercular localizado na porção central do pré-opérculo; subopérculo largo e curto, com longo processo anterodorsal; opérculo hipertrofiado, tão alto quanto largo; opérculo e subopérculo com crenulação na região onde articulam entre si; apenas uma série de poros associados ao canal sensorial na maxila inferior; processo coronoide moderado; dentaloesplênico e maxila edentados; nadadeira peitoral com fulcras; escamas com articulação *peg-and-socket* larga e processo anterior dorsal em diagonal; escamas ganóides sem ornamentação na camada de ganoína, com bordo posterior marcado por denteações irregulares.

**Descrição anatômica**

**Forma geral do corpo** - "*Lepidotes*" *alagoensis* é representado por um exemplar parcialmente preservado, no qual são identificados ossos dérmicos e a série anterior de escamas. A cabeça está parcialmente completa e é formada por ossos sem ornamentação. As escamas anteriores são retangulares, com cobertura de ganoína contínua, porção posterior lisa e presença de denteações irregulares no bordo posterior. Apenas uma nadadeira peitoral foi preservada, com cerca de dez raios, fulcras basais e fulcras franjadas.

#### Ossos cranianos

O teto craniano de "*L.*" *alagoensis* não foi totalmente preservado, sendo possível analisar apenas parte do frontal e o dermopterótico. O parietal e os extraescapulares são representados apenas por impressões. Todos os ossos preservados não apresentam ornamentações. O frontal foi parcialmente preservado, sendo possível analisar apenas a porção anterior. O restante do frontal é representado por impressão na rocha, a qual indica que era alongado. Na porção anteromedial, na região da órbita, o frontal é mais largo que nas extremidades. Articula-se anteriormente com o nasal, posteriormente com o parietal e ventralmente com o anel circum-orbital. Alguns vestígios do canal supraorbital foram observados próximos à extremidade do frontal. O parietal é representado por impressão na rocha, de forma retangular, localizado posteriormente ao frontal e dorsalmente ao dermopterótico. O dermopterótico é um osso aproximadamente triangular, localizado dorsoposteriormente ao anel circum-orbital, ventralmente ao parietal, anteriormente à série opercular. A porção mais anterior do dermopterótico articulava com a porção posteroventral do frontal. Assim como o parietal, os extraescapulares são representados por impressões localizadas posteriormente ao parietal. Provavelmente eram de formato irregular e um par de ossos. Em "*L.*" *alagoensis*, apenas foi preservado parcialmente um nasal. O nasal é um osso localizado anteriormente ao frontal. Tem formato de folha (*sensu* GALLO, 2000) e contém vestígios dos poros do canal supraorbital.

#### Anel circumorbital

O anel circum-orbital de "*L.*" *alagoensis* foi parcialmente preservado, sendo possível observar supraorbitais, infraorbitais, dermoesfenótico e suborbitais. Assim como os ossos do teto craniano, o anel circum-orbital também não apresenta ornamentações. Os supraorbitais são representados por três ossos retangulares, localizados ventralmente ao frontal. O supraorbital mais anterior está localizado próximo ao nasal. Os infraorbitais estão na porção inferior do anel

circum-orbital, porém pobremente preservados. O formato dos infraorbitais é retangular e são pequenos, num total de cinco ossos, localizados dorsalmente ao maxilar. Alguns infraorbitais preservaram poros do que provavelmente seria o canal sensorial infraorbital. O dermoesfenótico é o único osso do anel circum-orbital melhor preservado em “*L.* alagoensis*”*. O dermoesfenótico é irregular e encontra-se deslocado no holótipo, localizado dorsalmente ao infraorbital mais ventral na porção inferior do anel circum-orbital. Há poros do canal sensorial infraorbital passando também pelo dermoesfenótico. Em “*L.* alagoensis*”* foram preservados os suborbitais estão preservados e dispostos em fileira única, localizados posteriormente ao anel circum-orbital. Há, pelo menos, três ossos retangulares e de tamanhos variados.

#### Série opercular

A série opercular de “*L.* alagoensis*”* é representada por pré-opérculo, opérculo, subopérculo e interopérculo. O pré-opérculo é largo e comprido, com formato de L, cujo braço horizontal é mais curto que o vertical. Há poros do canal sensorial pré-opercular na extremidade anterior do pré- opérculo. O opérculo é um osso localizado posteriormente ao pré-opérculo, dorsalmente ao subopérculo e ventralmente à impressão do parietal. Em “*L.* alagoensis*”* o opérculo está fragmentado nas extremidades, porém aparentemente é quadrado, com uma borda posterior convexa. O subopérculo é retangular, localizado ventralmente ao opérculo e posteriormente ao pré-opérculo e interopérculo. A largura do subopérculo é correspondente à largura do opérculo e o processo ascendente está preservado. O processo ascendente é longo e estreito próximo à extremidade, o qual alcança cerca de metade da altura do opérculo. O interopérculo é representado por uma impressão triangular, localizada póstero-ventralmente ao braço inferior do pré-opérculo.

#### Maxila superior

Em “*L.* alagoensis*”*, a maxila superior é representada apenas pelo maxilar, único osso preservado. O maxilar é um osso longo, estreito e edentado. A porção mais anterior é larga se inicia posteriormente à órbita. A porção posterior da maxila articula com o processo coronoide do dentaloesplênico e o angular.

### Maxila inferior

No exemplar estudado, só foram preservados o dentário e o angular como representantes da maxila inferior. O dentário é o maior osso da maxila inferior. Foram preservados cerca de seis poros do canal sensorial mandibular, os quais formam uma única fileira. O processo coronoide é suave, formando uma moderada elevação. O dentaloesplénial aparenta ser edentado, pois não apresenta evidências de que dentes marginais poderiam ter existido no osso. Há um osso localizado dorso-posteriormente ao dentário, aqui interpretado como angular. O angular está localizado na direção do processo coronoide do dentário e provavelmente era um osso pequeno.

### Cintura escapular e nadadeiras peitorais

Apenas uma nadadeira peitoral foi parcialmente preservada em “*L.*” *alagoensis*. É composta por, pelo menos, dez raios longos e estreitos, além de cerca de três fulcras basais preservadas e fulcras franjadas.

### Escamas

Em “*L.*” *alagoensis* as escamas são do tipo ganoide. Foram preservadas apenas as escamas preservadas anteriores e de formato retangular. A camada de ganoína na porção posterior das escamas é contínua e sem ornamentação. O bordo posterior das escamas apresenta-se denteações irregulares. As escamas de “*L.*” *alagoensis* são dotadas de articulação do tipo *peg-and-socket* larga. Adicionalmente, as escamas de “*L.*” *alagoensis* apresentam apenas o processo anterior dorsal, direcionado diagonalmente e curto. A fórmula de Westoll (1944) não foi aplicada em “*L.*” *alagoensis*, pois foram preservadas apenas as escamas anteriores.

“*Lepidotes*” sp.

**Material:** UERJ.MC 13; UERJ.MC 53; MP-UFGRS 7410, exemplares parcialmente preservados, formados por associação de escamas da porção mediana e caudal, com vestígios de nadadeiras peitoral e pélvica.

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

### **Descrição anatômica**

Exemplares parcialmente preservados, com tamanho variado entre 90 mm e 100 mm. São compostos por escamas do tipo ganoide, com articulação melhor visível apenas em UERJ.MC 53. Por sua vez, UERJ.MC 13 e MP-UFGRS 7410 (FIGURA 35) possuem escamas parcialmente presas ao sedimento, enquanto que as demais escamas são conhecidas apenas por impressões na rocha. As escamas apresentam bordo posterior liso, com articulação *peg-and-socket*. Foi possível observar em UERJ.MC 53 e MP-UFGRS 7410 algumas escamas pertencentes à região de passagem do canal da linha lateral. Ainda, foram observadas nadadeiras em UERJ.MC 13. São raios parcialmente preservados, indicando posição da nadadeira peitoral e pélvica.

### Nadadeiras pares

As nadadeiras pares de "*Lepidotes*" sp. são observadas apenas em UERJ.MC 13, representando parte da peitoral. A nadadeira peitoral é composta por cerca de cinco raios fragmentados e organizados praticamente uns sobre os outros. Os raios são estreitos e alongados, porém não foi possível observar detalhes de *fringing fulcra* ou fulcra basal.

### Nadadeira ímpar

A nadadeira ímpar também foi parcialmente preservada e observada apenas em UERJ.MC 13. Assim como observado na nadadeira peitoral, os raios estão fragmentados e organizados uns sobre os outros. Foram observados três raios, sem indícios de *fringing fulcra* ou fulcra basal preservada.

### Escamas

As escamas são do tipo ganoide, com a camada de ganoína contínua e sem ornamentações. A porção posterior das escamas em UERJ.MC 53 apresentam leves ondulações, não chegando a ser denteações, conforme observado em "*L.*" *alagoensis*.

Em UERJ.MC 13 e MP-UFGRS 7410 foram observadas escamas modificadas, pertencentes à região de passagem do canal da linha lateral. Tais escamas são modificadas na

porção posterior, onde a extremidade mais póstero-dorsal é mais pontuda que o restante da escama, conferindo um formato similar ao de um balão.

Figura 35 - Escamas de “*Lepidotes*” sp. Exemplar MP-UFRGS 7410.

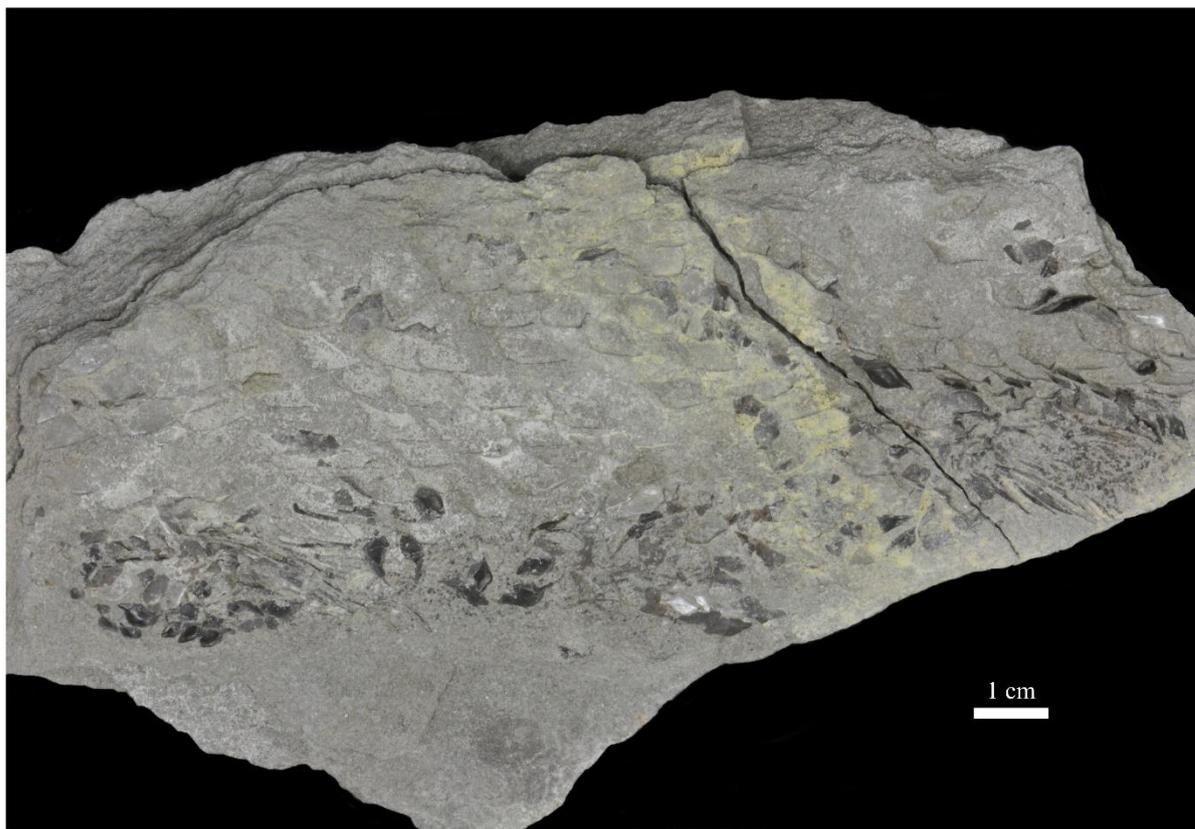


Foto: A autora, 2018.

Além disso, em UERJ.MC 53 (FIGURA 36) foram melhor observados os diferentes formatos das escamas de “*L.*” sp., o que sugere que pertenciam a porções diferentes no corpo do peixe. Assim, escamas mais quadradas são pertencentes à porção mediana, enquanto que as em formato de losango e menores que as quadradas são pertencentes à região caudal.

Com relação às articulações, foram observadas articulações anteriores e *peg-and-socket*, melhor identificadas em UERJ.MC 13 e MP-UFRGS 7410. As articulações anteriores são formadas por processos anteriores, sendo o processo antero-ventral menos desenvolvido que o processo antero-dorsal. Já a articulação *peg-and-socket* é bem suave e pouco desenvolvida, conforme observado em todas as escamas analisadas.

Figura 36 - Escamas de “*Lepidotes*” sp. Exemplar UERJ.MC 53

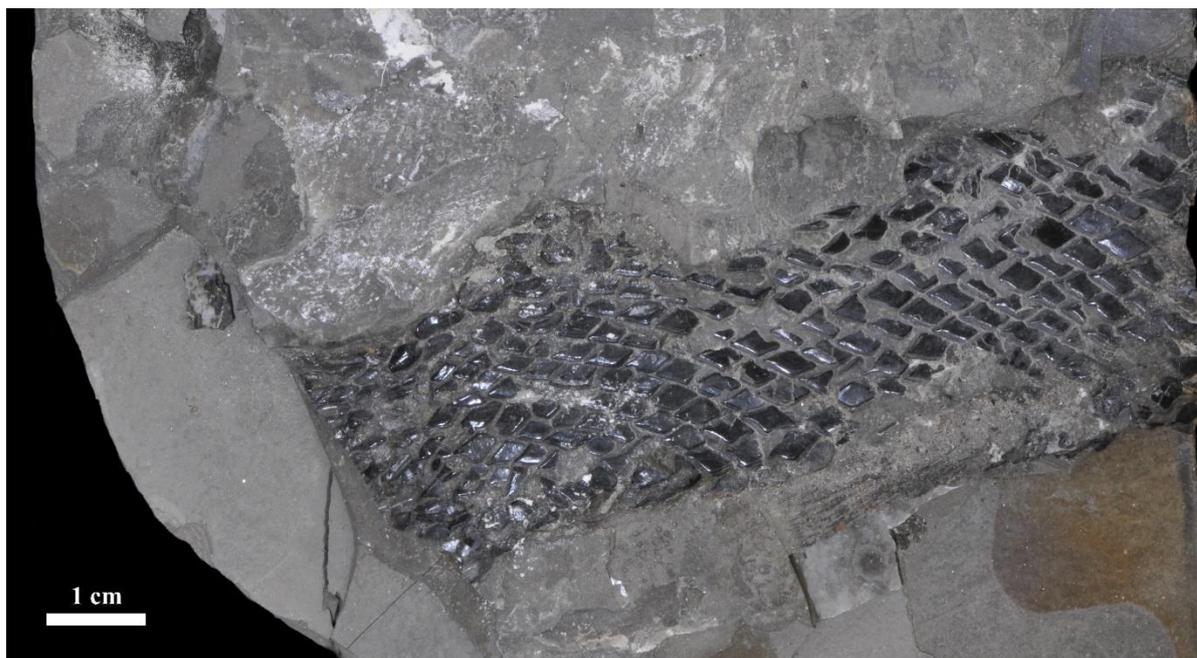


Foto: A autora, 2019.

### 3.5.5. Coelacanthiformes

Coelacanthiformes é a única ordem dentro de Actinistia (*sensu* CLOUTIER e AHLERG, 1996). Adicionalmente, Actinistia é geralmente considerado grupo irmão de todos os outros Sarcopterygii (incluindo tetrápodes) (NELSON, 2016; DEESRI *et al.*, 2018). Seus registros datam desde o Devoniano até os dias atuais, embora seja um clado que apresentou relativamente baixa diversidade durante toda a sua existência (DEESRI *et al.*, 2018). Ainda de acordo com Deesri e colaboradores (2018), atualmente, Coelacanthiformes são conhecidos por apenas um gênero, com duas espécies.

Em adição, o maior (porém moderado) pico de diversidade da ordem se deu durante o Eotriássico (FOREY, 1998; SCHULTZE, 2004; CAVIN *et al.*, 2013; ROMANO *et al.*, 2016; DEESRI *et al.*, 2018). Segundo Wen e colaboradores (2013), essa taxa moderada de diversidade em Actinistia teria sido uma vantagem em relação à Actinopterygii, os quais tiveram uma queda brusca de indivíduos representativos durante a extinção do Permo-Triássico.

De acordo com Cloutier e Ahlberg (1996), Actinistia seria conhecido pelas seguintes sinapomorfias: órgão rostral presente; coronoide posterior bem desenvolvido e orientado verticalmente; simplético articulado com articular; intercentrum não ossificado. Em adição, os registros do Eotriássico são geralmente associados a paleoambiente marinhos, os quais tiveram

uma transição para paleoambientes dulciaquícolas durante do Neotriássico (FOREY, 1998; DEESRI *et al.*, 2018).

A partir do Neotriássico, são observadas apenas duas famílias no registro fóssil de Actinistia: Latimeriidae e Mawsoniidae, as quais são encontradas até o Neocretáceo (FOREY, 1998). Além disso, Latimeriidae é restrito ao Hemisfério Norte, enquanto que Mawsoniidae teve uma distribuição mais ampla, alcançando o Gondwana (SCHAEFFER, 1967; CARVALHO e MAISEY, 2008; CARVALHO *et al.*, 2013; CAVIN *et al.*, 2016). Tal família foi registrada também na Unidade São Miguel dos Campos, com *Mawsonia* sp.

Sarcopterygii Romer, 1955

Actinistia Cope, 1871

Latimerioidei Schultze, 1993

Coelacanthiformes Huxley, 1861

Mawsoniidae (*sensu* SCHULTZE, 1993)

*Mawsonia* Mawson e Woodward, 1907

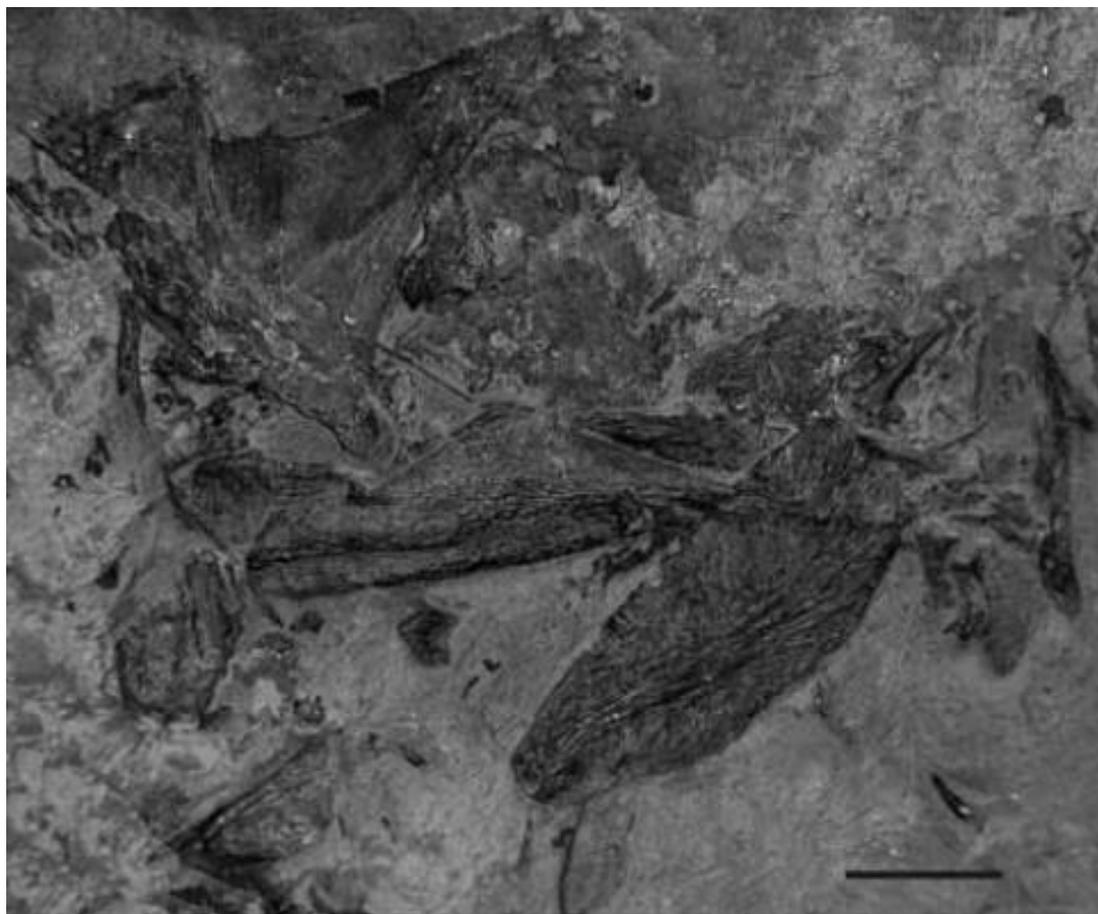
*Mawsonia* sp.

**Material:** MCP-3438-PV; MCP-4763-PV; UERJ.MC 1; UERJ.MC 11 (parte e contra-parte) e UERJ.MC 12, exemplares parcialmente preservados, formados por alguns ossos cranianos articulados e associação de costelas e coluna vertebral (FIGURA 37).

**Localidade:** São Miguel dos Campos, Alagoas.

**Estratigrafia:** Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia de Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 37 - *Mawsonia* sp., holótipo UERJ.MC 1.



Fonte: Modificado de Gallo e colaboradores, 2010.

**Diagnose *sensu* Carvalho (2002):**

Teto craniano com ossos robustos, ornamentados com cristas e rugosidades bem marcadas; escudo parieto-nasal com comprimento equivalente a duas vezes a largura dele mesmo; escudo parieto-nasal ocupando cerca de uma vez e meia o comprimento do escudo pós-parietal; dois pares de parietais alongados; dois extraescapulares fazem parte do escudo pós-parietal; escudo pós-parietal mais largo do que o escudo parieto-nasal; basisfenóide robusto com processos antóticos proeminentes e paralelos; lácrimo-jugal alongado e estreito, com terminação anterior voltada para cima e canal infraorbital passando na borda ventral; dermosfenótico com projeção anterior comprida e estreita; opérculo triangular, ornamentado com cristas radiais e delicadas; palato com margem anterior do pterigóide muito baixa, inclinando-se obliquamente para frente; autopalatino pequeno; Coronoide posterior bem desenvolvido, com margem posterior larga; dentário com grande extensão posterior e canais

sensoriais abertos para a superfície através de poros pequenos; presença de grandes poros no angular; canais sensoriais do teto craniano e da face mascarados pela ornamentação; ausência de poros do canal sensorial no escudo parieto-nasal.

### **Descrição anatômica**

*Mawsonia* sp. é representado nesta tese pela placa gular, elementos isolados da maxila inferior (observados em UERJ.MC 1 e UERJ.MC 12), suspensório mandibular (observados em UERJ.MC 1) e raios da nadadeira caudal (observados em MCP-3438-PV e UERJ.MC 11).

Aparentemente são ossos de indivíduos de médio a grande porte, podendo ser os maiores peixes da Formação Morro do Chaves até o momento. Foi observada ornamentação no angular e na placa gular. A ornamentação é em forma de cristas, de espessuras diversas, dispostas de forma oblíqua entre si.

O esqueleto axial de *Mawsonia* sp. é representado por pela nadadeira caudal, parcialmente preservada. No entanto, é possível observar detalhes de ornamentação nos raios da nadadeira, bem como estimar a quantidade de raios presentes na região da cauda.

### Placa gular

Em UERJ.MC 1 foi observada uma placa gular (PG), pertencente ao lado direito. A placa gular é um osso alongado, achatado e possui formato irregular. Além disso, a porção mais anterior da placa gular é mais larga que a porção posterior. Foi observada ornamentação em forma de cristas, dispostas de forma oblíqua. Essas cristas são bem marcadas, formando sulcos entre si em todo o osso.

Foi também observada uma provável placa gular esquerda. Ela é representada por um osso encontrado acima do pré-articular, de formato irregular e parcialmente preservado. Foi também observada ornamentação em forma de cristas bem marcadas na provável placa gular esquerda.

### Maxila inferior

A maxila inferior de *Mawsonia* sp. é representada por: angular; articular; coronoide; dentário; esplenial; ossos mentomeckelianos; pré-articular e retro-articular.

O dentário do lado direito foi preservado, porém encontra-se abaixo da placa gular direita. Assim, não é possível obter muitas informações sobre o osso ou dentes. Já o angular é um osso alongado e mais largo na porção mediana que nas extremidades.

Assim como a placa gular, o angular apresenta ornamentações em formato de cristas oblíquas. No entanto, tais cristas são mais delicadas do que as observadas na placa gular. O canal sensorial mandibular atravessa o angular quase na porção ventral, através de um sulco. Ainda, o sulco do canal sensorial mandibular alcança a extremidade posterior do osso.

O pré-articular está localizado anteriormente ao angular e dentário, parcialmente sobreposto à placa gular e aos ossos mentomeckelianos em UERJ.MC 1. Há um outro provável pré-articular parcialmente fragmentado em UERJ.MC 12. É um osso alongado e estreito, com ornamentação em forma de cristas, conforme observado no angular e na placa gular.

O articular é representado por um osso fragmentado, localizado na margem dorsal do angular. É representado por dois elementos relativamente pequenos e estreitos, posicionados próximo à margem anterior do retro-articular.

O retro-articular encontra-se na porção mais posterior do angular. De acordo com Gallo, Carvalho e Santos (2010), o retro-articular e o articular participam de uma articulação dupla na maxila inferior, a qual recebe os côndilos do quadrado.

Os ossos mentomeckelianos são ossos relativamente pequenos e de origem endocondral, formados na extremidade mais anterior da cartilagem de Meckel. Em UERJ.MC 1 foram observados ambos ossos mentomeckelianos esquerdo e direito. Apesar de estarem deslocados, foi possível observar que são elementos relativamente pequenos, de formato quase retangular, porém com margens onduladas. Além disso, na porção mais dorsal dos ossos meckelianos foi observada uma região mais inflada em relação ao restante dos ossos, interpretada como uma sínfise. Ainda, devido ao modo de preservação, estão posicionados ligeiramente acima do dentário e do coronoide.

O esplenial é um osso dérmico, que contém canais sensoriais, mais comumente encontrado em peixes ósseos mais primitivos. No exemplar UERJ.MC 1, o esplenial encontra-se deslocado, localizado anteriormente ao coronoide, ossos mentomeckelianos e dentário. O esplenial é um osso relativamente estreito, cuja porção ventral é mais larga que a dorsal. Ainda, apresenta quatro poros do canal sensorial mandibular, dispostos em fileira única, conforme observado no angular.

*Mawsonia* sp. apresenta três coronoides, deslocados de sua posição anatômica, assim como os demais ossos da maxila inferior. Os coronoides são alongados e estreitos; dois mais anteriormente, próximos ao dentário e esplenial, enquanto que o coronoide principal está perto do quadrado.

Todos eles, apesar de aparentemente serem longos, estão parcialmente cobertos por outros ossos. Porém, foi possível observar a presença de dentes diminutos, dispostos juntos, em

uma espécie de elevação do coronoide. Ainda, o coronoide principal apresenta uma faceta articular, a qual articula com o processo dorsal do angular.

### Suspensório mandibular

O suspensório mandibular é aqui representado por: metapterigoide; pterigoide e quadrado.

O pterigoide é um osso de origem dérmica, formado no centro da região cartilaginosa do palatoquadrado, entre o palatino e o quadrado. O pterigoide é o maior osso do palatoquadrado, preservado em UERJ.MC 1. Apresenta formato irregular, cuja porção esquerda (margem oral) é mais alongada que a direita. Encontra-se ventralmente localizado em relação ao metapterigoide e quadrado. Adicionalmente, dentes foram observados na margem oral do pterigoide. São cerca de oito dentes relativamente pequenos, dispostos em fileira única.

O metapterigoide é um osso triangular, localizado acima do pterigoide. Está parcialmente preservado, faltando parte da porção posterior do osso. Não foram observados dentes no metapterigoide, porém apresenta uma região de articulação dorsal sinuosa.

O quadrado é o menor dos ossos preservados do suspensório mandibular. Está localizado na porção mais ventral do pterigoide, ligeiramente inclinado. Foram observados dois côndilos assimétricos, sendo o mais interno maior que o mais externo. Tais côndilos atuam na articulação com a maxila inferior. Segundo Gallo, Carvalho e Santos (2010), a presença de côndilo duplo no quadrado indica uma condição comum entre celacantos, o que permite um ajuste perfeito com a maxila inferior.

### Nadadeira anal

Apenas em MCP-3438-PV (FIGURA 38) foram observados raios que pertencem, provavelmente, à nadadeira anal. Encontram-se relativamente próximos da nadadeira caudal, porém são agrupados em orientação diferente, de forma que fazem parte de outra nadadeira. A nadadeira anal é composta por cerca de 22 raios, parcialmente preservados, porém aparentemente eram robustos. Muitos dos raios foram preservados de maneira a observar a ornamentação interna, composta de linhas verticais, finas e delicadas, as quais estão dispostas em distância similar ao longo dos raios.

Figura 38 - Nadadeira caudal de *Mawsonia* sp., holótipo MCP-3438-PV.



Fonte: A autora, 2018.

### Nadadeira caudal

A nadadeira caudal de *Mawsonia* sp. foi preservada parcialmente, conforme observado em MCP-3438-PV e UERJ.MC 11 (parte e contraparte). Em ambos os exemplares, foram observados raios tanto do lobo dorsal, quanto ventral da nadadeira caudal. No entanto, apenas em MCP-3438-PV, há prováveis raios do logo suplementar, o qual fica entre os lobos dorsal e ventral.

Por conta do modo de preservação, não foi possível estimar o número total de raios pertencentes à nadadeira caudal. No entanto, em UERJ.MC 11 foram contados cerca de 22 raios no lobo dorsal e nove raios no logo ventral da contraparte. Já em MCP-3438-PV, foram observados oito raios no lobo dorsal, mais 13 raios no lobo ventral. Ainda, dois fragmentos de raios de nadadeira estão posicionados onde seria o lobo suplementar.

Em todos os exemplares, os raios da nadadeira caudal são alongados e relativamente robustos. Por estarem fragmentados em muitas partes, não foi possível descrever as porções iniciais e finais dos raios. No entanto, observou-se em todos os exemplares analisados a presença de ornamentações nas porções internas preservadas dos raios. Essa ornamentação é

em forma de linhas verticais, as quais formam quadrados de mesmo tamanho, ao longo do raio. Além disso, em MCP-3438-PV, os raios da nadadeira caudal estão relativamente próximos entre si, fato não observado em UERJ.MC 11, o qual apresenta raios mais espaçados no lobo ventral.

### 3.6. Discussão

Assim como já apontado no capítulo 2 desta tese, devido à pandemia de COVID-19, muitas das descrições que estavam em andamento nesta tese não puderam ser devidamente concluídas. No entanto, apesar de descrições de alguns táxons aqui abordados (*e.g. Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud.) estarem sendo estudadas com maior atenção em Figueiredo e colaboradores (em preparação), aqui optou-se por manter o epíteto específico sugerido em Maffizzoni (2000).

Ainda, muitos exemplares, devido a seu estado de preservação, não puderam ser identificados a nível específico, sendo aqui mencionados como “.sp”. Neste capítulo, de acordo com os resultados observados, a paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos é composta, a princípio, por representantes das ordens: Aulopiformes, Clupeiformes, Coelacanthiformes e Lepisosteiformes.

#### 3.6.1. Aulopiformes

A única espécie de Aulopiformes formalmente descrita para a Unidade São Miguel dos Campos é *Atolvorator longipectoralis*. Gallo e Coelho (2008), ao proporem o táxon, se basearam nas seguintes autapomorfias: parietal em forma elíptica, dentário contendo fileiras de dentes pequenos densamente arredondados, coluna vertebral com 47 vértebras, sendo menos que a metade delas da região caudal, posição remota da nadadeira dorsal.

Além disso, algumas características, tais como: a presença do corpo fusiforme, fossa dilatadora coberta, pré-maxila sem processo ascendente, coluna vertebral com elementos não fusionados completamente e vértebras em número variável, porém menos que a metade delas pertence à região caudal, seriam similares às observadas em membros das famílias Cimolichthyidae e Serrilepidae. No entanto, devido a relativamente grande quantidade de diferenças entre os táxons conhecidos de Aulopiformes, os autores concluíram que *A. longipectoralis* teria características de uma provável nova família monotípica, a qual não foi formalmente mencionada no estudo.

Dessa forma, *A. longipectoralis* seria considerado, provisoriamente, como *Cimolichthyoidei incertae sedis*. Na presente análise, a redescrição dos exemplares levou às mesmas conclusões obtidas pelos autores. Assim, *A. longipectoralis* continua sendo considerado *Cimolichthyoidei incertae sedis* nesta tese, porém faz-se necessária uma nova análise filogenética (a qual não faz parte do escopo desta tese), a fim de melhor compreender o posicionamento de *A. longipectoralis* dentro da ordem Aulopiformes.

Ainda, com relação às concreções representadas em UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4, apesar de serem representados apenas pela porção mais anterior do corpo, não foi possível a contagem total das vértebras, nem identificar novas autapomorfias. No entanto, é provável que ambas as concreções sejam representantes do mesmo táxon, as quais indicariam fases ontogenéticas do mesmo organismo, sendo uma mais juvenil e outra mais desenvolvida.

Em adição, foram observadas algumas características nos exemplares, que podem estar relacionadas a *Cimolichthyoidei* (*sensu* GOODY, 1969). Tal afirmativa seria baseada na presença de pré-maxilar sem processo ascendente, além da ausência de antorbital e do interopérculo. Ainda, em ambos os exemplares foi observado apenas um dente, preservado na margem oral do dentário.

Os dentes preservados em UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4 são finos, alongados e sem ornamentação, os quais se aproximam de UERJ.MC 10 e *Cimolichthys*, enquanto diferem dos observados em *A. longipectoralis* (mais largos e com coroa arredondada, ornamentados com estrias). No entanto, *Cimolichthys* apresenta dentes mais alongados e robustos em relação a UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4. Além disso, devido ao fato de terem sido preservados dentes apenas na extremidade mais anterior do dentário, não é possível efetuar comparações quanto ao número de fileiras ou diversidade de formato dos dentes ao longo do dentário, palatino ou mesmo, do ectopterigoide.

Silva (2011) definiu que *Cimolichthyoidei* seria formado por duas famílias, *Cimolichthyidae* e *Decertidae*. Segundo a autora, a família *Cimolichthyidae* é composta apenas por *Cimolichthys*, enquanto *Decertidae* seria uma família mais controversa. UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4 diferem de *Cimolichthys* pelo formato dos dentes anteriormente comentados, além do formato da cabeça. Ao comparar com *Cimolichthys*, UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4 diferem totalmente por apresentarem a cabeça em com região anterior relativamente afilada, porém com focinho bem mais curto do que o observado em *Cimolichthys*.

Gallo, Figueiredo e Silva (2005) definiram a família *Decertidae* como um clado monofilético, sustentado por duas sinapomorfias: ausência de crista no opérculo e espinho neural muito reduzido. No entanto, em UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4, tais características não

foram observadas. Ainda, UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4 se distinguem ainda mais dos representantes dos decertídeos, por possuírem focinho, mais curto e mais largo.

Assim, conforme observado em *Atolvorator longipectoralis*, UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4 apresentam características que se relacionam com Cimolichthyoidei, provavelmente representando, não apenas novas famílias, mas, também, novas espécies. No entanto, devido à pandemia de COVID-19, que impediu novos estudos mais aprofundados nos exemplares, tal hipótese não pode ser confirmada nesta tese.

Já UERJ.MC 10, representado por um crânio parcialmente preservado, possui algumas características que se aproximam de Enchodontidae de focinho curto. A família Enchodontidae é geralmente aceita como monofilética, apesar de ainda ser alvo de inúmeros debates (SILVA, 2011; DÍAZ-CRUZ *et al.*, 2016).

De acordo com as mais recentes propostas filogenéticas (e.g. FIELITZ, 2004; SILVA e GALLO, 2011; CAVIN *et al.*, 2012), algumas das principais sinapomorfias de Enchodontidae seriam: maxilar incluso na abertura da mandíbula, a ausência de interopérculo, dermopalatino menor ou igual ao comprimento do dente, presença de um único dente no dermopalatino e ornamentação em forma de estrias na série opercular. Tais características também puderam ser avaliadas em UERJ.MC 10.

No entanto, apesar de ser amplamente aceito, até como caracter diagnóstico, a presença de um único dente no dermopalatino de Enchodontidae é questionável, uma vez que o encodontídeo *Unicachichthys multidentata* Díaz-Cruz, Alvarado-Ortega e Carbot-Chanona (2016), apresenta vários dentes no dermopalatino. Os autores argumentam que a presença de numerosos dentes, de formatos e tamanhos variados no dermopalatino poderia ser considerada uma condição plesiomórfica, porém seriam necessários mais estudos para confirmar tal hipótese.

Ainda, Fielitz (2004) apontou que o maxilar edentado seria diagnóstico de Enchodontidae. No entanto, Rharbichtinae, uma subfamília de Enchodontidae, é reconhecida pela presença de dentes no maxilar. Assim, a presença de dentes maxilares em Enchodontidae seria considerada um carácter contraditório, já que os exemplares podem ter ou não dentes maxilares, dependendo de em qual subfamília forem alocados.

Por sua vez, UERJ.MC 10 se destaca por apresentar dentição nos maxilares. Tais dentes são relativamente pequenos e dispostos em fileira única, os quais alcançam a articulação com a maxila inferior. Além disso UERJ.MC 10 apresenta dois dentes mais robustos e mais afiados, no dermopalatino. Comparando com as demais sinapomorfias das subfamílias de Enchodontoidea, UERJ.MC 10 compartilha com Enchodontidae: maxilar incluso na abertura

da mandíbula, um dermopalatino de mesmo tamanho que o dente, ausência de interopérculo e ornamentação em forma de estrias no opérculo. No entanto, UERJ.MC 10 se diferencia de todos os demais representantes de Enchodontidae, por apresentar exatos dois dentes do mesmo tamanho e formato no dermopalatino.

Apesar de compartilhar algumas semelhanças com Enchodontidae, UERJ.MC 10 apresenta uma característica única, como a presença de dois dentes do mesmo tamanho e formato no dermopalatino. É possível que UERJ.MC 10, assim como UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4, seja uma espécie nova, a qual, infelizmente, não foi possível confirmar, devido à pandemia de COVID-19. Dessa forma, UERJ.MC 10 permanece considerado Enchodontidae indet.

### 3.6.2. Clupeomorpha

#### 3.6.2.1. Clupeiformes

Na Unidade São Miguel dos Campos, a população de Clupeiformes é composta por dois táxons formalmente descritos: *Cynoclupea nelsoni* Malabarba e Di Dario, 2017, e *Pseudoellimma gallae* Figueiredo, 2009. Em adição, Maffizzoni (2000) reconheceu a presença de três gêneros monotípicos de teleósteos (*Falconichthys santerezae*; *Gibsonichthys miguelcampensis*; *Maffioliichthys atolensis*), os quais, embora considerados *nomen nudum*, seriam, a princípio, relacionados a Clupeiformes.

De acordo com as mais recentes análises filogenéticas (WILEY e JOHNSON, 2010; ARRATIA, 2018), as principais sinapomorfias de Clupeiformes seriam: presença de bula proótica (que também pode estar no pterótico); a base do segundo hiipiural fusionado ao segundo centro ural; um ou mais escudos abdominais (incluindo escudos pélvicos); desenvolvimento de escudos dorsais com uma quilha mediana.

*Cynoclupea nelsoni* foi anteriormente descrito por Maffizzoni (2000), como *Maffioliichthys atolensis*, considerada primariamente como *Teleostei incertae sedis*. Ao redescrever o material, porém, Malabarba e Di Dario (2017) afirmaram que *C. nelsoni* teria características próximas de Clupeiformes.

No entanto, tal relação é aqui interpretada como fracamente suportada, baseada apenas na presença do ramo pós-orbital do canal sensorial supraorbital, totalmente interno na expansão lateral do frontal, formando o *recessus lateralis*.

Os autores apontaram, ainda, que existiriam mais sinapomorfias de Clupeiformes possíveis de ser observadas em *C. nelsoni*. No entanto, tais sinapomorfias não foram apontadas pelos autores, o que dificultaria posteriores comparações morfológicas.

Nesta tese, foi observado que *Cynoclupea nelsoni* compartilha duas das sinapomorfias de Clupeiformes: um ou mais escudos abdominais e desenvolvimento de escudos dorsais com uma quilha mediana. Apesar de ainda ser considerada fracamente suportada, a hipótese de que *C. nelsoni* pertence à ordem Clupeiformes se mantém, corroborando, assim, a hipótese de Malabarba e Di Dario (2017).

Ao estudar *Falconichthys santerezae* nom. nud., Maffizzoni (2000) afirmou que o táxon pertenceria a Clupeiformes, baseando-se em uma única sinapomorfia, relacionada ao processo coronoide, o qual seria presente em Clupeiformes e ausente Ellimmichthyiformes. Ainda, o autor afirmou não ter encontrado qualquer autapomorfia para *F. santerezae* nom. nud., ou mesmo alguma característica que alocaria o táxon em uma família da ordem, considerado, assim, Clupeiformes *incertae sedis*.

Entre as sinapomorfias atualmente aceitas para a ordem, a presença da bula proótica é normalmente melhor observada em Clupeiformes atuais e raramente preserva em fósseis, cuja significância filogenética seria considerada obscura (FIGUEIREDO, 2009). No entanto, a bula pterótica, a qual é associada à dilatação do canal sensorial temporal, para a produção do *recessus lateralis*, também poderia ser considerada uma sinapomorfia de Clupeiformes, já que é uma característica derivada e única para o grupo (FIGUEIREDO, 2009; ARRATIA, 2018).

De acordo com Maffizzoni (2000), *F. santerezae* nom. nud. possui uma bula pterótica, a qual seria reconhecida “pela forma abaulada” na porção anterior do pterótico. Se tal estrutura apontada por Maffizzoni (2000) for, de fato, a bula pterótica, *Falconichthys santerezae* nom. nud. poderia ser sustentado em Clupeiformes por mais uma sinapomorfia.

Em adição, devido ao modo de preservação do único exemplar de *F. santerezae* nom. nud., não é possível avaliar a presença/ausência de escudos dorsais ou abdominais, nem mesmo a coluna vertebral, o que dificultaria ainda mais o posicionamento do táxon em Clupeiformes. Entretanto, *F. santerezae* nom. nud. se aproxima de *Pseudoellimma gallae* por apresentar o processo coronoide relativamente curto e maxilar edentado.

Porém, *F. santerezae* nom. nud. se distingue de *Pseudoellimma gallae*, ao mesmo tempo que se aproxima de *Cynoclupea nelsoni*, por apresentar uma provável dentição no dentário. No entanto, enquanto *C. nelsoni* apresenta uma dentição com tamanhos variados, em *F. santerezae* nom. nud. os dentes são da mesma altura e formato, o que confere certa uniformidade (*sensu* MAFFIZZONI, 2000).

Além disso, a porção do frontal que pode ser analisada mostra que, provavelmente, *Falconichthys santerezae* nom. nud. apresentaria o ramo do canal supraorbital escondido no frontal, uma característica derivada em Clupeiformes (FIGUEIREDO, 2009), também observada em *P. gallae*. Somando-se às demais características anteriormente comentadas, *Falconichthys santerezae* nom. nud. se aproximaria de Clupeiformes por apresentar processo coronoide no dentário, ramo do canal supraorbital escondido no frontal e uma provável bula pterótica. No entanto, seu posicionamento na ordem permanece obscuro. Assim, mantém-se a proposta de Maffizzoni (2000), de Clupeiformes *incertae sedis*.

*Pseudoellimma gallae*, por sua vez, foi descrito por Figueiredo (2009), o qual representaria o maior peixe filtrador na assembleia da Unidade São Miguel dos Campos. Além disso, o autor apontou que a ocorrência do táxon na localidade indica um dos mais antigos registros para Clupeiformes, o que pode auxiliar a decifrar a história evolutiva do clado. As autapomorfias apontadas pelo autor, também observadas nesta tese, incluem: fossas temporal e pré-occipital não muito profundas e obliteradas por outros ossos; presença de *pitline* transverso ao pterótico; centro vertebral ornamentado com estrias longitudinais; presença de espinhos neurais completos a alongados no primeiro centro pré-ural. Segundo Arratia e Thies (2002), a presença de espinho neural no primeiro pré-ural não é comum em Clupeiformes, mas comum em algumas espécies relacionadas a *Leptolepis* (ARRATIA, 1997) e Osteoglossomorpha (HILTON, 2002; FIGUEIREDO, 2009). Assim, aqui concordamos com a proposta de Figueiredo (2009), que considera tal característica homoplástica. Além disso, foi observado em nossos resultados que *P. gallae* e Clupeiformes compartilham: presença de bula proótica, um ou mais escudos abdominais, escudos dorsais com quilhas. Desta forma, corroboramos a hipótese de que *P. gallae* é também um representante de Clupeiformes.

#### 3.6.2.2. Ellimmichthyiformes

*Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud. é, também, parte do material analisado por Maffizzoni (2000). O autor afirmou que o táxon estaria mais relacionado a Clupeiformes, devido à presença de escudos abdominais e do *recessus lateralis*. No entanto, apesar de reconhecer o *recessus lateralis* como sinapomorfia de Clupeiformes, o autor não deixa claro a estrutura foi, ou não, preservada no exemplar. Além disso, escudos abdominais não são exclusivos de Clupeiformes, já que também podem ser considerados para descrever Ellimmichthyiformes (GRANDE, 1985).

A única sinapomorfia, apontada por Maffizzoni (2000) e, também aqui observada, seria a presença de mais de um escudo abdominal. Além disso, não existem indícios de que *G. miguelcampensis* nom. nud. realmente tivesse *recessus lateralis*.

De acordo com as mais recentes análises filogenéticas (e.g. ARRATIA, 2018), Ellimmichthyiformes é considerado um clado não-monofilético, cujas características são fracamente suportadas. No entanto, a principal diferença entre as ordens Clupeiformes e Ellimmichthyiformes seria relacionada ao formato dos escudos dorsais, os quais seriam mais largos que compridos na última ordem (GRANDE, 1985).

Tal característica foi observada em *Gibsonichthys miguelcampensis* nom. nud., o que o aproximaria mais de Ellimmichthyiformes. A hipótese é reforçada pela presença de dentário sem processo coronoide e escudos ventrais quadrangulares, sem quilha ou espinho, que sustentam, ainda, *G. miguelcampensis* nom. nud. em Ellimmichthyiformes.

Apesar de *G. miguelcampensis* nom. nud. apresentar características mais relacionadas à Ellimmichthyiformes, ainda existem incertezas quanto ao seu real posicionamento dentro do grupo. Assim, enquanto análises morfológicas mais aprofundadas para *G. miguelcampensis* nom. nud. estão sendo feitas no momento em Figueiredo e colaboradores (em preparação), optou-se por manter, provisoriamente, *G. miguelcampensis* nom. nud. como Ellimmichthyiformes *incertae sedis*, até que tais análises sejam concluídas.

Pz.UERJ 580, por sua vez, também possui características próximas a Ellimmichthyiformes, como ausência do *recessus lateralis*, parietais unidos medialmente e presença de uma comissura supratemporal, percorrendo o osso internamente (*bone-enclosed*) e formando um arco. Além disso, Pz.UERJ 580 o arranjo dos canais sensoriais cranianos mostra uma condição intermediária a outros Ellimmichthyiformes e Clupeiformes mais generalizados.

No entanto, Pz.UERJ 580 não apresenta abertura alguma, que seja referente a canais supraorbital, ou mesmo, infraorbital, a partir do autoesfenótico (*sensu* WOHLFAHRT, 1937). Tal condição seria esperada em Clupeiformes, separando, assim, Pz.UERJ 580 da ordem. Apesar de ser pobremente preservado, Pz.UERJ 580 apresenta características que o distingue de outros Clupeiformes, em especial os da Unidade São Miguel dos Campos. Assim, é considerado que o exemplar represente uma nova espécie e Ellimmichthyiformes, a qual está atualmente submetida em Figueiredo e colaboradores (submetido).

### 3.6.3. Coelacanthiformes

Coelacanthiformes é a única ordem dentro de Actinistia, a qual é normalmente considerada grupo irmão de todos os demais Sarcopterygii (DEESRI *et al.*, 2018). Na Unidade

São Miguel dos Campos, o táxon é representado pela família já extinta Mawsoniidae, popularmente conhecida como celacantos. Membros de Mawsoniidae são encontrados em paleoambientes marinhos e continentais e estuarinos dos continentes americano, africano e europeu, desde o Triássico Médio (Ladiniano) até o Neocretáceo (Cenomaniano) (CARVALHO, 2002; MIGUEL e GALLO, 2009; DEESRI *et al.*, 2018; BRITO *et al.*, 2021).

De acordo com os resultados, Mawsoniidae é aqui representado por indivíduos relativamente pouco preservados, constando de uma placa gular e elementos isolados da maxila inferior, suspensório mandibular e nadadeira caudal. Apesar de ser representado por elementos isolados, o grupo pode representar os maiores indivíduos de peixes encontrados na Unidade São Miguel dos Campos até o momento.

A ornamentação em forma de sulcos e cristas observada, tanto na placa gular, quanto no angular é bem marcada. Além disso, as estrias são paralelas entre si, dispostas em direção diagonal. Este tipo de ornamentação se aproxima de *Axelrodichthys* e *Mawsonia*, porém é distinto do observado no gênero *Parnaibaia*, o qual possui também ornamentação na placa gular e angular, porém a ornamentação é em forma de escavações circulares e delicadas, diferindo dos exemplares estudados.

Além disso, a presença do angular relativamente grande, ornamentado com estrias e rugas, se aproxima do gênero *Mawsonia*. Os exemplares aqui estudados se aproximam ainda mais do gênero, por apresentarem um palato-quadrado com a superfície lateral sustentada por uma única crista (*sensu* GALLO *et al.*, 2010).

Com relação ao posicionamento do suspensório mandibular, os indivíduos aqui estudados os apresentam orientados de forma oblíqua, diferindo de *Axelrodichthys* e *Parnaibaia*, os quais apresentam o suspensório mandibular verticalmente orientado.

Quanto às nadadeiras preservadas, os exemplares aqui estudados as apresentam com raios segmentados, característica similar ao observado em *Axelrodichthys*, *Mawsonia* e *Parnaibaia*. No entanto, diferem de *Axelrodichthys*, no qual são observados dentículos esparsos nas nadadeiras, mais presentes na nadadeira anal (MAISEY, 1986). Além disso, *Parnaibaia* apresenta espinhos curtos nos raios da primeira nadadeira dorsal e nadadeira caudal, diferindo ainda mais dos exemplares aqui estudados. De acordo com Maisey (1986), dentículos são ausentes nas nadadeiras dorsais e caudal de *Mawsonia*, característica semelhante à observada nos exemplares da Unidade São Miguel dos Campos.

Assim, os celacantos analisados nesta tese se aproximam do gênero *Mawsonia*, devido à ornamentação em forma de estrias bem marcadas na placa gular e angular, angular relativamente grande, suspensório mandibular posicionado obliquamente e ausência de

espinhos e/ou dentículos nos raios das nadadeiras. No entanto, apesar de se aproximar do gênero *Mawsonia*, não há características que levem ainda a uma identificação ao nível de espécie, sendo aqui considerados *Mawsonia* sp.

#### 3.6.4. Lepisosteiformes

A ordem Lepisosteiformes, na Unidade São Miguel dos Campos, é representada pelo gênero “*Lepidotes*”. Alvo de muitos debates nos últimos anos (e.g. LÓPEZ-ARBARELLO, 2012; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016; PAIVA, 2017; CAVIN *et al.*, 2018; PAIVA e GALLO, 2018; SU e NI, 2018), o gênero forma um clado monofilético, o qual só é válido se restrito ao Eojurássico da Europa Central (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012). Ainda de acordo com López-Arbarello (2012), as demais espécies originalmente descritas como “*Lepidotes*”, encontradas fora deste intervalo, devem ser escritas com o epíteto genérico entre aspas (“ ”), até que sejam feitas revisões dos exemplares.

Embora seja comumente encontrado nas bacias sedimentares do Nordeste brasileiro (GALLO e BRITO, 2004; GALLO, 2000; 2005), o táxon é geralmente relacionado a escamas e ossos isolados, levando a consideráveis notificações de “*Lepidotes*” sp. Muitos autores (e. g. MALABARBA e GARCIA, 1990; GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004), afirmaram que as escamas isoladas de “*Lepidotes*”, embora tenham aumentado quantitativamente os registros para gênero, provocaram certas dúvidas quanto à identificação das espécies GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004).

Na Unidade São Miguel dos Campos, a situação não é muito diferente, já que também foram encontradas associações de escamas e dentes, atribuídos provisoriamente a “*Lepidotes*” sp. No Brasil existem três meta-espécies brasileiras de “*Lepidotes*” baseadas apenas em escamas isoladas e associações de escamas: “*L.*” *dixseptiensis*, “*L.*” *mawsoni* e “*L.*” *oliveirai*. As escamas dos exemplares MP-UFRGS 7410 e UERJ.MC 13 se assemelham à morfologia de “*L.*” *dixseptiensis*, pela presença de escamas estreitas, ligeiramente inclinadas na porção dorsal, além do bordo posterior terminando em uma ponta arredondada. Já as escamas de UERJ.MC 53 são mais largas em relação às duas primeiras, se aproximando mais de “*L.*” *alagoensis* e “*L.*” *oliveirai*. No entanto, o bordo posterior ornamentado com leves ondulações, é distinto do observado nas escamas de “*L.*” *alagoensis*, o qual apresenta escamas com denteações, como também é observado em *Quasimodichthys piauhyensis* (*sensu* PAIVA e GALLO, 2018).

Com relação às articulações, em MP-UFRGS 7410 e UERJ.MC 13 foi observada articulação *peg-and-socket* reduzida, enquanto o processo anterior dorsal é mais desenvolvido

que o processo anterior ventral, o que aproxima os exemplares mais de “*L.*” *dixseptiensis* do que de “*L.*” *oliveirai*, que apresenta a articulação *peg-and-socket* bem marcada, e ambos os processos anteriores bem desenvolvidos.

No entanto, o uso de apenas escamas isoladas podem provocar certas dúvidas quanto à identificação das espécies, por causa de variações na morfologia das escamas em um mesmo exemplar (MALABARBA e GARCIA, 1990; GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004). Escamas ganoides são comumente encontradas nos afloramentos por serem mais numerosas, densas e resistentes ao transporte hídrico do que os ossos (PAIVA *et al.*, 2013). Por conta do grande número de escamas encontradas no afloramento e as dúvidas geradas pelas características morfológicas ao atribuí-las a um táxon, Gayet e Meunier (1986) sugeriram atribuir valor filogenético à histologia das escamas.

De acordo com Gayet e Meunier (1986), a camada de ganoína, ao ser observada histologicamente, apresenta uma série de relevos em forma de tubérculos arredondados, dispostos de forma aproximadamente regular. Adicionalmente, Gayet e Meunier (1993) afirmaram que o diâmetro e a distância entre os tubérculos na camada de ganoína seriam ferramentas úteis na identificação de famílias, gêneros e até espécies. No entanto, ao realizar as análises histológicas nas escamas das espécies brasileiras de “*Lepidotes*”, Gallo-da-Silva (1998) observou que não seriam de muita ajuda, pois embora sejam distintas morfologicamente, as espécies seriam muito próximas entre si, quando comparadas quanto à densidade e diâmetro dos tubérculos e camada de ganoína.

“*Lepidotes*” *alagoensis*, por sua vez, foi originalmente descrito por Gallo (2000) e atribuído ao gênero “*Lepidotes*”, devido à presença de três suborbitais, largura do frontal alcançando ao menos metade do comprimento do parietal, dentário com apófise posterior e escamas ganoides. Comparando com outros táxons brasileiros, cuja cabeça foi, ainda que parcialmente, preservada, “*L.*” *alagoensis*, se diferencia de quase todas as espécies brasileiras de “*Lepidotes*”, por conta da ausência de ornamentação dos ossos dérmicos, característica que se aproxima, por sua vez, de *Araripelepidotes temnurus*.

Tal aproximação é reforçada, ainda, pelo fato de *Araripelepidotes temnurus* e “*L.*” *alagoensis* apresentarem maxilares edentados, distanciando ainda mais dos demais “*Lepidotes*” brasileiros. Quanto à série opercular, “*L.*” *alagoensis* se distingue de *L. elvensis* e *Q. piauhyensis*, por apresentar o pré-opérculo em forma de “*L.*”, característica similar a *A. temnurus* e “*L.*” *roxoi*.

“*Lepidotes*” *alagoensis*, ainda, se aproxima de *A. temnurus*, “*L.*” *dixseptiensis*, “*L.*” *oliveirai*, “*L.*” *wenzae* e *Q. piauhyensis*, por apresentarem semelhanças na morfologia externa

das escamas: camada de ganoína lisa, contínua e fina. Porém, vale ressaltar que a camada de ganóina fina observada em “*L.*” *alagoensis* pode ser devido ao processo de fossilização (GALLO, 2000; PAIVA, 2017).

Gallo-da-Silva (1998) observou uma relação entre o tamanho e o formato, variável de acordo com a posição no corpo dos peixes, a qual poderia ser alvo de comparação com escamas das mesmas posições entre espécies diferentes (PAIVA, 2017). Dessa forma, haveria uma relação estreita entre “*L.*” *alagoensis*, “*L.*” *oliveirai*, “*L.*” *wenzae* e *Quasimodichthys piauhyensis*. Adicionalmente, tal combinação entre o tamanho e o formato do corpo, relacionado à ornamentação da porção posterior das escamas, provavelmente tenha um caráter mais funcional, relacionado à capacidade de natação (LANG *et al.*, 2008; FLETCHER *et al.*, 2014; GARBELLI e TINTORI, 2015; PAIVA, 2017). De acordo com o estudo preliminar de Garbelli e Tintori (2015), táxons de corpo mais fusiforme tendem a ter escamas mais lisas, enquanto que organismos de corpo mais largo apresentam ornamentação na porção posterior das escamas. No entanto, os autores não puderam confirmar a vantagem da presença da ornamentação nas escamas.

Ainda, de acordo com as propostas de Paiva (2017) e Paiva e Gallo (2018), “*L.*” *alagoensis* mostrou posição incerta dentro de *Ginglymodi*, pois os únicos representantes encontrados até o momento não apresentam caracteres diagnósticos suficientes para elucidar sua posição dentro do grupo, ou mesmo dentro de *Lepisosteiformes*. Além disso, as autoras observaram que “*L.*” *alagoensis* compartilha sinapomorfias do gênero *Lepidotes*, apenas com relação às escamas (*e. g.* articulação *peg-and-socket* reduzida ou ausente). Embora fracamente suportado no gênero *Lepidotes*, “*L.*” *alagoensis* ainda não apresenta posição certa em relação aos demais integrantes de *Ginglymodi*. Porém, aceitando a proposta de López-Arbarello (2012), o fato de ainda ser mencionado como o gênero “*Lepidotes*” o faz provisoriamente pertencente à ordem *Lepisosteiformes*, até que suas relações filogenéticas sejam melhor compreendidas.

## CONCLUSÕES

Apesar da pandemia de COVID-19 ter impedido o estudo mais completo a cerca da taxonomia da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, o estudo se mostrou eficiente, por apontar a existência de espécies novas de teleósteos, embora ainda sejam classificadas aqui, provisoriamente, como *incertae sedis*.

De acordo com os resultados observados, a paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos é composta, a princípio, por representantes das ordens: *Aulopiformes*, *Clupeiformes*, *Coelacanthiformes*, *Elmmichthyiformes* e *Lepisosteiformes*.

Entre os representantes de Aulopiformes, *Atolvorator longipectoralis*, UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4, existem características próximas de Cimolichthyoidei. Porém, continuam considerados *incertae sedis*, até que se faça nova análise filogenética para a ordem (a qual não faz parte do escopo desta tese), para melhor compreender seu posicionamento dentro de Cimolichthyoidei.

Apesar de compartilhar algumas semelhanças com Enchodontidae, UERJ.MC 10 apresenta uma característica única, como a presença de dois dentes do mesmo tamanho e formato no dermopalatino. É possível que UERJ.MC 10, assim como UERJ.MC 3 e UERJ.MC 4, seja uma espécie nova, a qual, infelizmente, não foi possível confirmar, devido à pandemia de COVID-19. Dessa forma, UERJ.MC 10 permanece considerado Enchodontidae indet.

Clupeiformes, por sua vez, se mostrou o grupo com maior número de táxons registrados na Unidade São Miguel dos Campos. Em adição, foi observado que *Cynoclupea nelsoni* é reconhecido por um ou mais escudos abdominais e desenvolvimento de escudos dorsais com uma quilha mediana. Apesar de ainda ser considerada fracamente suportada, a hipótese de que *C. nelsoni* pertence à ordem Clupeiformes se mantém, corroborando, assim, a hipótese de Malabarba e Di Dario (2017).

Ao estudar *Falconichthys santerezae* nom. nud. novamente, verificou-se que o táxon aproximaria de Clupeiformes por apresentar processo coronoide no dentário, ramo do canal supraorbital escondido no frontal e uma provável bula pterótica. No entanto, seu posicionamento na ordem permanece obscuro. Assim, mantém-se a proposta de Maffizzoni (2000), de Clupeiformes *incertae sedis*.

*Pseudoellimma gallae*, por sua vez, provavelmente o maior peixe filtrador na assembleia da Unidade São Miguel dos Campos, possui bula proótica, um ou mais escudos abdominais, escudos dorsais com quilhas. Tais características sustentam, assim, o táxon em Clupeiformes.

Apesar de *G. miguelcampensis* nom. nud. apresentar características mais relacionadas à Ellimmichthyiformes, como presença de dentário sem processo coronoide e escudos ventrais quadrangulares, sem quilha ou espinho, ainda existem incertezas quanto ao seu real posicionamento dentro do grupo. Assim, provisoriamente, *G. miguelcampensis* nom. nud. permanece classificado como Ellimmichthyiformes *incertae sedis*.

Apesar de ser pobremente preservado, Pz.UERJ 580 apresenta características que o distingue de outros Clupeiformes, em especial os da Unidade São Miguel dos Campos. Assim, é considerado que o exemplar represente uma nova espécie e Ellimmichthyiformes

Embora fracamente suportado no gênero *Lepidotes*, "*L.*" *alagoensis* ainda não apresenta posição certa em relação aos demais integrantes de Ginglymodi. Porém, o fato de ainda ser

mencionado como o gênero “*Lepidotus*” o faz provisoriamente pertencente à ordem Lepisosteiformes, até que suas relações filogenéticas sejam melhor compreendidas.

Além disso, mawsonídeos são encontrados tanto em paleoambientes marinhos e continentais dos continentes americano, africano e europeu, desde o Triássico Médio (Ladiniano) até o Neocretáceo (Cenomaniano). No entanto, apesar de se aproximar do gênero *Mawsonia*, não há características que levem ainda a uma identificação ao nível de espécie, sendo aqui considerados *Mawsonia* sp.

## REFERÊNCIAS

- AGASSIZ, L. R. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias- Formation. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, v. 3, p. 139-149, 1832.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M.; PORRAS-MUSQUÍZ, H. G.; MÚJICA MONROY, I. H. A Late Cretaceous marine long snout “pejelagarto” fish (Lepisosteidae, Lepisosteini) from Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. *Cretaceous Research*, v. 57, p. 19-28. 2016.
- ARRATIA, G. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica*, v. 7, p. 5-168, 1997.
- \_\_\_\_\_. Otomorphs (= otocephalans or ostarioclupeomorphs) revisited. *Neotropical Ichthyology*, v. 16, n. 3, p. 1-24. 2018.
- BALDWIN, C. C.; JOHNSON, D. G. Interrelationships of Aulopiformes. In: STIASSNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON, D. G. (eds.). *Interrelationships of Fishes*. San Diego: Academic Press, p. 335-404, 1996.
- BLEEKER, P. Negende bijdrage tot de kennis der vischfauna van Banka. *Nationale Tijdschriftenbon Ned Ind*, v. 18, p. 359-379, 1859.
- BOUKHALFA, K.; WU, F.; BEN ALI, W.; FANG, G. 2019. A new paraclupeid fish (Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Lower Cretaceous Sidi Aich Formation of southern Tunisia: phylogenetic and paleobiogeographic implications, 2019. [internet] Disponível em: <<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02724634.2018.1529675?journalCode=ujvp20>>. Acesso em 29/09/2021.
- BRITO, I. M.; CARVALHO, M. G. P.; BRITO, P. M. Considerações sobre a paleontologia da Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 60, n. 1, p. 109-110. 1988.
- BRITO, P. M. Considerações sobre os halecomorfos e os lepisosteídeos (Actinopterygii: Neopterygii) no Cretáceo da parte ocidental do continente Gondwana. In: V. GALLO; P. M. BRITO; H. M. A. SILVA; F. J. FIGUEIREDO (eds.), *Paleontologia de Vertebrados: Grandes temas e contribuições científicas*, Interciência, 2006. p. 53-70.

\_\_\_\_\_; LINDOSO, R. M.; CARVALHO, I. S.; MACHADO, G. P. Discovery of †Obaichthyidae gars (Holostei, Ginglymodi, Lepisosteiformes) in the Aptian Codó Formation of the Parnaíba Basin: Remarks on paleobiogeographical and temporal range. *Cretaceous Research*, v. 59, p. 10-17, 2016.

\_\_\_\_\_; MARTILL, D. M.; EAVES, I.; SMITH, R. E.; COOPER, S. L. A. A marine Late Cretaceous (Maastrichtian) coelacanth from North Africa. *Cretaceous Research*, v. 122, p. 104768, 2021.

CAMPOS NETO, O. P. A.; LIMA, W. S.; CRUZ, F. E. G. Bacia de Sergipe-Alagoas. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 15, n. 2, p. 405-415, 2007.

CARVALHO, M. S. S. O gênero *Mawsonia* (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luís. Rio de Janeiro. 2002. 177f. Tese (Doutorado em Geologia), Programa de Pós-graduação em Geociências/Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2002.

CARVALHO, M. S. S.; GALLO, V.; SANTOS, H. R. S. New species of coelacanth fish from the Lower Cretaceous (Albian) of the Grajaú Basin, NE Brazil. *Cretaceous Research*, v. 46, p. 80-89. 2013.

\_\_\_\_\_; MAISEY, J. G. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. In: CAVIN, L., LONGBOTTOM, A.; RICHTER, M. (eds) *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, Special Publications, London. 2008. p. 109-144.

CAVIN, L. Diversity of Mesozoic semionotiform fishes and the origin of gars (Lepisosteidae). *Naturwissenschaften*, v. 97, p. 1035-1040. 2010.

\_\_\_\_\_; ALEXOPOULOS, A.; PIUZ, A. Late Cretaceous (Maastrichtian) ray-finned fishes from the island of Gavdos, southern Greece, with comments on the evolutionary history of the aulopiform teleost *Enchodus*. *Bulletin de la Société géologique de France*, v. 183, n. 6, p. 561-572, 2012.

\_\_\_\_\_; DEESRI, U.; VERAN, M.; KHENTAVONG, B.; JINTASAKUL, P.; CHANTHASIT, P.; ALLAIN, R. 2018. A new Lepisosteiformes (Actinopterygii: Ginglymodi) from the Early Cretaceous of Laos and Thailand, SE Asia. *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 16, p. 1-15, 2018.

\_\_\_\_\_; FURRER, H.; OBRIST, C. New coelacanth material from the Middle Triassic of eastern Switzerland, and comments on the taxic diversity of actinistans. *Swiss Journal of Geosciences*, v. 106, p. 161-77. 2013.

\_\_\_\_\_; VALENTIM, X.; GARCIA, G. A new mawsoniid coelacanth (Actinistia) from the Upper Cretaceous of Southern France. *Cretaceous Research*, v. 62, p. 65-73. 2016.

CHANG, M. M.; MAISEY, J. Redescription of *Ellimma branneri* and *Diplomystus shengliensis*, and relationships of some basal clupeomorphs. *American Museum Novitates*, v. 3404, p. 1-35, 2003.

CLOUTIER, R.; AHLBERG, P. E. 1996. Morphology, characters, and interrelationships of basal sarcopterygians. In: M. L. J. STIASSNY; L. R., PARENTI, G. D. JOHNSON (eds), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego, CA., 1996, p. 445-479.

COPE, E. D. Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles. *Transactions of the American Philosophical Society*, v. 14, p. 445-83. 1871.

\_\_\_\_\_. Observations on the systematic relations of the fishes. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, v. 20, p. 317-343, 1872.

DAVIS, M. P. Evolutionary relationships of the Aulopiformes (Euteleostei: Cyclosquamata): a molecular and total evidence approach. In: NELSON, J. S.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 431-470.

\_\_\_\_\_; FIELITZ, C. Estimating divergence times of lizardfishes and their allies (Euteleostei: Aulopiformes) and the timing of deep-sea adaptations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 57, p. 1194-1208. 2010.

DEESRI, U.; CAVIN, L.; AMIOT, R.; BARDET, N.; BUFFETAUT, E.; CUNY, G.; GINER, S., MARTIN, J. E.; SUAN, G. A mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) from the Rhaetian (Upper Triassic) of the Peygros quarry, Le Thoronet (Var, southeastern France). *Geological Magazine*, v. 155, n. 1, p. 187-192. 2018.

DERBY, O. A. Contribuição para o estudo da geologia do Valle do Rio S. Francisco. *Archivos do Museu Nacional*, v. 4, p. 1-33. 1879.

DÍAZ-CRUZ, J. A.; ALVARADO-ORTEGA, J.; CARBOT-CHANONA, G. The Cenomanian short snout enchodontid fishes (Aulopiformes, Enchodontidae) from Sierra Madre Formation, Chiapas, southeastern Mexico. *Cretaceous Research*, v. 61, p. 136-150, 2016.

FIELITZ, C. The phylogeny relationships of the Enchodontidae (Teleostei: Aulopiformes). In: G. ARRATIA, M. V. H. WILSON, R. CLOUTIER (eds.), *Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 2004, p. 619-634.

\_\_\_\_\_; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K. A. A new species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Cretaceous (Albian to Cenomanian) of Zimapán, Hidalgo, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 30, n. 5, p. 1343-1351, 2010.

FIGUEIREDO, F. J. A new clupeiform fish from the Lower Cretaceous (Barremian) of Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 29, n. 4, p. 993-1005, 2009.

\_\_\_\_\_; GALLO, V.; PAIVA, H. C. L. (submetido). A 3-D skull of †Ellimmichthyiform fish from the Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, NE Brazil, with comments on early history of clupeomorphs. *Cretaceous Research*.

FIGUEIREDO, F. J.; RIBEIRO, D. R. M. Relationships of †*Codoichthys carnavalii* Santos, 1994 (Teleostei, Clupeomorpha, †Ellimmichthyiformes) from the Late Aptian of São Luis-Grajuau Basin, Ne Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 88, p. 1277-1307, 2016.

FIGUEIREDO, F. J.; RIBEIRO, D. R. M. Reassessment and Relationships of †*Scutatuspinosus itapagipensis* (Teleostei, Clupeomorpha, †Ellimmichthyiformes) from the Neocomian of Reconcavo Basin, Northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 89, p. 799-823, 2017.

FLETCHER, T.; ALTRINGHAM, J.; PEAKALL, J.; WIGNALL, P.; DORRELL, R. Hydrodynamics of fossil fishes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 281, p. 1-9. 2014.

FOREY, P. L. 1998. *History of the Coelacanth Fishes*. Chapman and Hall, London, 1998.

\_\_\_\_\_; Y. I. L.; PATTERSON, C.; DAVIES, C. E. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 1, n. 4, p. 227-330, 2003.

GALLO, V. First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas basin, northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia*, v. 51, p. 1-14, 2000.

\_\_\_\_\_. Redescription of *Lepidotes piauihyensis* Roxo and Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes, Semionotidae) from the Late Jurassic–Early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 25, n. 4, p. 757-769, 2005.

\_\_\_\_\_; BRITO, P. M. An overview of Brazilian semionotids. In: G. ARRATIA e A. TINTORI (eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Palaeoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 2004. p. 253-264.

\_\_\_\_\_; CARVALHO, M. S. S.; SANTOS, H. R. S. New occurrence of †Mawsoniidae (Sarcopterygii: Actinistia) in the Morro do Chaves Formation, Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Ciências Naturais*, v. 5, n. 2, p. 195-205, 2010.

\_\_\_\_\_; COELHO, P. M. First occurrence of an aulopiform fish in the Barremian of the Sergipe-Alagoas Basin, northeastern Brazil. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Mesozoic Fishes 4 – Systematics, Homology and Nomenclature*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2008. p. 351-371.

\_\_\_\_\_; FIGUEIREDO, F. J.; MAFFIZZONI, A. F.; MASSA, R. S.; AZEVEDO, S. A.; NETO, J. V. Q. Paleontologia e geologia da Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil. In: XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Brasília. Paleontologia em Destaque, 2003. p. 143-144.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; SILVA, H. M. A. Análise filogenética dos Dercetidae (Teleostei: Aulopiformes). *Arquivos do Museu Nacional*, v. 63, p.329-352, 2005.

\_\_\_\_\_; SILVA, H. M. A.; RAMOS, R. R. C.; PETRA, R.; ROMANO, P. S. R. A tartaruga Pleurodira mais antiga do Brasil. In: *XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia: A paleontologia e os eventos globais*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Belém, 2009. p. 180.

GALLO-DA-SILVA, V. *Revisão das espécies do gênero Lepidotes Agassiz, 1832 (Actinopterygii, Semionotiformes) do Mesozoico do Brasil, com comentários sobre as relações filogenéticas da família Semionotidae*. São Paulo, 1998. 259 f. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar), Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências/Universidade de São Paulo, 1998.

GARBELLI, C.; TINTORI, A. A preliminary study on the ornamentation patterns of ganoid scales in some Mesozoic actinopterygian fishes. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, v. 54, n. 3, p. 219-228, 2015.

GARCIA, G. G. *Análise palinológica em folhelhos da Formação Morro do Chaves e implicações na evolução paleogeográfica da fase rifte da Bacia de Sergipe-Alagoas*. Rio Grande do Sul, 2016. 113f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Programa de Pós-graduação em Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2016.

GAYET, M.; MEUNIER, F. J. Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, v. 303, n. 13, p. 1259-1262. 1986.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé Supérieur et du Tertiaire Inférieur d'Amérique du Sud. *Document du Laboratoire Géologique de Lyon*, v. 125, p. 169-185. 1993.

GOODY, P. C. The relationships of certain Upper Cretaceous teleost with special reference of the mycotophoids. *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology. Suppl.* v. 7, p. 1-255. 1969.

GOODRICH, E. S. Vertebrata Craniata 1: cyclostomes and fishes. In: LANKESTER R. (ed.). *A treatise on zoology*. Adam & Charles Black. 1909. p. 1-518.

GRANDE, L. A revision of the fossil genus †*Diplomystus*, with comments on the interrelationships of clupeomorph fishes. *American Museum Novitates*, v. 2728, p. 1-34, 1982.

\_\_\_\_\_. Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 181, p. 231-372. 1985.

\_\_\_\_\_. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy: the resurrection of Holostei. *American Society of Ichthyology and Herpetology, Special Publication*, v. 6, p. 1-871. 2010.

GREENWOOD, P. H.; ROSEN, D. E.; WEITZMAN, S. H.; MYERS, G. S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 131, p. 341-455, 1966.

HAY, O. P. A collection of Pleistocene vertebrates from southwestern Texas. *Proceedings of the United States National Museum*, v.68, p. 1-18. 1929.

HILTON, E. Osteology of the extant North American fishes of the genus *Hiodon* Lesueur, 1818 (Teleostei: Osteoglossomorpha: Hiodontiformes). *Fieldiana (Zoology)*, v. 100, p. 1-142, 2002.

HUXLEY, T. H. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. *Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom, Decade*, v. 10, p. 1-40. 1861.

\_\_\_\_\_. On the applications of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1880, p. 649-662. 1880.

JOHNSON, R. K. Fishes of the families Evermannellidae, Scopelarchidae: Systematics, morphology, interrelationships and zoogeography. *Fieldiana: Zoology, New Series*, v. 12, p. 1-252. 1982.

\_\_\_\_\_. Monophyly of the euteleostean clades - Neoteleostei, Eurypterygii, and Ctenosquamata. *Copeia*, v. 1992, p. 8-25, 1992.

LANG, A. W.; MOTTA, P.; HIDALGO, P.; WESTCOTT, M. Bristled shark skin: a microgeometry for boundary layer control? *Bioinspiration & Biomimetics*, v. 3, n. 4, p. 046005. 2008.

LÓPEZ-ARBARELLO, A. Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PLoS ONE*, v. 7, n. 7, p. 1-44, 2012.

\_\_\_\_\_; WENCKER, L. C. M. New callipurbeckiid genus (Ginglymodi: Semiootiformes) from the Tithonian (Late Jurassic) of Canjuers, France, 2016. [internet] Disponível em: <<http://link.springer.com/article/10.1007/s12542-016-0312-x>>. Acesso em: 01/06/2016.

\_\_\_\_\_; SFERCO, E. Neopterygian phylogeny: the merger assay, 2018. [internet] Disponível em: <<http://rsos.royalsocietypublishing.org/content/5/3/172337>>. Acesso em 20/04/2018.

MAISEY, J. G. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, v. 21, p. 281-314, 2000.

\_\_\_\_\_. Coelacanth from the Lower Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates*, v. 2866, p. 1-30, 1986.

MAFFIZONI, A. F. *Plaeoictiofauna da Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior do Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio Grande do Sul. 2000. 149f. Tese (Doutorado em

Geociências), Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2000.

MALABARBA, M. C.; DI DARIO, F. A new predatory herring-like fish (Teleostei: Clupeiformes) from the early Cretaceous of Brazil, and implications for relationships in the Clupeoidei. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 180, p. 175-194. 2017.

\_\_\_\_\_; GARCIA, A. J. V. Peixes (Semionotidae e Hybodontidae) do Jurássico e Cretáceo da Bacia Sergipe-Alagoas, Brasil. *Paula-Coutiana, Porto Alegre*, v. 4, p. 61-77, 1990.

MARRAMÀ, G.; CARNEVALE, G. The relationships of *Gasteroclupea branisai* Signeux, 1964, a freshwater double-armored herring (Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous–Paleocene of South America. *Historical Biology*, v. 29, p. 904-917, 2017.

MAWSON, J.; WOODWARD, A. S. 1907. On the cretaceous formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society*, v. 63, p. 128–139. 1907.

MELO, R. S. P. F. *Análise tafonômica da ictiofauna da Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro, 2011. 181f. Tese (Doutorado em Biociências), Programa de Pós-Graduação em Biociências, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2011.

\_\_\_\_\_; GALLO, V.; FIGUEIREDO, F. J.; MAFFIZZONI, A. A possibel elopomorph fish from the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas Basin. In: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio Branco. *Paleontologia em Destaque*, 2001. p. 137.

MIGUEL, R.; GALLO, V. Paleioictiofauna da Formação Morro do Chaves (Bacia de SergipeAlagoas) e sua correlação com o Barremiano-Aptiano das bacias do Nordeste do Brasil e noroeste da África. In: XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Porto Alegre. *Paleontologia em Destaque*, 2009. p. 21.

MÜLLER, J. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden, und über das natürliche System der Fische. *Physikalisch-Mathematische Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, v. 1845, 117-216, 1844.

MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous of Morocco. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Mesozoic fishes 5 - global diversity and evolution*. Verlag Dr. Friederich Pfeil. 2013. p. 267-290.

NELSON, G. J. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 141, n. 4, p. 475–552, 1969.

\_\_\_\_\_; GRANDE, T.; WILSON, M. V. H. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, New Jersey. 2016.

PAIVA, H. C. L. Revisão de “*Lepidotes*” *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero *Lepidotes*. Rio de Janeiro, 2017. 166f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução), Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Instituto Roberto Alcântara Gomes Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2017.

\_\_\_\_\_; GALLO, V. *Quasimodichthys piauhyensis* gen. nov. (Neopterygii: Semionotiformes): a morphological and ontogenetic study. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 88, n.1, p. 132–143, 2018.

\_\_\_\_\_; SILVA, R. C.; SANTOS, C. C.; REIS, C. Primeira ocorrência de *Lepidotes* (Osteichthyes, Actinopterygii, Lepisosteiformes) na Formação São Sebastião, Berriasiano-Aptiano da Sub-bacia de Tucano Central, Bahia, Brasil. *Brazilian Journal of Geology*, v. 43, n. 4, p. 653-660, 2013.

PATTERSON, C. JOHNSON, G. D. The Intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contributions in Zoology*, v. 559, p. 1-83. 1995.

POLATI, R. *Os paleovertebrados da Formação Morro do Chaves (Cretáceo Inferior, Barremiano), da Bacia de Alagoas, Nordeste do Brasil*. Alagoas, 2017. 49f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Licenciatura em Biologia), Licenciatura em Ciências Biológicas, *Campus Arapirica/Universidade Federal de Alagoas*, 2017.

POLCK, M. A. R.; GALLO, V.; FIGUEIREDO, F. J.; VIANA, S. M.; SANTOS, V. S. S.; QUEIROZ NETO, J. V.; JAHNERT, R. J. †*Ellimma longipectoralis* sp. nov. (Teleostei: Clupeomorpha: †Ellimmichthyiformes) from the Aptian of the Santos Basin, southeastern Brazil, 2020. [internet] Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0895981119302172>>. Acesso em 29/09/2021.

POYATO-ARIZA, F. J.; LÓPEZ-HORGUE, M. A.; GARCIA-GARMILLA, M. A.; GARCIA-GARMILLA, F. A new Early Cretaceous clupeomorph fish from the Arratia Valley, Basque Country, Spain. *Cretaceous Research*, v. 21, n. 4, p. 571–585, 2000.

REGAN, C. T. The skeleton of *Lepisosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1923, p.445-461. 1923.

ROMANO, C.; KOOT, M. B.; KOGAN, I.; BRAYARD, A.; MINIKH, A. V.; BRINKMANN, W.; BUCHER, H.; KRIWET, J. Permian-Triassic Osteichthyes (bony fishes): diversity dynamics and body size evolution. *Biological Reviews*, v. 91, p. 106-47. 2016.

ROMER, A. S. Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? *Nature*, v. 176, p. 126. 1955.

ROSEN, D. E. Interrelationships of higher euteleostean fishes. In: GREENWOOD, P. H.; MILES, R. S.; PATTERSON, C. (eds.). *Interrelationships of Fishes*. London: Zoological Journal of the Linnean Society, Supplement 1, p. 397-451, 1973.

SCHAEFFER, B. Late Triassic fishes from the Western United States. *Bulletin American Museum of Natural History*, v. 135, n. 6, p. 285-342, 1967.

SCHULTZE, H. P. Osteichthyes: Sarcopterygii. In: BENTON, J. (ed.). *The Fossil Record*. London: Chapman and Hall, p. 657-63, 1993.

\_\_\_\_\_. Mesozoic sarcopterygians. In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. (eds.). *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, München: Verlag Dr Friedrich Pfeil, p. 463-92., 2004.

SILVA, H. M. A. *Revisão taxonômica e filogenética dos peixes Enchodontoidei (sensu NELSON, 1994) e considerações biogeográficas*. Rio de Janeiro, 2007. 142f. Dissertação (Mestrado em Biociências Nucleares). Programa de Pós-graduação em Biociências Nucleares, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2007.

\_\_\_\_\_. *Biogeografia e Sistemática dos peixes Aulopiformes*. Rio de Janeiro, 2011. 256f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução), Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2011.

\_\_\_\_\_; GALLO, V. Taxonomic review and phylogenetic analysis of Enchodontoidei (Teleostei: Aulopiformes). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 83, n. 2, p. 483-511, 2011.

SUN, Z.; NI, P. Revision of *Kyphosichthys grandei* Xu & Wu, 2012 from the Middle Triassic of Yunnan Province, South China: implications for phylogenetic interrelationships of ginglymodian fishes. *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 16, p. 67-85, 2018.

TAVERNE, L. Les poissons crétacés de Nardò. 12°. *Nardoclupea grandei* gen. et sp. nov. (Teleostei, Clupeiformes, Dussimieriinae). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia, Paleontologia, Preistoria*, v. 26, p. 3-23, 2002.

VERNYGORA, O.; MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. A primitive clupeomorph from the Albian Loon River Formation (Northwest Territories, Canada). *Canadian Journal of the Earth Sciences*, v. 53, p. 331-342, 2016.

WEN, W.; ZHANG, Q. Y.; HU, S. X.; BENTON, M. J.; ZHOU, C. Y.; TAO, X.; HUANG, J. Y.; CHEN, Z. Q. Coelacanth from the Middle Triassic Luoping Biota, Yunnan, South China, with the earliest evidence of ovoviviparity. *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 58, p. 175-93. 2013.

WESTOLL, T. S. The Haplolepididae, a new family of the late Carboniferous bony fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.83, p. 1-122, 1944.

WILEY, E. O.; JOHNSON, G. D. A teleost classification based on a monophyletic group. In: NELSON, J. S.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Origin and Phylogenetic Relationships on Teleosts*. München: Verlag. Dr. F. Pfeil, p.123-182, 2010.

WOHLFAHRT, T. A. Anatomische Untersuchungen über die Seitenkanäle der Sardine (*Clupea pilchardus* Walb.). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, v. 33, p. 381-411, 1937.

YABUMOTO, Y. A new Mesozoic coelacanth from Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). *Paleontological Research*, v. 12, n. 4, p. 329-343, 2008.

ZHANG, M. M.; ZHOU, J. J.; QING, D. R. Tertiary fish fauna from coastal region of Bohai Sea. *Academia Sinica Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Memoirs*, v. 17, p. 1-60, 1985.

## 4. PALEOECOLOGIA DA FORMAÇÃO MORRO DO CHAVES

### 4.1. Resumo

Investigações paleoecológicas são limitadas pela incompletude do registro fóssil e, por conta disso, oportunidades de estudos das estruturas de paleocomunidades são extremamente raras. Embora existam estudos sobre a fauna e a flora da Formação Morro do Chaves desde 1870, poucos são os que se dedicaram à paleoecologia da localidade. A análise mais recente para a localidade apontou um cenário altamente perturbado por conta de fortes tempestades e incursões marinhas esporádicas, seguido de um cenário relativamente mais calmo, cujos organismos tolerariam alguma taxa de salinidade. O objetivo deste capítulo é estudar a paleoecologia da Formação Morro do Chaves (Unidade São Miguel dos Campos), com ênfase na paleocomunidade de peixes e identificação de possíveis respostas aos cenários de perturbação ambiental. De acordo com os resultados, a paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos é composta, majoritariamente, por representantes de Actinopterygii (65,94%). A classe, por sua vez, é composta por cerca de quatro ordens, seis gêneros e quatro espécies válidas. Além disso, os prováveis modos de vida e hábitos alimentares da paleocomunidade de peixes da Unidade São Miguel dos Campos podem ser definidos como predadores ativos piscívoros, bentófagos e planctófagos. Aulopiformes atuariam provavelmente como reguladores do tipo *top-down* na paleocomunidade, controlando as populações de peixes da localidade. Por sua vez, *Mawsonia* e “*Lepidotes*” são normalmente encontrados associados nos afloramentos e provavelmente compartilhariam padrão de comportamento e preferências alimentares, o que é interpretado como potencial de competição entre os táxons.

**Palavras chave:** Barremiano; Índices de diversidade; Incursões marinhas; Respostas bióticas; Paleoambiente; Paleobiodiversidade.

## 4.2. Introdução

O ambiente aquático é extremamente dinâmico, no qual podem ocorrer mudanças abruptas, como alteração extrema de temperatura, concentração de oxigênio dissolvido e pH, responsáveis, também, pelo desequilíbrio homeostático dos organismos (MARIANO, 2006; ZENI *et al.*, 2016). Moderadas ou prolongadas, essas perturbações fazem com que os organismos desenvolvam adaptações (comportamentais, fisiológicas ou mesmo morfológicas), como uma maneira de assegurar sua sobrevivência no ambiente (SILVEIRA *et al.*, 2009; ZENI *et al.*, 2016).

Segundo Munday e colaboradores (2009) e Zeni e colaboradores (2016), as variações ambientais que afetam mais diretamente os peixes são alterações de temperatura e concentração de oxigênio dissolvido na água. Embora sejam mais perceptíveis em ambientes atuais, é possível, também, observar tais evidências em ambientes mais antigos, através do registro geológico e/ou fossilífero (HSIEH e PLOTNICK, 2020).

Alguns autores (ELDER e SMITH, 1988; BARTON e WILSON, 2005; MELO, 2011), ainda, sugerem que peixes poderiam ser considerados bons indicadores paleoambientais, já que a composição e o tamanho das espécies seriam normalmente atribuídos à profundidade, enquanto padrões na desarticulação dos fósseis seriam indicativos de variações na temperatura e na taxa de oxigênio dissolvido na água. No entanto, embora sejam de grande importância, peixes sozinhos não poderiam ser utilizados para inferir considerações paleoecológicas (ELDER e SMITH, 1988). Cross (1970) afirmou, ainda, que estudos desse tipo são fortalecidos apenas quando houverem dados também sobre flora e fauna associada.

Embora existam estudos sobre a fauna e a flora da Formação Morro do Chaves desde 1870 (vide capítulo 3), estudos paleoecológicos para a localidade são raros. A primeira menção sobre a paleoecologia da Formação Morro do Chaves foi proposta por Maffizzoni (2000) que, embora tenha proposto um estudo com mais enfoque em taxonomia da paleoictiofauna, elaborou também um estudo sobre o contexto paleoambiental.

Através de análise de isótopos estáveis, biomarcadores e palinologia, Maffizzoni (2000) afirmou que a Formação Morro do Chaves seria um paleolago com dois tipos de deposição distintos, sendo um mais continental e o outro marinho. Além disso, as análises geoquímicas teriam mostrado um paleoambiente de escassa circulação, o que ocasionaria a estratificação da água e surgimento de regiões disóxicas, devido à acumulação considerável de matéria orgânica.

Ainda de acordo com Maffizzoni (2000), eventos de anóxia relacionados à estratificação da coluna d'água poderiam ser atribuídos a cenários de mortalidade em massa, o que teria

permitido, também, breves considerações a cerca das relações tróficas da paleocomunidade de peixes da Formação Morro do Chaves. Baseando-se no formato dos dentes e em informações prévias da literatura sobre os táxons registrados para a localidade, o autor constatou, resumidamente, que os peixes da Formação Morro do Chaves poderiam ser classificados em zooplantófagos, bentófagos ou iliófagos. No entanto, o autor não demonstrou quais táxons estariam classificados em cada grupo, nem como as análises e comparações foram feitas nos fósseis coletados.

Melo (2011), por sua vez, embora tenha estudado a tafonomia da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves, fez algumas considerações paleoecológicas breves. Corroborando a hipótese de Maffizzoni (2000), a autora afirmou que a assembleia fóssilífera da localidade seria indicativa de mortalidade em massa dos peixes, causada, provavelmente, por estresse paleoambiental. Além disso, a autora afirmou que a paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves é diversificada e abundante, baseando-se apenas em observações já feitas por autores que estudaram a localidade (*e.g.* GALLO, 2000; GALLO e BRITO, 2004; GALLO e COELHO, 2008). Porém, nenhum dos autores anteriormente citados aplicou testes estatísticos para corroborar, ou não, tal afirmação.

O mais recente estudo de caráter paleoecológico para a Formação Morro do Chaves foi elaborado por Garcia e colaboradores (2018), no qual foram analisadas as condições paleoambientais através de investigações palinológicas. Os autores observaram que a localidade não teria uma deposição constante, a qual poderia ser dividida em dois paleoambientes distintos, corroborando, também, os estudos de Maffizzoni (2000).

Tais cenários foram caracterizados primeiro como um indicativo de paleoambiente lacustre alúvio deltaico, com condição climática quente e úmida, a qual poderia ser alvo de tempestades fortes e incursões marinhas episódicas (GARCIA *et al.*, 2018). Por sua vez, o segundo cenário indicaria um paleoambiente lacustre alúvio-deltaico *sabka*, cujos táxons tolerariam certa salinidade (GARCIA *et al.*, 2018). No entanto, como o enfoque da pesquisa era mais no âmbito palinológico, ainda há um hiato sobre quais táxons de peixes teriam sobrevivido a tais alterações no ambiente ao longo de sua deposição, sendo este o objetivo principal deste capítulo.

### 4.3. Objetivos

O objetivo deste capítulo é analisar os aspectos paleoecológicos da paleoictiofauna da Formação Morro do Chaves, mais precisamente, a Unidade São Miguel dos Campos, através

de dados tafonômicos e palinológicos (já existentes), somados a dados geoquímicos e ecologia numérica.

#### 4.3.1. Objetivos específicos

Caracterizar os componentes paleoambientais que influenciaram a composição da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, utilizando dados previamente discutidos nesta tese (geológicos e geoquímicos – obtidos nesta tese –, palinológicos e tafonômicos – previamente analisados, de maneira individual).

Avaliar a paleobiodiversidade da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, através do modelo paleoecológico baseado em índices ecológicos.

A partir dos resultados, avaliar as condições da paleocomunidade de peixes da Unidade São Miguel dos Campos, bem como sua resposta às perturbações paleoambientais registradas para a localidade durante o Cretáceo Inferior.

### 4.4. **Material e Métodos**

#### 4.4.1. Material

O material utilizado neste capítulo é o mesmo utilizado no Capítulo 3 da presente tese. A fim de reforçar as informações, os 232 espécimes aqui estudados estão atualmente depositados na coleção de Paleozoologia do Departamento de Zoologia da UERJ (DzUERJ), na coleção do setor de paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCT/PUCRS) e Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da UFRGS.

O material proveniente das coleções do Rio Grande do Sul (cerca de 99 exemplares) foi coletado entre 1998-1999, o qual foi analisado por Maffizzoni (2000). Já o material depositado na coleção da UERJ (cerca de 133 exemplares) foi coletado entre 2008-2009 e analisado por Melo (2011). Destes, todo o material será considerado para a composição taxonômica, na contagem geral. No entanto, para análises dos índices de diversidade e assinatura taxonômica, a amostra precisou ser restrita ao material depositado na coleção da UERJ, por serem provenientes de coleta orientada e melhor auxiliarem na melhor compreensão dos resultados.

Os dados de tafonomia são provenientes de pesquisas anteriores de Melo (2011) e de Gallo e colaboradores (em preparação). Por sua vez, os dados de geoquímica aqui utilizados

foram obtidos no Capítulo 2 e os de palinologia foram consultados em Garcia (2016) e Garcia e colaboradores (2018).

#### 4.4.2. Metodologia

##### 4.4.2.1. Composição taxonômica

A identificação taxonômica é uma ferramenta importante de estimativa de biodiversidade, em especial quando somada a um parâmetro de bio-complexidade, para melhor compreender a estrutura de uma comunidade (WARWICK e CLARKE, 1998; GUINOT, 2013). Ainda, comunidades que contém uma variedade de táxons de maior hierarquia, com famílias e ordens, possuem um índice de diversidade maior do que comunidades com a mesma quantidade de espécies e abundâncias relativas, porém pertencentes a uma única ordem.

No caso da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, a identificação taxonômica compreende espécies, gêneros, famílias e ordens (disponíveis no Capítulo 3), os quais serão de grande auxílio na compreensão da diversidade taxonômica, a qual pode ser calculada através do índice de Simpson.

##### 4.4.2.2. Análises estatísticas

A biodiversidade é a soma de todas as variações bióticas, desde o nível genético até os ecossistemas (MENDES *et al.*, 2008). Por conta disso, escolher uma forma eficiente de expressar e/ou medir tal complexidade é um verdadeiro desafio (PURVIS e HECTOR, 2000; MENDES *et al.*, 2008).

Uma das ferramentas mais utilizadas para estimar biodiversidade são os índices de diversidade, os quais podem avaliar a qualidade biológica e ecológica de um ecossistema (BANDEIRA *et al.*, 2013; PAIVA e GALLO, 2021). No entanto, apesar de largamente utilizados, os índices de diversidade tem sido alvos de inúmeros debates nas últimas décadas, já que seus resultados podem diferir, conforme o parâmetro utilizado (MELO, 2008; MENDES *et al.*, 2008; PAIVA e GALLO, 2021).

Dessa forma, a combinação de índices de diversidade tem se tornado um hábito recorrente entre os pesquisadores (*e.g.* SALAS *et al.*, 2006; PINTO *et al.*, 2009; GAMITO, 2010; GUINOT, 2013), os quais podem fornecer diferentes nuances sobre a composição da fauna e, conseqüentemente, da comunidade (GUINOT, 2013). Tais combinações levam em consideração atributos independentes do ecossistema, riqueza e abundância relativa das

espécies (equitabilidade) (RICOTTA, 2003; MELO, 2008; GUINOT, 2013; VALE e ASTORKIZA, 2018). No entanto, apesar de fornecer resultados promissores, ainda não há um consenso claro sobre quais índices são os mais apropriados ou informativos (VALE e ASTORKIZA, 2018). Porém, devido à sua longa história de uso, os índices de diversidade não deixarão de ser utilizados tão cedo (MELO, 2008).

Para medir a diversidade da paleocomunidade de peixes da Unidade São Miguel dos Campos, optou-se pela combinação dos índices de diversidade de Berger-Parker (1970), Margalef (1958), Menhinick (1964) e McIntosh (1967). O índice de Berger-Parker tem por objetivo medir a dominância das espécies na comunidade (INGRAM, 2008). Ele pode ser utilizado, também, para comparar as abundâncias de comunidades que compartilhem o mesmo ecossistema, nas quais a composição seja relativamente constante, porém a abundância de cada espécie seja variável. Tal índice pode ser calculado através da fórmula:

$$d = \frac{N_{max}}{N_t}$$

Onde  $N_{max}$  indica o número máximo de indivíduos para cada espécie, enquanto  $N_t$  é o número total de indivíduos observados.

Por sua vez, o índice de diversidade de Margalef mede a riqueza das espécies. Apesar de sua alta sensibilidade ao tamanho da amostra, o índice de Margalef é relativamente simples de ser calculado, através da fórmula:

$$d = \frac{S - 1}{\ln N}$$

Onde  $S$  é o número de espécies e  $N$  representa o número total de indivíduos na amostra (GAMITO, 2010). Além disso, o índice de Margalef pode ser utilizado em conjunto com outros índices sensíveis à equitabilidade/dominância das espécies, como o índice de Berger-Parker (MAGURRAN, 2004; GAMITO, 2010).

O índice de Menhinick correlaciona o número de indivíduos de cada espécie com o número total de indivíduos observados (MANOSSO *et al.*, 2021). Tal número aumenta de acordo com o tamanho da amostra e pode ser calculado através da fórmula:

$$Db = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

Onde  $S$  representa o número de espécies amostradas e  $N$  representa o número total de indivíduos observados (MANOSSO *et al.*, 2021).

Já o índice de McIntosh expressa a porcentagem da diversidade máxima possível, utilizando uma amostra de tamanho igual (ANAND *et al.*, no prelo). Sua diversidade costuma ser confrontada com a riqueza de espécies (JONG, 1975). Tal índice é calculado com a fórmula:

$$Mc = \frac{N - \sqrt{\sum_{i=1}^s n_i^2}}{N - \sqrt{N}}$$

Onde  $n_i$  representa o número de indivíduos que pertence à espécie  $i$ , e  $N$  é o total de indivíduos (ANAND *et al.*, no prelo).

As amostras foram, ainda, submetidas à análise de agrupamento. A análise de agrupamento pode ser utilizada, tanto para classificação de amostras quanto espécies, a fim de observar variação na composição da comunidade, em relação à variação de gradientes ambientais (GAUCH, 1982). Tal análise levou em consideração a matrizes de similaridade, pelo coeficiente de distância de Bray-Curtis, calculado entre cada par de perfis da matriz básica de dados (CLIFFORD e STEPHENSON, 1975; DIGBY e KEMPTON, 1987; LUDWIG e REYNOLDS, 1988).

Por sua vez, as matrizes foram submetidas ao método de ligação média não-ponderada (*Unweighted Pair-Group Method using Arithmetical Averages -UPGMA*), proposta por Sneath e Sokal (1973). A partir das matrizes, foram gerados dendrogramas, os quais representam as relações entre os conjuntos de perfis analisados, em variados níveis de similaridade.

A distorção dos dendrogramas, por sua vez, foi avaliada através coeficiente de correlação cofenética (SOKAL e RHOHLF, 1962). Valores superiores a 0,80 são considerados de baixa distorção em relação à matriz de similaridade original (SNEATH e SOKAL, 1973). Nas análises aqui presentes, foi considerado um nível de 50% de similaridade para a delimitação dos grupamentos.

Em adição, foram utilizadas a Análise de Componentes Principais (PCA) e o método de médias recíprocas. A Análise de Componentes Principais é uma técnica multivariada de modelagem da estrutura de covariância (HONGYU *et al.*, 2015). Ela transforma linearmente um conjunto original de variáveis, inicialmente correlacionadas entre si, em outro conjunto, relativamente menor, composto por variáveis não correlacionadas, porém contém grande parte da informação do conjunto de dados original (HONGYU *et al.*, 2015).

Ainda, o principal objetivo da PCA é explicar a estrutura da variância e covariância de um vetor aleatório, através de combinações lineares das variáveis originais. Tais combinações são, por sua, vez, conhecidas como componentes principais, as quais não são correlacionadas entre si (HONGYU *et al.*, 2015). Em adição, Hongyu e colaboradores (2015) afirmaram que a

PCA agrupa indivíduos segundo seu comportamento dentro da população, representado pela variação do conjunto de características que o define.

A PCA aqui utilizada levou em consideração a matriz de distância de Bray-Curtis entre os perfis. A partir da matriz, foram obtidos os autovalores e autovalores associados (dados originais combinados com autovalores, posteriormente projetados sobre os dois eixos ortogonais resultantes). As principais vantagens do método incluem a ausência da multicolinearidade das variáveis, bem como a redução de muitas variáveis a eixos, os quais se mostram perpendiculares, explicando, assim, a variação dos dados de forma decrescente e independente (HONGYU, 2015).

Por sua vez, a Análise de Correspondências (*Correspondence Analysis* – CA) é uma técnica indicada para a determinação de um sistema de associação entre os elementos de dois ou mais conjuntos, cuja relação pode ser explicada de uma maneira mais simples (LUCIO, 1999). Neste capítulo, a CA foi aplicada a uma matriz de associação de qui-quadrado, calculada simultaneamente, entre as espécies e amostras (HILL, 1973). Apesar de também ser associado a vetores, a vantagem do método das médias recíprocas permite a apresentação, de forma gráfica, dos resultados, na forma de *biplot*, através do qual as amostras são apresentadas como pontos, enquanto as variáveis são apresentadas como vetores (CZERMAINSKI, 2004; GREENACRE, 2010).

Adicionalmente, as análises de ordenação aqui elaboradas foram avaliadas segundo os seguintes critérios: facilidade de interpretação ecológica; dispersão efetiva dos pontos, em contraste com sua aglomeração em um único grupo; anulação do “efeito de arco” (distorção do segundo eixo de ordenação, em decorrência da dependência de maior grau, deste eixo com o primeiro, o qual pode afetar consideravelmente o resultado final) (GAUCH *et al.*, 1977; GAUCH, 1982).

Para analisar todos os pontos acima comentados, foi utilizado o pacote *vegan*, versão 2.5-7 (OKSANEN *et al.*, 2020), disponível no *software* R versão 4.1.0 (R development Core Team, 2021). Para as análises de CA, foi utilizado o pacote *ca*, versão 0.71.1 (NENADIĆ e GREENACRE, 2020). A matriz resultante permitiu a análise de grupamentos, através de médias aritméticas e ponderadas, e geração de dendograma com base na distância de Bray-Curtis. Para tal, utilizou-se a função *vegdist*, disponível no pacote *vegan*, versão 2.5-7 (OKSANEN *et al.*, 2020), bem como a função *hclust*, disponível no pacote *Stats* (R development Core Team, 2021).

#### 4.5. Resultados e Discussão

##### 4.5.1. Composição taxonômica e análises estatísticas

A paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos é composta, majoritariamente por representantes de Actinopterygii (65,94%). A classe é representada por cerca de quatro ordens, seis gêneros e quatro espécies válidas (TABELA 3). Por sua vez, Sarcopterygii (8%) é representado por um único táxon (*Mawsonia* sp.), aparentemente restrito aos folhelhos F03, F04, F05 e F07.

Tabela 3 - Espécies de peixes registradas na Unidade São Miguel dos Campos

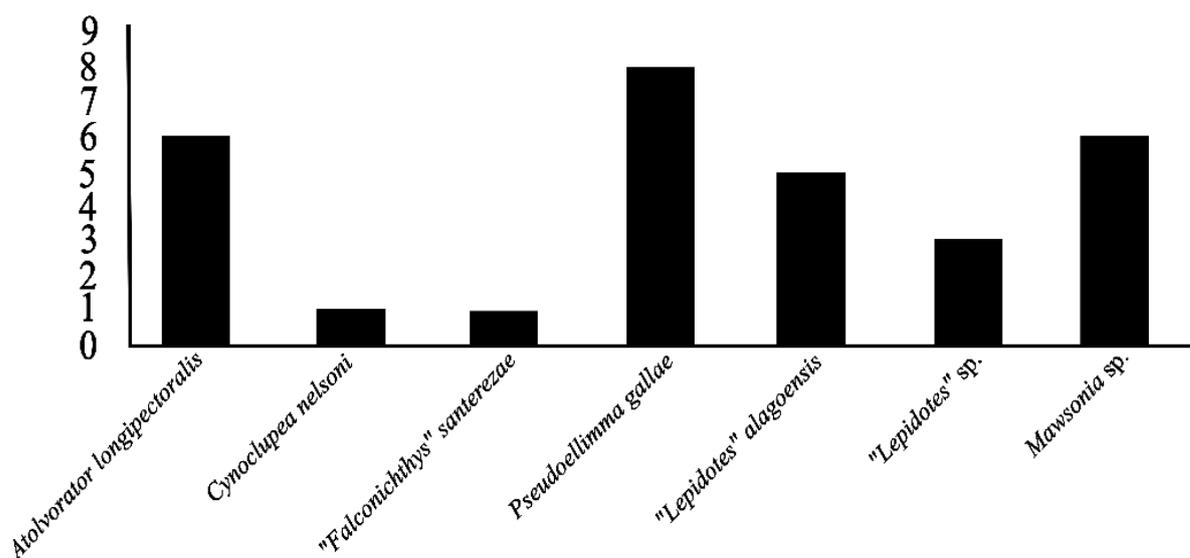
<b>Ordem</b>	<b>Espécie</b>	<b>Nº de indivíduos</b>
<b>Aulopiformes</b>	<i>Atolvorator longipectoralis</i>	6
<b>Clupeiformes</b>	<i>Cynoclupea nelsoni</i>	1
<b>Clupeiformes</b>	<i>Falconichthys santerezae</i> nom. nud.	1
<b>Clupeiformes</b>	<i>Pseudollimma gallae</i>	8
	<i>Gibsonichthys</i>	3
<b>Ellimmichthyiformes</b>	<i>miguelcampensis</i> nom. nud.	
<b>Lepisosteiformes</b>	" <i>Lepidotes</i> " <i>alagoensis</i>	5
<b>Lepisosteiformes</b>	" <i>Lepidotes</i> " sp.	3
<b>Coelacanthiformes</b>	<i>Mawsonia</i> sp.	6

Em adição, foi observada a presença de dois *singletons* (espécies com um único indivíduo) na Unidade São Miguel dos Campos, representados por *Cynoclupea nelsoni* e "*Falconichthys santerezae*" (*nomen nudum*) (TABELA 3; FIGURA 39). Apesar de terem sido apontados como *singletons* nesta análise, tal resultado não pode ser considerado como definitivo, já que o material estudado nesta tese é proveniente de um registro fossilífero que, por natureza, é incompleto. Dessa forma, os demais representantes das populações de *C. nelsoni* e *F. santerezae* (*nomen nudum*) podem ou não ter sido preservados, ou encontram-se impossibilitados de serem identificados a um nível mais específico, dado seu estado de preservação.

Por sua vez, entre os Actinopterygii, as ordens Aulopiformes e Clupeomorpha (Clupeiformes + Ellimmichthyiformes) se mostraram as mais dominantes, representando cerca

de 82% da diversidade taxonômica registrada na localidade (TABELA 4). Ambas as ordens são registradas na maioria dos folhelhos estudados, com variados níveis de preservação e estágios ontogenéticos distintos.

Figura 39 - Gráfico de abundância relativa das espécies de peixes na Unidade São Miguel dos Campos



Fonte: A autora, 2021.

De acordo com Melo (2008), a interpretação dos índices de diversidade só faz sentido quando utilizada em situações comparativas. Assim, a Unidade São Miguel dos Campos, teve cada nível de folhelho interpretado como uma paleocomunidade distinta, composta pelas ordens Aulopiformes, Coelacanthiformes, Clupeiformes e Lepisosteiformes, as quais obtiveram dados de coleta orientada.

De acordo com a Tabela 5, a maior riqueza taxonômica foi preservada nas paleoictiofaunas de F03 e F04. De acordo com Teles Jr. e colaboradores (1994), ambientes com baixa quantidade de matéria orgânica preservada são normalmente associados a eventos de alta energia, oriundos tanto de eventos transgressivos quanto tempestades. Apesar de ser um obstáculo para a preservação de matéria orgânica, cenários de alta energia indicam soterramento mais rápido, o que poderia explicar a maior riqueza fóssilífera observada em F03.

Além disso, conforme observado nos resultados das análises geoquímicas do Capítulo 2, F04 apresenta quantidade considerável de COT (Carbono Orgânico Total), indicando um ambiente calmo, depositado em condições relativamente redutoras, o que poderia, também, explicar as melhores condições de preservação dos fósseis estudados.

Tabela 4 - Composição taxonômica em todos os níveis da Unidade São Miguel dos Campos

<i>Ordem</i>	<i>N°</i> <i>Indivíduos</i>	<i>Folhelhos</i>											<i>FR%</i>
		<b>F 01</b>	<b>F 02</b>	<b>F 03</b>	<b>F 04</b>	<b>F 05</b>	<b>F 06</b>	<b>F 07</b>	<b>F 08</b>	<b>F 09</b>	<b>F 10</b>	<b>F 11</b>	
<i>Aulopiformes</i>	28	2	4	7	2	4	1	1	1	-	-	6	35%
<i>Coelacanthiformes</i>	6	-	-	2	1	1	-	2	-	-	-	-	8%
<i>Clupeiformes</i>	38	6	2	23	1	5	-	-	1	-	-	-	47%
<i>Lepisosteiformes</i>	8	2	-	2	2	-	-	1	1	-	-	-	10%
<b><i>Total</i></b>	<b>80</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>34</b>	<b>6</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>6</b>	<b>100%</b>

Em adição, os resultados das análises estatísticas estão dispostos na Tabela 5. De acordo com o dendrograma (FIGURA 40), a paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos apresenta dois grandes grupamentos, sendo um mais isolado, composto por F06 e F11, e outro formado por dois grupamentos menores, compostos por F02, F03 e F05, e F01, F04 e F08, respectivamente.

Por sua vez, a análise de agrupamentos, quando aplicada aos perfis de diversidade, demonstraram a existência de várias paleocomunidades na Unidade São Miguel dos Campos, conforme a composição taxonômica anteriormente apontada. Através dos gráficos das figuras 41 e 42, pode-se observar o comportamento de tais perfis, submetidos a PCA e CA, respectivamente.

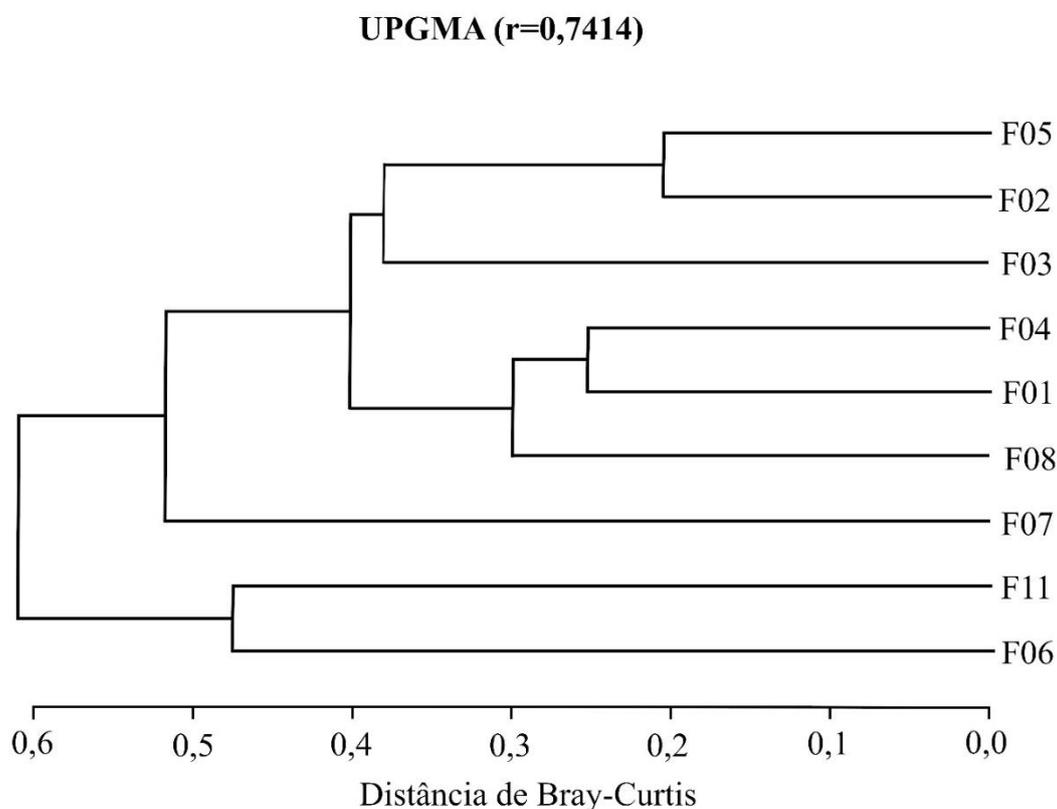
Cerca de 94,3% da variação total da matriz de distância entre os perfis podem ser explicados através das três primeiras coordenadas principais. Entre elas, a primeira coordenada principal apresenta dados de 42,8% da variação total. Por sua vez, a segunda coordenada principal apresenta dados de 35,4%, enquanto a terceira coordenada principal apresenta cerca de 16,2% da variação total. As demais coordenadas não mostraram significância para a análise.

Ainda, dois grupos de perfis, a saber, F01, F03, F04, F07 e F08 no primeiro grupo, e F02, F05 e F11 no segundo grupo, se mostraram claramente distintos entre si, quando comparados pelas duas primeiras coordenadas principais. Tal análise, ainda, se mostrou concordante quando comparada aos resultados de análises de agrupamentos.

Tabela 5 - Índices de diversidade da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos

<b>Grupo</b>	<b>Índices</b>	<b>F01</b>	<b>F02</b>	<b>F03</b>	<b>F04</b>	<b>F05</b>	<b>F06</b>	<b>F07</b>	<b>F08</b>	<b>F11</b>
<b>Riqueza</b>	Riqueza de espécies	3	2	4	4	3	1	3	3	1
	Nº total de espécimes	10	6	34	6	10	1	4	3	6
<b>Diversidade</b>	Margalef	0,869	0,558	0,851	1,674	0,869	NA	1,443	1,82	0
	Menhinick	0,949	0,816	0,686	1,633	0,949	1	1,5	1,732	0,408
	Simpson	0,56	0,444	0,493	0,722	0,58	0	0,625	0,667	0
	Shannon	0,95	0,637	0,923	1,33	0,943	0	1,04	1,099	0
<b>Rarefação</b>	Hulbert	2	1	1,841	3	1,9	0	2	2	0
<b>Dominância</b>	Berger-Parker	0,6	0,667	0,676	0,333	0,5	1	0,5	0,333	1
<b>Equitabilidade</b>	Pielou	0,865	0,918	0,666	0,959	0,859	NA	0,946	1	NA
	Sheldon	0,862	0,945	0,629	0,945	0,856	1	0,943	1	1
	Hill	0,758	0,9	0,493	0,9	0,794	1	0,889	1	1
	Heip	-0,207	-0,11	-0,494	-0,073	-0,216	NA	-0,086	0	NA
	Alatalo	0,802	0,899	0,641	0,935	0,88	NA	0,912	1	NA

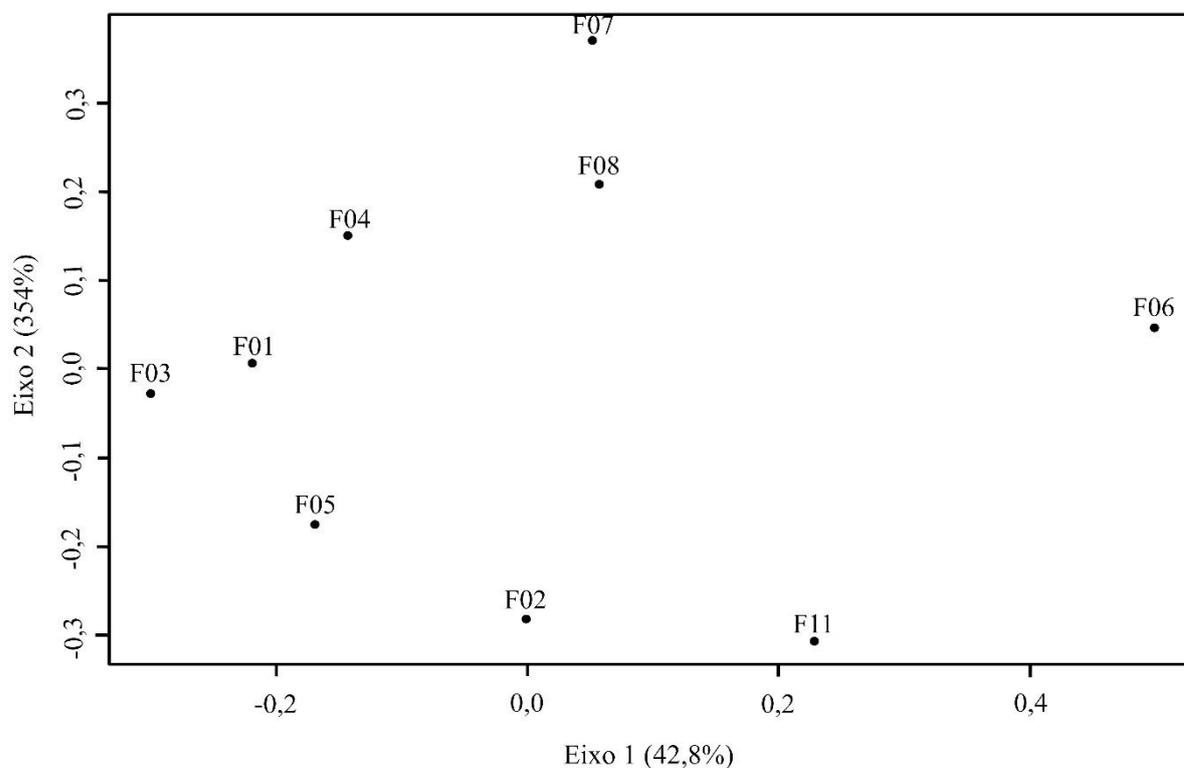
Figura 40 - Dendrograma UPGMA para os táxons da Unidade São Miguel dos Campos



Fonte: Mauro Cavalcanti, 2021.

Com relação aos resultados de CA, os três primeiros eixos foram capazes de explicar 100% da variação total, sendo 44,5% proveniente do primeiro eixo, 40,7% do segundo eixo e 14,8% do terceiro eixo. Segundo o gráfico das projeções do primeiro eixo (FIGURA 42), os resultados se mostraram similares ao observado para PCA, ou seja, uma distinção entre os grupos F01, F02, F03, F05, F06, F09 e F04, F07, F08, os quais se mostraram relativamente bem definidos. Levando-se em consideração a composição taxonômica, o primeiro agrupamento teria predominância de Aulopiformes e Clupeiformes, enquanto o segundo seria composto por Coelacanthiformes e Lepisosteiformes (FIGURA 41).

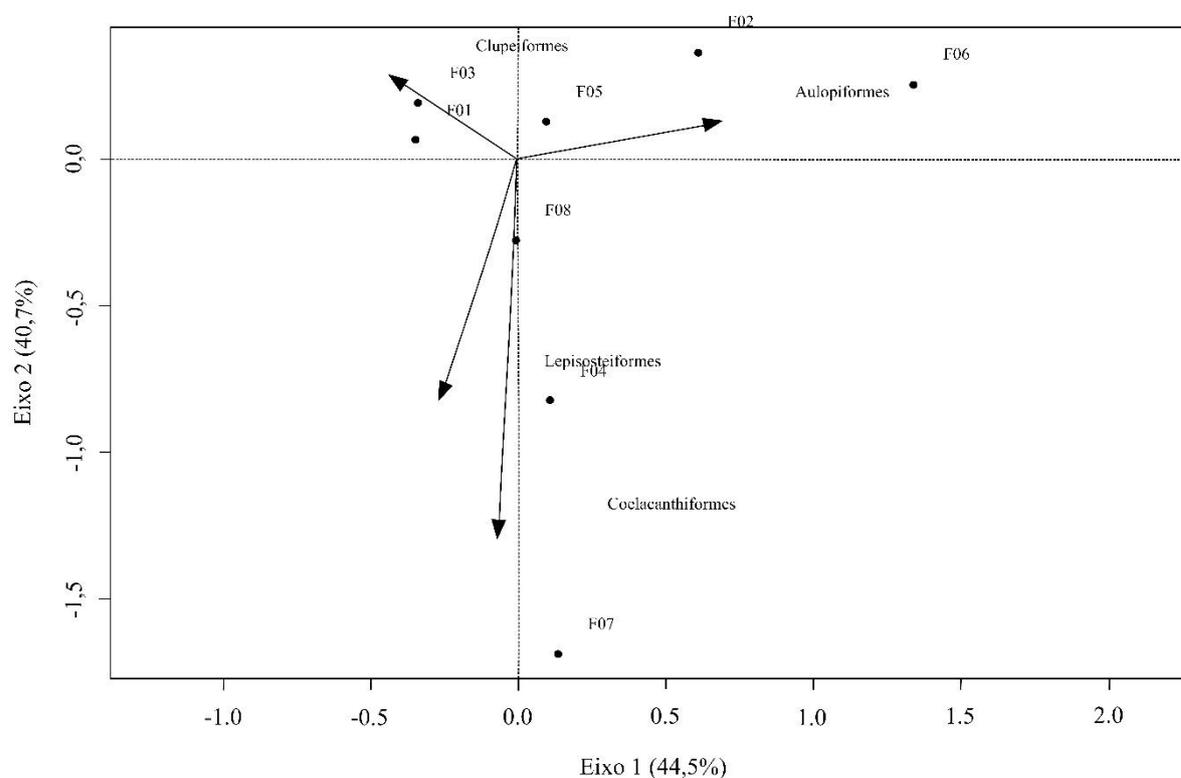
Figura 41 - Análise de Coordenadas Principais (PCA) para as comunidades da Unidade São Miguel dos Campos



Fonte: Mauro Cavalcanti, 2021.

Ainda, ao comparar os resultados de CA e PCA, o primeiro método se mostrou uma ferramenta mais promissora, já que formou agrupamentos melhor definidos a partir dos perfis, cujos padrões seriam semelhantes ao observados na análise de agrupamentos (FIGURA 42). Por sua vez, ao longo das análises aqui empregadas, não foram observadas distorções, como “efeito de arco” (*sensu* GAUCH *et al.*, 1977). Tal fato poderia ser explicado pela natureza homogênea das paleocomunidades estudadas neste capítulo.

Figura 42 - Análise de Correspondências para as comunidades da Unidade São Miguel dos Campos



Fonte: Mauro Cavalcanti, 2021.

#### 4.5.2. Estrutura da paleocomunidade: distribuição dos modos de vida e estratégias alimentares

Maisey (1994) afirmou que todas as espécies viventes ocupam um nicho ecológico e estão posicionadas dentro de uma hierarquia trófica, o que também poderia ser observado no registro fóssilífero (MAFIZONI, 2000). Ainda, a determinação dos hábitos alimentares de um organismo em particular é imprescindível para compreender seu papel ecológico no ecossistema, já que, a partir deles, é possível identificar diferentes categorias tróficas, bem como seu grau de importância na comunidade, além de melhor compreender as inter-relações entre os organismos (AGOSTINHO *et al.*, 1997; GASPAR DA LUZ *et al.*, 2001; NAVARRO *et al.*, 2017).

Adicionalmente, os peixes apresentam uma variedade de hábitos alimentares marcante, que pode variar desde algas unicelulares até mamíferos, necrofagia e detritívoria, o que pode dificultar no delineamento dos padrões tróficos (WOOTTON, 1990; GASPAR DA LUZ *et al.*, 2001; AGUIAR, 2003). Tal plasticidade se deve, principalmente, à quantidade/qualidade de alimentos disponível no ambiente, além do grau das restrições morfológico-comportamentais

das espécies, as quais podem variar conforme a fase ontogenética dos organismos (GASPAR DA LUZ *et al.*, 2001).

No entanto, para que essa variedade alimentar ocorra, os peixes apresentam uma gama de adaptações morfológicas, tanto internas quanto externas, as quais podem ser observadas tanto em peixes atuais quanto em fósseis (CAILLIET *et al.*, 1986; MAFFIZONI, 2000; AGUIAR, 2003). Assim, quando se trata de estimar hábitos alimentares em fósseis, Maffizoni (2000) apontou que além do formato dos dentes, é necessário levar em consideração a posição dos peixes na coluna d'água, tipo de fundo, tolerância a variações ambientais, além das adaptações anatômicas. Ainda de acordo com o autor, a paleocomunidade de peixes da Unidade São Miguel dos Campos poderia ser distribuída em:

- Hábitos zooplantófagos - peixes que se alimentam de zooplâncton;
- Hábitos bentófagos - peixes que buscam o alimento mais no fundo, ingerindo, assim, organismos da fauna bentônica, junto a certa quantidade de sedimento;
- Hábitos iliófagos - peixes que ingerem grande quantidade de lodo associado a matéria orgânica em fase avançada de decomposição, juntamente com microrganismos e algas, principalmente unicelulares.

Tais hábitos se baseavam em exemplares com pouco desenvolvimento de dentição (além da não preservação em boa parte do material estudado), somando-se à presença de predadores ocasionais, como “*Lepidotes*” e *Mawsonia*, porém sem uma pressão predatória constante (MAFFIZONI, 2000). No entanto, coletas posteriores na localidade revelaram a presença de novos táxons, que sugerem pistas a uma nova interpretação desse cenário.

Garcia e colaboradores (2018) atribuíram a Unidade São Miguel dos Campos a um lago alúvio-deltaico do tipo *sabkha*, com episódios de redução do nível da água, associado a um sistema fechado, o que sugere, também, que os organismos seriam tolerantes à salinidade. Além disso, devido à capacidade de alguns peixes tolerarem variações de salinidade, fósseis de peixes marinhos podem ser encontrados em ambientes deposicionais continentais (BRITO *et al.*, 2012), como o que ocorre com fósseis de Aulopiformes na Unidade São Miguel dos Campos.

A ordem Aulopiformes é representada por peixes exclusivamente marinhos, os quais habitam uma variedade de sistemas, desde os mais costeiros, estuários, até profundidades abissais, excedendo 3.000 m (DAVIS e FIELITZ, 2010; SILVA, 2011). Sua entrada na Unidade São Miguel dos Campos provavelmente ocorreu durante os períodos de transgressão marinha na localidade.

Em adição, Aulopiformes são conhecidos por serem peixes predadores ativos (DAVIS e FIELITZ, 2010; BICE e SHIMADA, 2016; NAVARRO *et al.*, 2017) que, provavelmente, tiveram sucesso ao colonizarem o lago, se alimentando de outros peixes e invertebrados marinhos (BICE e SHIMADA, 2016). Além disso, devido ao seu comportamento predador, provavelmente a população de Aulopiformes competiria por alimento com as tartarugas da família Bothremydidae registradas na localidade. No entanto, não há evidências na literatura que apontem a possível dieta de *Atolchelys lepida* ou de qualquer outro membro da família Bothremydidae, que possam confirmar tal hipótese.

Por sua vez, a ordem Clupeiformes é representada por indivíduos pelágicos, cujos fósseis são comumente registrados tanto em paleoambientes de água doce, quanto marinha e/ou salobra (CHANG e MAISEY, 2003; FOREY *et al.*, 2003; MURRAY e WILSON, 2013; FONSECA, 2020). Os peixes dessa ordem são abundantes em zonas de alta produtividade, onde são consumidores diretos de plâncton (COTO *et al.*, 1988; AGUIAR, 2003; BAKUN, 2006; GARRIDO *et al.*, 2015; SILVA, 2019; FONSECA, 2020).

Na Unidade São Miguel dos Campos, são observados espécimes de Clupeiformes de tamanhos variados, podendo chegar até 300 mm de comprimento padrão (*e.g.* *Pseudoellimma gallae*) que, muito provavelmente, teriam os mesmos hábitos alimentares que os observados em Clupeiformes atuais. Ainda, o fato de serem observados indivíduos adultos de tamanho relativamente pequeno, especialmente conforme observado em F03, indica que, provavelmente, eles se agrupavam em pequenos cardumes, como uma forma de se protegerem de predadores.

A ordem Lepisosteiformes é aqui representada pelo gênero “*Lepidotes*”, o qual é frequentemente referido na literatura como peixes que, assim como Clupeiformes, provavelmente possuíam certa tolerância à salinidade, devido à variedade de sedimentos onde seus fósseis são encontrados (GALLO-DASILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004; BRITO *et al.*, 2012; PAIVA, 2017). Ainda, os registros do táxon em ambiente marinho datam desde o Eojurássico (*L. elvensis* Agassiz (1833-34), Toarciano - Wuttemberg/Alemanha) (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012; PAIVA, 2017) até o Cretáceo (“*L.*” *wenzae* Brito e Gallo, 2003, Eocretáceo do Brasil: Albiano - Bacia do Araripe; “*L.*” *dixseptiensis* Silva Santos, 1963, Neocretáceo do Brasil: Turoniano/Campaniano - Bacia Potiguar) (GALLO e BRITO, 2004). O registro de “*L.*” *alagoensis* e “*L.*” sp. no Eocretáceo da Unidade São Miguel dos Campos corrobora, também, a afirmativa da sua tolerância à salinidade, já que foram encontrados em associação a representantes de Aulopiformes e Clupeiformes.

Em adição, Gallo-da-Silva (1998) e Paiva (2017) afirmaram que existe mudança no modo de vida dos representantes de “*Lepidotes*” brasileiros. De acordo com as autoras, nas

fases mais juvenis, o táxon teria um corpo mais fusiforme e delgado, o que lhe conferia uma natação mais rápida e permitia ocupar a parte mais rasa do lago, onde se alimentariam de presas de corpo mole que viviam na coluna d'água, devido à dentição parcialmente trituradora, formada por dentes mais arredondados na região do palato e dentes mais finos nos maxilares. Por conta dessa dentição híbrida, Maffizzoni (2000) apontou que o táxon, também, poderia se alimentar de pequenos peixes.

Esse padrão de comportamento mudaria conforme o peixe alcançaria o estágio adulto, quando teria o corpo mais pesado e mais lento, ocupando, assim, águas relativamente mais profundas, onde se alimentaria de moluscos que viviam no fundo do lago, conforme observado no padrão de dentição triturador mais robusto e completo (GALLO-DA-SILVA, 1998; PAIVA, 2017). Quanto aos representantes de "*Lepidotes*" da Unidade São Miguel dos Campos, no entanto, apenas "*L.*" sp. apresenta uma placa dentária parcialmente preservada, indicando ser, provavelmente, de um indivíduo adulto, enquanto em "*L.*" *alagoensis* não foram preservados dentes de nenhuma natureza. No entanto, Gallo (2000) afirmou que "*L.*" *alagoensis* seria a única espécie brasileira de "*Lepidotes*" que não teria dentes marginais, então sua dentição funcional seria basicamente trituradora, mais direcionada a uma dieta baseada em invertebrados, tanto na fase mais juvenil, quanto na adulta. Dessa forma, a hipótese de Maffizzoni (2000) de o gênero de alimentaria de pequenos peixes não se aplicaria em "*L.*" *alagoensis*.

Apesar de Coelacanthiformes ter uma história de vida evolutiva ligada ao ambiente marinho, o gênero *Mawsonia* é normalmente referido na literatura (e.g. CARVALHO, 2002; CARVALHO e MAISEY, 2008; BRITO *et al.*, 2012; DEESRI *et al.*, 2018) como táxon não-marinho, restrito a ambientes continentais e estuarinos. Tal hipótese é comumente associada à forma de preservação dos fósseis do gênero, com esqueletos completos e ossos normalmente articulados, os quais estariam relacionados, também, a indivíduos de comportamento sedentário e nado lento (CARVALHO, 1976).

No entanto, algumas ocorrências de *Mawsonia* no Eocretáceo (Albiano) do Brasil são associadas a peixes marinhos, como *Vinctifer* Jordan, 1919 e *Cladocyclus* Agassiz, 1841, na Formação Santana (Bacia do Araripe) (CARVALHO, 2002; BRITO *et al.*, 2012). De acordo com Carvalho (2002), os peixes marinhos encontrados na Formação Santana provavelmente entravam em água doce/salobra para se alimentar e/ou se reproduzir, o que explicaria sua ocorrência juntamente a *Mawsonia*. Além disso, a autora inferiu que tal ocorrência seria indicativo de que o táxon teria uma possível tolerância à salinidade (embora continuasse considerado não-marinho).

Recentemente, Brito e colaboradores (2021) registraram a primeira ocorrência inequívoca do gênero *Mawsonia* em sedimentos marinhos, no Neocretáceo (Maastrichtiano) de Oued Zem, em Marrocos. Os autores afirmaram, ainda, que o gênero teria retornado para o ambiente marinho somente no final do Cretáceo, o que explicaria, também suas rotas de dispersão entre África e Europa.

Com relação à paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, foi observada a ocorrência de *Mawsonia* associada a Aulopiformes e Clupeiformes em vários níveis pelíticos. Embora sejam táxons reconhecidamente marinhos, provavelmente aproveitaram momentos de subida do nível do mar e entraram na localidade, a qual formaria um sistema de lago salgado (GARCIA *et al.*, 2018; vide Cap. 2). Assim, *Mawsonia* provavelmente teria uma tolerância às taxas de salinidade maior à apontada em Carvalho (1976; 2002).

Além disso, o fato de *Mawsonia* ter sido encontrado num lago salgado mais antigo do que o apontado em Brito e colaboradores (2021) sugere que o táxon poderia ter a capacidade de retornar ao ambiente marinho ainda mais cedo, porém são necessários novos estudos e novos registros do táxon em ambientes inequivocamente marinhos para corroborar tal hipótese.

Com relação à alimentação, os exemplares de *Mawsonia* sp. encontrados na Unidade São Miguel dos Campos não apresentam dentes preservados. Porém, são referidos na literatura como possuidores de dentição mais trituradora, o que sugere uma alimentação do tipo durófaga (MAFFIZZONI, 2000; CARVALHO, 2002).

Além disso, Carvalho (1976) sugeriu que *Mawsonia* poderia ter um comportamento semelhante ao de *Latimeria*, ou seja, seriam indivíduos relativamente parados, em meio a rochedos, onde esperariam por suas presas. Tal hipótese corroboraria, assim, a proposta de Maffizzoni (2000), de que *Mawsonia* seria um predador ocasional.

Em resumo, os prováveis modos de vida e hábitos alimentares da paleocomunidade de peixes da Unidade São Miguel dos Campos podem ser definidos conforme exposto na Tabela 6. Comparando com o modelo proposto por Maffizzoni (2000), não foram observados táxons com hábitos iliófagos na localidade.

De acordo com Gaspar da Luz e colaboradores (2001), a presença de indivíduos iliófagos é de extrema importância no ecossistema aquático, pois eles são responsáveis pela aceleração da reciclagem de nutrientes, especialmente onde detritívoros apresentam baixa participação. No entanto, levando-se em consideração que o paleoambiente em estudo é proveniente de registro fossilífero, provavelmente não foram preservados, ou ainda não foram encontrados no afloramento.

Tabela 6 - Classificação dos grupos funcionais da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos

<i>Táxon</i>	Nível trófico	Estratégia alimentar	Estratégia de captura	Posição na coluna d'água
<i>Aulopiformes</i>	Consumidor	Carnívoro /piscívoro e invertebrados	Predador ativo	Fundo
<i>Coelacanthiformes</i>	Consumidor	Carnívoro /invertebrados (durófago)	Predador ocasional/senta-espera	Fundo
<i>Clupeiformes</i>	Consumidor	Onívoros/planctófago	Suspensívoro passivo	Pelágico
<i>Lepisosteiformes</i>	Consumidor	Carnívoro /invertebrados (durófago)	Predador ocasional/busca ativa	Fundo

A predação é uma força importante nas populações de presas e promove a estabilidade nas comunidades de peixes (FIORI *et al.*, 2018). Em adição, predadores piscívoros exercem uma influência do tipo *top-down* na comunidade, especialmente durante eventos de retração do nível da água (GASPAR DA LUZ *et al.*, 2001; NAVARRO *et al.*, 2017). Na Unidade São Miguel dos Campos, esse papel seria representado pelos Aulopiformes, que provavelmente atuariam na manutenção da paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, especialmente em episódios recorrentes de redução do nível da coluna d'água registrados para a localidade.

Por sua vez, grande parte dos peixes apresentam uma expressiva plasticidade alimentar, devido à quantidade/qualidade de alimento disponível no ambiente, variação sazonal ou comportamento das espécies (GASPAR DA LUZ *et al.*, 2001; PEREIRA e JACOBUCCI, 2008). Entre os peixes com grande plasticidade, destacam-se os onívoros, cuja estratégia alimentar assegura seu estabelecimento em locais onde há constantes flutuações ambientais (GASPAR DA LUZ *et al.*, 2001). Na Unidade São Miguel dos Campos, o grupo de peixes onívoros é representado pelos Clupeiformes que, assim como Aulopiformes, aparentemente possuíam um papel fundamental na paleocomunidade, exercendo um controle do tipo *top-down* sobre o zooplâncton e representando a base da cadeia alimentar para diversas espécies

piscívoras (AGUIAR, 2003; CHECKLEY *et al.*, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2012; FONSECA, 2020).

Em adição, peixes de hábitos bentófagos apresentam uma grande diversidade adaptações morfológicas, as quais permitem uma igual variedade de comportamentos alimentares, além de estratégias diversas de forrageamento (PREREIRA e JACOBUCCI, 2008). Diversos pesquisadores (*e.g.* CARVALHO, 1976, 2002; CARVALHO e MAISEY, 2008; BRITO *et al.*, 2012) apontam, ainda, que “*Lepidotes*” e *Mawsonia* são normalmente encontrados juntos nos afloramentos brasileiros e africanos.

Isso poderia ser explicado pelo provável padrão de comportamento semelhante, especialmente dos indivíduos adultos, que compartilhariam preferências alimentares, além de ambientes mais profundos e de águas mais calmas, o que sugere um potencial para competição entre os táxons. No entanto, enquanto *Mawsonia* teria um comportamento de senta-espera, o formato do corpo de “*Lepidotes*” sugere um hábito diferente e mais ativo em relação *Mawsonia*.

#### 4.5.3. Respostas Bióticas a Perturbações Paleoambientais

Como resposta imediata a perturbações ambientais, os peixes tendem a fugir, alterar o ritmo e padrão natatório, reduzir o comportamento antipredatório, aumentar a procura por abrigo, diminuir o comportamento territorial e apresentar disrupção com comportamento alimentar (GALHARDO e OLIVEIRA, 2006; SILVEIRA *et al.*, 2009). No entanto, quando expostos a eventos de estresse intenso ou prolongados, a resposta dos peixes pode ser negativa para o seu estado de saúde, principalmente em aspectos fisiológicos (SILVEIRA *et al.*, 2009).

Segundo os mais recentes estudos sobre a Unidade São Miguel dos Campos (*e.g.* GARCIA *et al.*, 2018; CHINELLATO *et al.*, 2018), a localidade teria sido um paleoambiente constantemente perturbado, devido a ações das tempestades e incursões marinhas, devido à abertura do Atlântico Sul. Além disso, de acordo com os resultados das análises geoquímicas, discutidas no Capítulo 2 desta tese, há indícios de oscilações de temperatura e nas taxas de oxigenação na água, o que também condiz com um paleoambiente constantemente perturbado.

Tais oscilações teriam refletido, também, nas paleocomunidades de peixes da Unidade São Miguel dos Campos, conforme observado na tafonomia dos exemplares aqui estudados. Melo (2011) elaborou um estudo tafonômico detalhado sobre a paleoictiofauna da localidade, o qual é atualizado em Gallo e colaboradores (em preparação), que contou com observações em evidências de tetania, bem como níveis de decomposição, desarticulação e distribuição dos

exemplares ao longo do afloramento, a partir dos quais foi possível inferir a existência de quatro tafofácies.

A variação de tais tafofácies demonstrou alterações significativas, desde cenários de águas mais profundas e de baixa energia, porém perturbados por chuvas torrenciais, até águas mais rasas e paleoambientes de alta energia. Além disso, os táxons analisados apresentam diversos estágios ontogenéticos distintos, os quais demonstraram cenários de morte não-seletiva, devido ao declínio da espessura da coluna d'água, que teria gerado, por sua vez, uma alteração considerável nas taxas de salinidade, oxigenação e pH do lago (GALLO *et al.*, em preparação).

De acordo com Munday e colaboradores (2009), Apesar de peixes serem sensíveis a mudanças de temperatura de poucos graus Celsius na água, os limites de tolerância ao aumento de temperatura não são fixos para os táxons, já que a exposição a uma temperatura que poderia ser letal leva à resposta adaptativa (BALDISSEROTTO, 2009). Ainda, Hochachka e Somero (2002) apontaram que as principais adaptações dos peixes relacionadas à temperatura são as de resistência e de capacidade, as quais podem acontecer diante de situações extremas ou não. Já alterações nas concentrações de oxigênio dissolvido na água podem influenciar no desenvolvimento de estratégias que envolvam mudanças teciduais, fisiológicas e até comportamentais dos peixes (BALDISSEROTTO, 2009; ZENI *et al.*, 2016).

Ainda, em relação à paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos, Melo (2011) apontou que Clupeiformes seria indicador ambiental sensível. De acordo com os resultados deste capítulo, Clupeiformes são interpretados como portadores de uma plasticidade alimentar (mais generalistas).

Indivíduos generalistas são, normalmente, associados a ambientes mais instáveis, já que sua população tende a aumentar conforme a perturbação ambiental também aumenta (PIANKA, 1970; CASATTI *et al.*, 2006; DUFECH, 2009). Levando-se em consideração o mesmo esforço amostral aplicado para coleta em todos os táxons aqui estudados, a maior presença da Clupeiformes nas paleocomunidades da Unidade São Miguel dos Campos poderia ser interpretada como positivamente correlacionada ao nível de estresse ambiental da localidade, já que sua população tenderia a aumentar conforme o paleoambiente se tornaria mais perturbado.

Tal evento de perturbação ambiental poderia ser, também, observado pela tetania dos exemplares aqui estudados. De acordo com Melo (2011), a tetania pode ser ocasionada por choque, seja de calor, salinidade/alcalinidade, ou estresse respiratório. No caso da Unidade São

Miguel dos Campos, tais eventos estariam associados à presença de pirita e concreções carbonáticas, os quais seriam indicativos de eventos anóxicos extremos.

## CONCLUSÕES

Os resultados do presente capítulo apresentaram dados importantes sobre os aspectos paleoecológicos da Unidade São Miguel dos Campos. Foi observado que paleoictiofauna da localidade é composta, majoritariamente, por representantes de Actinopterygii.

Além disso, entre os Actinopterygii, as ordens Aulopiformes e Clupeomorpha (Clupeiformes + Ellimmichthyiformes) se mostraram as mais dominantes, representando cerca de 82% da diversidade taxonômica registrada na localidade.

A utilização de análise multivariada em estudos paleoecológicos se mostrou promissora, principalmente quando voltada para interpretação de dados ecológicos complexos. No entanto, o uso da ferramenta ainda é relativamente escasso em afloramentos brasileiros. Com relação à Unidade São Miguel dos Campos, foi observado que as análises de agrupamento e as técnicas de ordenação apresentaram resultados similares.

Os resultados de CA e PCA mostraram agrupamentos entre as paleocomunidades da Unidade São Miguel dos Campos. No entanto, a CA se mostrou uma ferramenta mais promissora. As paleocomunidades são relativamente homogêneas, conforme observado pela ausência do “efeito de arco” (*sensu* GAUCH *et al.*, 1977).

A presença de predadores piscívoros nas paleocomunidades da Unidade São Miguel dos Campos, como Aulopiformes, provavelmente auxiliaria na manutenção da paleoictiofauna, especialmente em episódios recorrentes de redução do nível da coluna d'água registrados para a localidade.

Ainda, o fato de serem observados indivíduos adultos de Clupeiformes, com tamanho relativamente pequeno, indica que, provavelmente, eles se agrupavam em pequenos cardumes, como uma forma de se protegerem de predadores. Além disso, são peixes de grande plasticidade alimentar, o que poderia ser uma vantagem em relação à sua ocorrência em ambientes mais perturbados.

*Mawsonia* e “*Lepidotes*” possuem evidências de um potencial para competição entre si. No entanto, enquanto *Mawsonia* teria um comportamento de senta-espera, o formato do corpo de sugere um hábito diferente e mais ativo em relação *Mawsonia*.

## REFERÊNCIAS

AGASSIZ, J. L. R. *Recherches sur les poissons fossiles*. Neuchatel, Ed. Petitpierre, t. 1 -5, 1833-1844.

\_\_\_\_\_. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará. in the north of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal*, v. 30, p. 82-84, 1841.

AGOSTINHO, A. A.; HAHAN, N. S.; GOMES, L. C.; BINI, L. M. Estrutura trófica. In: VAZZOLER, A. E. A. M.; AGOSTINHO, A. A.; HAHN, N. S. (Eds.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. EDUEM, 1997. p. 229-248.

AGUIAR, J. B. S. *Influência da cadeia trófica marinha na ocorrência e abundância de peixes de importância comercial*. 109f. Dissertação (Mestrado em Engenharia de Produção e Sistemas), Programa de Pós-graduação em Engenharia de Produção e Sistemas, Universidade Federal de Santa Catarina, Dissertação de Mestrado, 2003.

ANAND, A.; MALHI, R. K. M.; SRIVASTAVA, P. K.; SINGH, P.; MUDALIAR, A. N.; PETROPOULOS, G. P.; KIRAN, G. S. Optimal band characterization in reformation of hyperspectral indices for species diversity estimation. *Physics and Chemistry of the Earth*. No prelo. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.pce.2021.103040>.

BAKUN, A. Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: Navigating the “predator pit” topographies. *Progress in Oceanography*, v. 68, n. 2-4, p. 271-288, 2006.

BANDEIRA, B.; JAMET, J.-L.; JAMET, D.; GINOUX, J.-M. Mathematical convergences of biodiversity indices. *Ecological Indicators*, v. 29, p. 522-528, 2013.

BARTON, D. G.; WILSON, M. V. H. Taphonomic variations in Eocene fish-bearing varves at Horsefly, British Columbia, reveal 10.000 years of environmental change. *Canadian Journal of Earth Sciences*, v. 42, p. 137-149, 2005.

BERGER, W. H.; PARKER, F. L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science*, v. 168, p. 1345-1347, 1970.

BICE, K. N.; SHIMADA, K. Fossil marine vertebrates from the Codell Sandstone Member (middle Turonian) of the Upper Cretaceous Carlile Shale in Jewell County, Kansas, USA. *Cretaceous Research*, v. 65, p. 172-198, 2016.

BRITO, P. M.; MARTILL, D. M.; EAVES, I.; SMITH, R. E.; COOPER, S. L. A. A marine Late Cretaceous (Maastrichtian) coelacanth from North Africa. *Cretaceous Research*, v. 122, p. 104768, 2021.

\_\_\_\_\_; GALLO, V. A new species of *Lepidotes* (Neopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.23, n. 1, p. 47-53, 2003.

\_\_\_\_\_; SEVERIANO, K. C.; MAYRINCK, T.; MACHADO, L. P. Peixes de água doce com distribuição na América do Sul e África. In: GALLO, V.; SILVA, H. M. A.;

BRITO, P. M.; FIGUEIREDO, F. J. (Eds.), *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Interciência, 2012, v. 1, p. 207-223.

CAILLIET, G. M.; LOVE, M. S.; EBELING, A. W. *Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history*. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 1986.

CARVALHO, M. S. S. *O Gênero Mawsonia (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das Bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luis*. 172f. Tese (Doutorado em Geologia), Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado, 2002.

\_\_\_\_\_. *O gênero Mawsonia na ictiofauna do Cretáceo do Estado da Bahia*. 84f. Dissertação (Mestrado em Geologia), Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 1976.

\_\_\_\_\_.; MAISEY, J. G. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. In: CAVIN, L., LONGBOTTOM, A.; RICHTER, M. (Eds.), *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, London, Special Publications, 2008. v. 295 p. 109-144.

CASATTI, L.; LANGEANI, F.; SILVA, M.; CASTRO, R. M. C. Stream fishes, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 66, p. 29-41, 2006.

CHANG, M. M.; MAISEY, J. Redescription of *Ellimma branneri* and *Diplomystus shengliensis*, and relationships of some basal clupeomorphs. *American Museum Novitates*, v. 3404, p. 1-35, 2003.

CHAO, A.; JOST, L. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *British Ecological Society, Methods in Ecology and Evolution*, v. 6, p. 873-882, 2015.

CHECKLEY, D. M.; ALHEIT, J.; OOZEKI, Y.; ROY, C. (Eds.). *Climate Change and Small Pelagic Fish*. Cambridge: Cambridge University Press, 372p. 2009.

CHINELATTO, G.; VIDAL, A. C.; KURODA, M.C.; BASILICI, G. A taphofacies model for coquina sedimentation in lakes (Lower Cretaceous, Morro do Chaves Formation, NE Brazil). *Cretaceous Research*, v. 85, p. 1-19, 2018.

CLIFFORD, H. T.; STEPHENSON, W. 1975. *An Introduction to Numerical Classification*. Academic Press, London, New York. 1975.

CROSS, F. B. Fishes as indicators of Pleistocene and Recent environments in the Central Great Plains. In: DORT, W.; JONES, J. K. (Eds.), *Pleistocene and Recent environments of the Central Great Plains*. University of Kansas, Special Publication, 1970. v. 3, p. 241-258.

COTO, C. F.; LUNA, A. O.; CALVO, A. L.; GARCÍA, F. Z. Abundancia de algunas especies de Anchoas en la laguna de Términos (México), estimada a través de la captura de huevos. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, v. 15, n. 1, p. 125-134, 1988.

CZERMAINSKI, A.B. Análise de correspondência. Piracicaba, 2004. [internet] Disponível em: <<http://ce.esalq.usp.br/tadeu/anabeatriz.pdf>> Acesso em 29/11/2021.

DAVIS, M. P.; FIELITZ, C. Estimating divergence times of lizardfishes and their allies (Euteleostei: Aulopiformes) and the timing of deep-sea adaptations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 57, p. 1194-1208. 2010.

DEESRI, U.; CAVIN, L.; AMIOT, R.; BARDET, N.; BUFFETAUT, E.; CUNY, G.; GINER, S., MARTIN, J. E.; SUAN, G. A mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) from the Rhaetian (Upper Triassic) of the Peygros quarry, Le Thoronet (Var, southeastern France). *Geological Magazine*, v. 155, n. 1, p. 187-192. 2018.

DIGBY, P. G. N.; KEMPTON, R. A. 1987. *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman & Hall, London. 1987.

DUFECH, A. P. S. *Uso de assembleias de peixes como indicadores de degradação ambiental nos ecossistemas aquáticos do Delta do Rio Jacuí, RS*. 213f. Tese (Doutorado em Biologia Animal), Programa de Pós-graduação em Biologia Animal/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2009.

ELDER, R. L.; SMITH, G. R. Fish taphonomy and environmental inference in paleolimnology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 62, p. 577-592, 1988.

FANG, H.; JIANYU, C.; YONGCHUAN, S.; YAOZONG, L. Application of organic facies studies to sedimentary basin analysis: a case study from the Yitong Graben. China. *Organic Geochemistry*, v. 20, p. 27-42, 1993.

FIORI, L. F.; FIGUEIREDO, B. R. S.; PAVANELLO, A.; ALVES, V. S.; MATHIAS, P. C. F.; BENEDITO, E. Physiological responses of anti-predation in prey fish to the threat of piscivorous fish in different underwater visibility conditions. *Iheringia, Série Zoologia*, v. 108, p. 1-6, 2018.

FONSECA, P. M. R. *Ecologia trófica de pequenos peixes pelágicos na Península Ibérica: Competição e predação de ovos*. 73f. Dissertação (Mestrado em Ecologia Marinha), Programa de Pós-graduação em Ecologia Marinha, Instituto de Biologia Animal/Universidade de Lisboa, 2020.

FOREY, P. L.; Y. I. L.; PATTERSON, C.; DAVIES, C. E. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 1, n. 4, p. 227-330, 2003.

GALLO-DA-SILVA, V. *Revisão das espécies do gênero Lepidotes Agassiz, 1832 (Actinopterygii, Semionotiformes) do Mesozóico do Brasil, com comentários sobre as relações filogenéticas da família Semionotidae*. São Paulo, 1998. 259 f. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar), Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências/Universidade de São Paulo, 1998.

GALLO, V. First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas basin, northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia*, v. 51, p. 1-14, 2000.

\_\_\_\_\_; BRITO, P. M. An overview of Brazilian semionotids. In: G. ARRATIA e A. TINTORI (eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 2004. p. 253-264.

\_\_\_\_\_; COELHO, P. M. First occurrence of an aulopiform fish in the Barremian of the Sergipe-Alagoas Basin, northeastern Brazil. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Mesozoic Fishes 4 – Systematics, Homology and Nomenclature*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2008. p. 351-371.

\_\_\_\_\_; PETRA, R.; PAIVA, H. C. L.; ARAÚJO Jr. H. I. (em preparação) Taphonomy of the Lower Cretaceous paleoichthyofauna from the Morro do Chaves Formation, Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil.

GAMITO, S. Caution is needed when applying Margalef diversity index. *Ecological Indicators*, v. 10, p. 550-551, 2010.

GARCIA, G. G.; GARCIA, A. J. V.; HENRIQUES, M. H. P. Palynology of the Morro do Chaves Formation (Lower Cretaceous), Sergipe Alagoas Basin, NE Brazil: Paleoenvironmental implications for the early history of the South Atlantic. *Cretaceous Research*, v. 90, p. 7-20. 2018.

GARRIDO, S.; BEN-HAMADOU, R.; SANTOS, A. M. P.; FERREIRA, S.; TEODÓSIO, M. A.; COTANO, U.; IRIGOIEN, X.; PECK, M. A.; SAIZ; E.; RÉ, P. (2015a). Born small, die young: Intrinsic, size-selective mortality in marine larval fish. *Scientific Reports*, v. 5, p. 17065, 2015.

GASPAR DA LUZ, K. D.; ABUJANRA, F.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, v. 23, n. 2, p. 401-407, 2001.

GAUCH, H. G., Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 1982.

\_\_\_\_\_; WHITTAKER, R. H.; WENTWORTH, T. R. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology*, v. 65, p. 157-174, 1977.

GREENACE, M. 2010. *Biplots in Practice*. Madrid: Fundación BBVA. 2010.

GUINOT, G. Late Cretaceous elasmobranch palaeoecology in NW Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 388, p. 23-41, 2013.

GÜRGEY, K.; BATI, Z. Palynological and petroleum geochemical assessment of the Lower Oligocene Mezardere Formation, Thrace Basin, NW Turkey. *Turkish Journal of Earth Sciences*, v. 27, 349-383, 2018.

HILL, M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, v. 54, p. 427-432, 1973.

HONGYU, K. *Comparação do GGE biplot ponderado e AMMI-ponderado com outros modelos de interação genótipo × ambiente*. São Paulo. 2015. 155p. Tese (Doutorado em Estatística e Experimentação Agronômica), Programa de Pós-graduação em Estatística e Experimentação Agronômica, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/Universidade de São Paulo, 2015.

\_\_\_\_\_; SANDANIELO, V. L.; OLIVEIRA Jr., G. J. Análise de Componentes Principais: resumo teórico, aplicação e interpretação Principal Component Analysis: theory, interpretations and applications. *Engineering and Science*, v. 5, n. 1, p. 83-90, 2015.

INGRAM, J. C. Berger–Parker Index. In: *Encyclopedia of Ecology: Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Massachusetts, Academic Press, 2008, p. 332-334.

JONG, T. M. A comparison of three diversity indices based on their components of richness and evenness. *Oikos*, v. 1, p. 222-227, 1975.

JORDAN, D. S. New genera of fossil fishes from Brazil. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, v. 71, p. 208-210, 1919.

LÓPEZ-ARBARELLO, A. Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PLoS ONE*, v. 7, n. 7, p. 1-44, 2012.

LUCIO, P. S.; TOSCANO, E. M. M.; ABREU, M. L. Caracterização de séries climatológicas pontuais via análise canônica de correspondência - estudo de caso. *Revista Brasileira de Geofísica*, v.17, p. 41, 1999.

LUDWIG, J. A.; REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons. 1988.

McINTOSH, R. P. (1967). An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, v. 48, n. 3, p. 392-404, 1967.

MacARTHUR, R. H. Patterns of species diversity. *Biological Review*, v. 40, p. 510-533, 1965.

MAFFIZONI, A. F. *Plaeoictiofauna da Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior do Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio Grande do Sul. 2000. 149f. Tese (Doutorado em Geociências), Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2000.

MAGURRAN, A. E. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, London, 2004.

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.

- MANOSSO, F. C.; ZWOLINSKI, ZB.; NAJWER, A.; BASSO, B. T.; SANTOS, D. S.; PAGLIARINI, M. V. Spatial pattern of geodiversity assessment in the Marrecas River drainage basin, Paraná, Brazil. *Ecological Indicators*, v. 126, p. 107703, 20,21
- MARGALEF, R. Information theory in ecology. *General Systems*, v. 3, p. 36-71, 1958.
- MARIANO, W. S.; OBA, E. T.; SANTOS, L. R. B. *et al.* Respostas fisiológicas de jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Characiformes, Erythrinidae) expostos ao ar atmosférico. *Revista brasileira de saúde e produção animal*, v.10, p. 210-223, 2006.
- MAWSON, J.; WOODWARD, A. S. 1907. On the cretaceous formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society*, v. 63, p. 128-139. 1907.
- MELO, A. S. O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica*, v. 8, n. 3, p. 21-27, 2008.
- MELO, R. S. P. F. *Análise tafonômica da ictiofauna da Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro, 2011. 181f. Tese (Doutorado em Biociências), Programa de Pós-Graduação em Biociências, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2011.
- MENDES, R. S.; EVANGELISTA, L. R.; THOMAZ, S. M.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography*, v. 31, p. 450-456, 2008.
- MENHINICK, E. F. A comparison of some species individuals’ diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, v. 45, p. 859-861, 1964.
- MICELI-ROMERO, A.; PHILP, R. P. Organic geochemistry of the Woodford Shale, southeastern Oklahoma: how variable can shales. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, v. 96, p. 493-517, 2012.
- MUNDAY, P. L.; LEIS, E. J. M.; LOUGH, E. J. M. *et al.* Climate change and coral reef connectivity. *Coral Reefs*, v. 28, p. 379-395, 2009.
- MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous of Morocco. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Mesozoic fishes 5 - global diversity and evolution*. Verlag Dr. Friederich Pfeil. 2013. p. 267-290.
- NAVARRO, J.; SÁEZ-LIANTE, R.; ALBO-PUIGSERVER, M.; COLL, M.; PALOMERA, I. Feeding strategies and ecological roles of three predatory pelagic fish in the western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research II*, v. 140, p. 9-17, 2017.
- NENADIC, O.; GREENACRE, M. Correspondence analysis in R, with two- and three-dimensional graphics: the ca package. *Journal of Statistical Software*, v. 20, p. 1-13, 2020.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.;

STEVENS, M. H. H.; SZOECS, E.; WAGNER, H. 2020. Vegan: Community Ecology Package 2.5-7. Disponível em <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

PAIVA, H. C. L. *Revisão de “Lepidotes” piauhyensis Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero Lepidotes*. Rio de Janeiro, 2017. 166f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução), Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Instituto Roberto Alcântara Gomes Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2017.

\_\_\_\_\_; GALLO, V. Paleocologia x Ecologia: Uma interação necessária? *Sustinere*, v. 9, n. 1, p. 254-296, 2021.

PEREIRA, P. H. C.; JACOBUCCI, G. B. Dieta e comportamento alimentar de *Malacoctenus delalandii* (Perciformes: Labrisomidae). *Biota Neotropica*, v. 8, n. 3, p. 1-9, 2008.

PIANKA, E. R. On r or K selection. *American Naturalist*, v. 104, p. 592-597, 1970.

PINTO, R.; PATRÍCIO, J.; BAETA, A.; FATH, B.; NETO, J. M.; MARQUES, J. C. Review and evaluation of estuarine biotic indices to assess benthic condition. *Ecological Indicators*, v. 9, p. 1-25, 2009.

PURVIS, A.; HECTOR, A. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, v. 405, p. 21-219, 2000.

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.

RICOTTA, C. On parametric evenness measures. *Journal of Theoretical Biology*, v. 222, n. 2, p. 189-197, 2003.

SALAS, F.; MARCOS, C.; NETO, J. M.; PATRÍCIO, J.; PÉREZ-RUZAFÁ, A.; MARQUES, J. C. Userfriendly guide for using benthic ecological indicators in coastal and marine quality assessment. *Ocean & Coastal Management*, v. 49, p. 308-331, 2006.

SILVA, A. C. G. *Ontogênese de clupeiformes de ambientes costeiros do litoral de Pernambuco*. Pernambuco, 2019. 80f. Tese (Doutorado em Recursos Pesqueiros e Aquicultura), Programa de Pós-graduação em Recursos Pesqueiros e Aquicultura, Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2019.

SILVA, H. M. A. *Biogeografia e Sistemática dos peixes Aulopiformes*. Rio de Janeiro, 2011. 256f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução), Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Instituto Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2011.

SILVA SANTOS, R. Peixes do Cretácico do Rio Grande do Norte. In: 35º Congresso Brasileiro de Paleontologia, *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v.1, p. 67-74, 1963.

SILVA-TELES Jr., A.; HENZ, G. I.; ARAI, M. Evidências das primeiras ingressões marinhas na fase rift da margem leste brasileira. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 8, n. 2/4, p. 401-427, 1994.

SILVEIRA, U. S.; LOGATO, P. V. R.; PONTES, E. C. Fatores estressantes em peixes. *Revista Eletrônica Nutrime*, v. 6, n. 4, p. 1001-1017, 2009.

SLATT, R. M.; RODRIGUEZ, N. D. Comparative sequence stratigraphy and organic geochemistry of gas shales: commonality or coincidence? *Journal of Natural Gas Science and Engineering*, v. 8, p. 68-84, 2012.

SNEATH, P. H.; SOKAL, R. R. *Numerical taxonomy the principles and practice of numerical classification*. San Francisco: W.H. Freeman. 573p. 1973.

SOUZA, A. C. B.; DO NASCIMENTO JR., D. R.; FILHO, F. N.; BATEZELLI, A.; SANTOS, F. H.; OLIVEIRA, K. M. L.; ALMEIDA, N. M. Sequence stratigraphy and organic geochemistry: An integrated approach to understand the anoxic events and paleoenvironmental evolution of the Ceará basin, Brazilian Equatorial margin. *Marine and Petroleum Geology*, v. 129, p. 105074, 2021.

WARWICK, R. M.; CLARKE, K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, v. 35, p. 532-543, 1998.

WOOTON, R. J. *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman & Hall, 1990.

VALLE; I.; ASTORKIZA, K. Exploring cross correlation among diversity indices. *Fisheries Research*, v. 204, p. 103-115, 2018.

ZENI, T. O.; OSTRENSKY, A.; WESTPHAL, G. G. C. Respostas adaptativas de peixes a alterações ambientais de temperatura e de oxigênio dissolvido. *Archives of Veterinary Science*, v. 21, n. 3, p. 01-16, 2016.

## CONCLUSÕES GERAIS

Embora a pandemia de COVID-19 tenha impedido a análise completa das amostras geológicas e paleontológicas da Unidade São Miguel dos Campos (em especial durante os anos de 2020 e 2021), foi possível observar que:

1. A geoquímica orgânica se mostrou uma metodologia eficiente para compreender parte dos fatores ambientais que controlavam a produção de matéria orgânica na localidade.
2. De todos os níveis geológicos amostrados na Unidade São Miguel dos Campos, apenas cinco apresentaram valores maiores que 1% de COT, sendo a maioria representativa de querogênios do tipo II (origem marinha).
3. A presença de querogênios do tipo II foi interpretada como indicativa de ambientes redutores, depositados em períodos relativamente mais calmos, o que teria facilitado a preservação da matéria orgânica na Unidade São Miguel dos Campos.
4. Apesar de ser um ambiente constantemente perturbado, seja por eventos de incursões marinhas, seja por tempestades, as rochas da Unidade São Miguel dos Campos provavelmente estariam em transição para uma zona termicamente madura.
5. De acordo com os resultados observados, a paleoictiofauna da Unidade São Miguel dos Campos é composta, a princípio, por representantes das ordens: Aulopiformes, Clupeiformes, Coelacanthiformes, Ellimmichthyiformes e Lepisosteiformes.
6. Além disso, entre os Actinopterygii, as ordens Aulopiformes e Clupeomorpha (Clupeiformes + Ellimmichthyiformes) se mostraram as mais dominantes, representando cerca de 82% da diversidade taxonômica registrada na localidade.
7. A utilização de análise multivariada em estudos paleoecológicos se mostrou promissora, principalmente quando voltada para interpretação de dados ecológicos complexos. No entanto, o uso da ferramenta ainda é relativamente escasso em afloramentos brasileiros. Com relação à Unidade São Miguel dos Campos, foi observado que as análises de agrupamento e as técnicas de ordenação apresentaram resultados similares.

8. A presença de predadores piscívoros nas paleocomunidades da Unidade São Miguel dos Campos, como Aulopiformes, provavelmente auxiliaria na manutenção da paleoictiofauna, especialmente em episódios recorrentes de redução do nível da coluna d'água registrados para a localidade.
  
9. *Mawsonia* e “*Lepidotes*” possuem evidências de um potencial para competição entre si. No entanto, enquanto *Mawsonia* teria um comportamento de senta-espera, o formato do corpo de “*Lepidotes*” sugere um hábito diferente e mais ativo em relação *Mawsonia*.

## ANEXO A

Tabela com os artigos buscados na revisão bibliográfica

<b>Objeto de estudo</b>	<b>Idade</b>	<b>Objetivo</b>	<b>Metodologia</b>	<b>Artigo</b>
<b>Microfósseis</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Abundância relativa	Neme <i>et al.</i> , 2002
<b>Microfósseis</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	aDNA	Boere <i>et al.</i> , 2011
<b>Microfósseis</b>	Holoceno	Taxa de produtividade	Abundância relativa	Principato <i>et al.</i> , 2006
<b>Mollusca</b>	Holoceno	Indicadores paleoambientais	Descritivo	Martín e Francesco, 2005
<b>Arthropoda</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Modelagem	Axford <i>et al.</i> , 2009
<b>Arthropoda</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Williams <i>et al.</i> , 2018
<b>Peixes</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Betucci <i>et al.</i> , 2018
<b>Peixes</b>	Holoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Boethius e Ahlström, 2018
<b>Mammalia</b>	Holoceno	Ação antrópica no ambiente	Tafonomia	Weissbrod e Zaidner, 2014
<b>Mammalia</b>	Holoceno	Paleodieta	Descritivo	Foronova, 2014
<b>Mammalia</b>	Holoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Ambrose, 1991
<b>Mammalia</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Fernández-García <i>et al.</i> , 2018
<b>Aves</b>	Holoceno	Paleodieta	aDNA	Wood <i>et al.</i> , 2008
<b>Paleobotânica</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Génova <i>et al.</i> , 2016
<b>Paleobotânica</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Hermanowski, Costa e Bheling, 2012
<b>Paleobotânica</b>	Holoceno	Estrutura de paleocomunidades	Análises multivariadas	Jeraj <i>et al.</i> , 2006
<b>Paleoincêndios</b>	Holoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Rull <i>et al.</i> , 2015
<b>Arthropoda</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Chávez-Lara <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Araújo-Jr <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Eventos de extinção	Análises nucleares	Ávilla <i>et al.</i> , 2013

<b>Mammalia</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Paleodieta	Descritivo	Velázquez, Burry e Fugassa, 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Estabilidade ecológica	Análise de isótopos estáveis	Reynard <i>et al.</i> , 2015b
<b>Mollusca</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Dinâmica de populações	Índices de diversidade	Charó, Gordillo e Fucks, 2013
<b>Mollusca</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Frequência relativa	Sümegei <i>et al.</i> , 2015
<b>Mollusca</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Padrão de distribuição	Análises multivariadas	Francesco e Hassan, 2009
<b>Mollusca</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Modo de vida	Tafonomia	Cárdenas e Gordillo, 2009
<b>Arthropoda</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Verschuren e Eggermont, 2006
<b>Arthropoda</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Massaferro, 2009
<b>Aves</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Paleodieta	aDNA	Wood e Wilmshurst, 2014
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Rotti <i>et al.</i> , 2018
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Freitas <i>et al.</i> , 2015
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Espectometria de massa	Pautler <i>et al.</i> , 2013
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Sun <i>et al.</i> , 2019
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno-Holoceno (Quaternário)	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Toledo <i>et al.</i> , 2009
<b>Microfósseis</b>	Pleistoceno	Indicadores paleoambientais	Abundância relativa	Shimada <i>et al.</i> , 2008
<b>Microfósseis</b>	Pleistoceno	Descritivo		Maiorano <i>et al.</i> , 2013
<b>Microfósseis</b>	Pleistoceno	Padrão de distribuição	Descritivo	Marino, Maiorano e Flower, 2011
<b>Microfósseis</b>	Pleistoceno	Respostas a mudanças paleoambientais	Índices de diversidade	Bracchi, 2014
<b>Corais</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Park e Cohen, 2011
<b>Arthropoda</b>	Pleistoceno	Respostas a mudanças paleoambientais	Análises multivariadas	Sümegei <i>et al.</i> , 2011
<b>Mollusca</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Scarponi <i>et al.</i> , 2014

<b>Mollusca</b>	Pleistoceno	Gradientes paleoecológicos	Análises multivariadas	Siori <i>et al.</i> , 2014
<b>Vertebrados indet.</b>	Pleistoceno	Modo de vida	Descritivo	Schultz, 2010
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Modo de vida	Descritivo	Trayler <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	González-Guarda <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Wißing <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Relações tróficas	Análise de isótopos estáveis	França <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Descritivo	Palombo, 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Uno <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Mendonza <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Araújo-Júnior <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Roach <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Estrutura de paleocomunidades	Índices de diversidade	Araújo-Júnior, Porpino e Bergqvist, 2011
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Relações tróficas	Descritivo	Wolff, 1973
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Nível de preservação	Abundância relativa	Lyman, 2012
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Ação antrópica no ambiente	Descritivo	Rector e Reed, 2010
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Ação antrópica no ambiente	Análises univariadas	Lyman, 2011
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Modo de vida	Descritivo	França <i>et al.</i> , 2014
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Giácomo e Fariña, 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Relações tróficas	Modelagem	Dantas <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Spoineheimer e Lee-Thorp, 2006
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Indicadores paleoambientais	Análise de isótopos estáveis	Kuitens <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Yann <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Li <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Forrest <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Ecomorfologia	Morfometria geométrica	Plummer <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Ecomorfologia	Modelagem	Bunn e Pickering, 2010
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Relações tróficas	Modelagem	Martínez-Navarro <i>et al.</i> , 2012
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Velivetskaya <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Stacklyn <i>et al.</i> , 2017

<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Belmaker, 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Estrutura de paleocomunidades	Abundância relativa	Bennàsar <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Marín-Leyva <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Barrón-Ortiz <i>et al.</i> , 2014
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Descritivo	Huang <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Fluorescência e difração de raio X	Leshchinskiy, 2012
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Eventos de extinção	Descritivo	Asevedo <i>et al.</i> , 2012
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Descritivo	Smith e DeSantis, 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Dominato <i>et al.</i> , 2011
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Relações tróficas	Análises multivariadas	Green, DeSantis e Smith, 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Descritivo	Ma <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	FORAGEAMENTO	Análise de isótopos estáveis	Patterson <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Jones e DeSantis, 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Strani <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análises univariadas	Saarinen e Karme, 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análises multivariadas	Bocherens <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Bocherens <i>et al.</i> , 2017b
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Fariña e Varela, 2018
<b>Mammalia</b>	Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Gocke <i>et al.</i> , 2014
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Domínguez-Rodrigo <i>et al.</i> , 2017
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Miller e Calkin, 1990
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Bush <i>et al.</i> , 2004
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Ravazzi, Pini e Breda, 2009
<b>Paleobotânica</b>	Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Lehmann <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Respostas a mudanças paleoambientais	Análise de isótopos estáveis	García-Aguilar <i>et al.</i> , 2014
<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Lüdecke <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Blondel <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Kovács <i>et al.</i> , 2015
<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Szabó <i>et al.</i> , 2017

<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Du e Alemseged, 2018
<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Padrão de diversidade	Índices de diversidade	Laird <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Plio-Pleistoceno	Reconstrução paleoambiental	Morfometria geométrica	Haug <i>et al.</i> , 2013
<b>Arthropoda</b>	Plioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	García <i>et al.</i> , 2009
<b>Peixes</b>	Plioceno	Modo de vida	Descritivo	Harrison, 2005
<b>Aves</b>	Plioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Reyes <i>et al.</i> , 2013
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Relações tróficas	Descritivo	Shotwell, 1958
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Relações interespecíficas	Índices de diversidade	Konizeski, 1957
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Grine <i>et al.</i> , 2006
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Paleodieta	Descritivo	Wu <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Elissamburu, Dondas e DeSantis, 2011
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Reconstrução paleoambiental	Morfometria geométrica	Reed, 2008
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Wynn <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Haile-Selassie <i>et al.</i> , 2016
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Paleoecologia somente no título	Não tem	Loffredo e DeSantis, 2014
<b>Mammalia</b>	Plioceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Pardo-Trujillo e Sánchez, 2009
<b>Paleobotânica</b>	Plioceno	Padrão de distribuição	Descritivo	Carrillo-Briceño <i>et al.</i> , 2013
<b>Peixes</b>	Pleistoceno/Mioceno	Modo de vida	Descritivo	MacFadden <i>et al.</i> , 2010
<b>Mammalia</b>	Mioceno/Plioceno	Indicadores paleoambientais	Descritivo	Ciner, Wang e Parker, 2016
<b>Mammalia</b>	Mioceno/Plioceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Mondal <i>et al.</i> , 2014
<b>Mollusca</b>	Mioceno/Plioceno	Relações tróficas	Tafonomia	Ng e Teng, 2014
<b>Invertebrados indet.</b>	Mioceno/Plioceno	Gradientes paleoecológicos	Estatística não-paramétrica	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
<b>Icnofósseis</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Izumi, 2015
<b>Icnofósseis</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Salinas-Márquez <i>et al.</i> , 2016
<b>Microfósseis</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Wilson <i>et al.</i> , 2017
<b>Microfósseis</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Mandic <i>et al.</i> , 2002
<b>Mollusca e Microfósseis</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Hoffman e Szubzda, 1976
<b>Mollusca</b>	Mioceno	Relações tróficas	Descritivo	Detzien-Dias <i>et al.</i> , 2018

<b>Vertebrados indet.</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Tafonomia	Cheneval, 1989
<b>Aves</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Spradley <i>et al.</i> , 2019
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Colombero <i>et al.</i> , 2013
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Modo de vida	Descritivo	Xu <i>et al.</i> , 2017
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Modo de vida	Descritivo	Koufos, 2006
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Sucessão ecológica	Análises multivariadas	Merceron <i>et al.</i> , 2006
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Kaiser, 2009
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Paleodieta	Análises multivariadas	Domingo <i>et al.</i> , 2012
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Bravo-Cuevas e Priego-Vargas, 2009
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Paleodieta	Descritivo	Drewicz e Kohn, 2018
<b>Mammalia</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	He, Sun e Liu, 2012
<b>Paleobotânica</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Urquhart, 2009
<b>Paleobotânica</b>	Mioceno	Respostas a mudanças paleoambientais	Descritivo	Worobiec e Szulc, 2010
<b>Paleobotânica</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Worobiec, 2014
<b>Paleobotânica</b>	Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Xiao <i>et al.</i> , 2013
<b>Paleobotânica</b>	Mioceno/atuais	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Taheri <i>et al.</i> , 2017
<b>Microfósseis</b>	Oligoceno-Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Roospeykar e Moghaddam, 2016
<b>Microfósseis</b>	Oligoceno-Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Taheri <i>et al.</i> , 2017
<b>Microfósseis</b>	Oligoceno-Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Ikegwuonu <i>et al.</i> , 2016
<b>Paleobotânica</b>	Oligoceno-Mioceno	Reconstrução paleoambiental	Abundância relativa	Behforouzi e Safari, 2011
<b>Microfósseis</b>	Oligoceno	Padrão de distribuição	Descritivo	Clark e Guensberg, 1970
<b>Mammalia</b>	Oligoceno	Dinâmica de populações	Quadrículas	Rodrigues <i>et al.</i> , 2012
<b>Mammalia</b>	Oligoceno	Paleodieta	Análises multivariadas	Li e colaboradores, 2018
<b>Paleobotânica</b>	Oligoceno	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Boardman e Secord, 2013
<b>Mammalia</b>	Eoceno-Oligoceno	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Persico e Villa, 2004
<b>Microfósseis</b>	Eoceno-Oligoceno	Relações interespecíficas	Abundância relativa	Villegas-Martín <i>et al.</i> , 2014
<b>Iconofósseis</b>	Eoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Randazzo <i>et al.</i> , 1990
<b>fauna marinha</b>	Eoceno	Respostas a mudanças paleoambientais	Descritivo	Marchant, 2011

<b>Microfósseis</b>	Eoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Sulser <i>et al.</i> , 2010
<b>Brachiopoda</b>	Eoceno	Modo de vida	Descritivo	Yamaguchi <i>et al.</i> , 2005
<b>Arthropoda</b>	Eoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Cachel, 1978
<b>Mammalia</b>	Eoceno	Paleodieta	Modelagem	Worobiec e Gedl, 2018
<b>Paleobotânica</b>	Eoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Alves, Cooper e Rios-Neto, 2016
<b>Microfósseis</b>	Oligoceno, Plioceno, Mioceno	Relações tróficas	Abundância relativa e morfometria geométrica	Jiang e Wise Jr., 2009
<b>Microfósseis</b>	Paleoceno-Eoceno	Taxa de produtividade	Análise de isótopos estáveis	Nichols, 1995
<b>Paleobotânica</b>	Paleoceno-Eoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Kender <i>et al.</i> , 2012
<b>Paleobotânica</b>	Paleoceno-Eoceno	Taxa de produtividade	Análise de isótopos estáveis	Youssef, Ismail e El-Sorogy, 2017
<b>Arthropoda</b>	Paleoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Okeke e Umeji, 2016
<b>Paleobotânica</b>	Paleoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Sunderlin <i>et al.</i> , 2014
<b>Paleobotânica</b>	Paleoceno	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Consoli, 2008
<b>Peixes</b>	Paleoceno	Modo de vida	Descritivo	Faith, 2013
<b>Vertebrados indet.</b>	Limite K/Pg	Eventos de extinção	Descritivo	Kring, 2007
<b>Microfósseis</b>	Limite K/Pg	Dinâmica de populações	Abundância relativa	Lamolda, Melinte-Dobrinescu e Kaiho, 2016
<b>Arthropoda</b>	Limite K/Pg	Resposta biótica a mudanças climáticas	Análise de isótopos estáveis	Rodrigues <i>et al.</i> , 2014
<b>Arthropoda</b>	Limite K/Pg	Padrão de distribuição	Análises multivariadas	Elewa, 2017
<b>Peixes</b>	Limite K/Pg	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Silva <i>et al.</i> , 2007
<b>Paleobotânica</b>	Limite K/Pg	Reconstrução paleoambiental	Abundância relativa	Bowman <i>et al.</i> , 2014
<b>Peixes</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Palci <i>et al.</i> , 2008
<b>Peixes</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Estatística não-paramétrica	Gilbert <i>et al.</i> , 2018
<b>Peixes</b>	Cretáceo Superior	Modo de vida	Descritivo	Guzzo e Shimada, 2018
<b>Vertebrados indet.</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Tafonomia	Segesdi <i>et al.</i> , 2017
<b>Vertebrados indet.</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Tafonomia	Botfalvai, Ösi e Mindszenty, 2015
<b>Vertebrados indet.</b>	Cretáceo Superior	Sucessão ecológica	Descritivo	Vullo e Néraudeau, 2008
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Sucessão ecológica	Descritivo	Cavin <i>et al.</i> , 2010

<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Eventos de extinção	Índices de diversidade	Tantawy, 2008
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Modo de vida	Abundância relativa	Alves <i>et al.</i> , 2018
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Modo de vida	Abundância relativa	Guerra, Tokutake e Fauth, 2012
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Castro e Carvalho, 2015
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Padrão de distribuição	Abundância relativa	Jaff e Lawa, 2019
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Sucessão ecológica	Índices de diversidade	Hewaidy <i>et al.</i> , 2019
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Efeitos das mudanças climáticas	Análise de isótopos estáveis	Punekar <i>et al.</i> , 2016
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Colpaert <i>et al.</i> , 2017
<b>Arthropoda</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Santos Filho, <i>et al.</i> , 2015
<b>Arthropoda</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Andreu <i>et al.</i> , 2013
<b>Peixes</b>	Cretáceo Superior	Nível de preservação do esmalte dos dentes	Análise de isótopos estáveis	Becker <i>et al.</i> , 2008
<b>Peixes</b>	Cretáceo Superior	Modo de vida	Descritivo	Shimada, 2015
<b>Amniota</b>	Cretáceo Superior	Relações tróficas	Descritivo	Venczel, Vasile e Csiki-Sava, 2015
<b>Amniota</b>	Cretáceo Superior	Relações tróficas	Descritivo	Rivera-Sylva <i>et al.</i> , 2011
<b>Dinossauria</b>	Cretáceo Superior	Relações tróficas	Descritivo	Jackson e Varrichio, 2017
<b>Dinossauria</b>	Cretáceo Superior	Taxa de produtividade	Descritivo	Bakker, 1972
<b>Dinossauria</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Dodson, 1971
<b>Dinossauria</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Tafonomia	Serrano-Brañas e Espinosa-Chávez, 2017
<b>Paleobotânica</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Nascimento, Batezelli e Ladeira, 2019
<b>Paleobotânica</b>	Cretáceo Superior	Sucessão ecológica	Análises multivariadas	Bamforth <i>et al.</i> , 2014
<b>Paleobotânica</b>	Cretáceo Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Gandolfo, Cúneo e Hermsen, 2014
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Inferior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Concheyro <i>et al.</i> , 2009
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Inferior	Taxa de produtividade	Índices de diversidade	Peybernes <i>et al.</i> , 2013
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Inferior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Omaña, González-Arreola e Núñez-Useche, 2017
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Inferior	Reconstrução paleoambiental	Abundância relativa	Khafaeva, 2014
<b>Microfósseis</b>	Cretáceo Inferior	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Nikitenko <i>et al.</i> , 2018
<b>Mollusca</b>	Cretáceo Inferior	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Hoffmann <i>et al.</i> , 2019
<b>Peixes</b>	Cretáceo Inferior	Relações tróficas	Descritivo	Maisey, 1994
<b>Peixes</b>	Cretáceo Inferior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Lindoso, Maisey e Carvalho, 2016

<b>Dinosauria</b>	Cretáceo Inferior	Paleodieta	Análises geoquímicas	Vajda <i>et al.</i> , 2016
<b>Arthropoda</b>	Cretáceo Inferior	Padrão de diversidade	Curvas de rarefação	Klompmaker, 2013
<b>Paleobotânica</b>	Cretáceo Inferior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Santos <i>et al.</i> , 2018
<b>Invertebrados indet.</b>	Jurássico Superior/Cretáceo inferior	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Martínez <i>et al.</i> , 2014
<b>Iconofósseis</b>	Jurássico Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Eisawi, Babikir e Salih, 2011
<b>Microfósseis</b>	Jurássico Superior	Taxa de produtividade	Índices de diversidade	Giraud, 2015
<b>Microfósseis</b>	Jurássico Superior	Efeitos das mudanças climáticas	Descritivo	Mateo <i>et al.</i> , 2017
<b>Macrofósseis</b>	Jurássico Superior	Reconstrução paleoambiental	Tafonomia	El-Sabbagh, El-Hedeny e Mansour, 2017
<b>Echinodermata</b>	Jurássico Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Hunter e Zonneveld, 2008
<b>Microfósseis</b>	Jurássico Inferior	Taxa de produtividade	Descritivo	Goričan, Šmuc e Baumgartner, 2003
<b>Arthropoda</b>	Jurássico Inferior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Picot <i>et al.</i> , 2008
<b>Iconofósseis</b>	Jurássico Inferior	Formação de iconofósseis	Análise de isótopos estáveis	Izumi, 2012
<b>Corais</b>	Jurássico Inferior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Brame <i>et al.</i> , 2019
<b>Porifera</b>	Triássico Superior	Eventos de extinção	Descritivo	Ritterbush <i>et al.</i> , 2015
<b>Therapsida</b>	Triássico Superior	Modo de vida	Descritivo	Fiorelli <i>et al.</i> , 2018
<b>Therapsida</b>	Triássico Superior	Paleodieta	Descritivo	Loinaze <i>et al.</i> , 2018
<b>Mammalia</b>	Triássico Superior	Relações tróficas	Descritivo	Mancuso <i>et al.</i> , 2018
<b>Paleobotânica</b>	Triássico Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Sajjadi, Hashemi e Borzuee, 2015
<b>Paleobotânica</b>	Triássico Superior	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Césari e Colombi, 2016
<b>Porifera</b>	Triássico médio	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Sánchez-Beristain e Reitner, 2016
<b>Paleobotânica</b>	Triássico médio	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Cariligno, Monti e Zavattieri, 2018
<b>Microfósseis</b>	Triássico Inferior	Reconstrução paleoambiental	Análise de isótopos estáveis	Hori <i>et al.</i> , 2011
<b>Coprólitos</b>	Triássico Inferior	Relações tróficas	Fluorescência e difração de raio X	Brachaniec <i>et al.</i> , 2015
<b>Amniota</b>	Triássico Inferior	Eventos de extinção	Modelagem	Roopnarine <i>et al.</i> , 2007
<b>Peixes</b>	Permo-Triássico	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Benton <i>et al.</i> , 2013
<b>Coprólitos</b>	Permiano	Paleodieta	Análise de isótopos estáveis	Bajdek <i>et al.</i> , 2017
<b>Coprólitos</b>	Permiano	Paleodieta	Espectrometria de massa	Rodrigues <i>et al.</i> , 2018
<b>Coprólitos</b>	Permiano	Eventos de extinção	Abundância relativa	Niedźwiedzki <i>et al.</i> , 2016

<b>Invertebrados indet.</b>	Permiano	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Torres-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<b>Invertebrados indet.</b>	Permiano	Padrão de bioerosão	Descritivo	Schimidt-Neto <i>et al.</i> , 2018
<b>Microfósseis</b>	Permiano	Dinâmica de populações	Análise de isótopos estáveis	Jin, Noble e Poulson, 2012
<b>Echinodermata</b>	Permiano	Modo de vida	Descritivo	Holterhoff, 1997
<b>Paleobotânica</b>	Permiano	Reconstrução paleoambiental	Abundância relativa	Jasper <i>et al.</i> , 2006
<b>Invertebrados indet.</b>	Carbonífero	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Zangerl e Richardson, 1963
<b>Invertebrados indet.</b>	Carbonífero	Relações interespecíficas	Descritivo	El-Shazly, 2011
<b>Paleobotânica</b>	Carbonífero	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Shaver <i>et al.</i> , 2006
<b>Arthropoda</b>	Carbonífero	Padrão de distribuição	Descritivo	Fohrer e Samankssou, 2005
<b>Brachiopoda</b>	Carbonífero	Padrão de distribuição	Descritivo	Qiao e Shen, 2015
<b>Arthropoda</b>	Carbonífero	Bioestratigrafia	Tafonomia	Gómez, Buitrón e Vachard, 2010
<b>Peixes</b>	Carbonífero	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Zangerl e Richardson, 1963
<b>Paleobotânica</b>	Carbonífero	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Aráoz <i>et al.</i> , 2016
<b>Paleobotânica</b>	Carbonífero	Bioestratigrafia	Descritivo	Oshurkova, 1996
<b>Paleobotânica</b>	Carbonífero	Similaridade de nichos	Descritivo	Zangerl e Richardson, 1963
<b>Paleobotânica</b>	Carbonífero	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Sedorko <i>et al.</i> , 2018
<b>Icnofósseis</b>	Devoniano	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Haude, 2007
<b>Echinodermata</b>	Devoniano	Modo de vida	Descritivo	Gueriau, Rabet e Hat, 2017
<b>Arthropoda</b>	Devoniano	Modo de vida	Descritivo	Deryckhe <i>et al.</i> , 2014
<b>Peixes</b>	Devoniano	Padrão de diversidade	Análises univariadas	Aráoz <i>et al.</i> , 2016
<b>Paleobotânica</b>	Devoniano	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Aráoz <i>et al.</i> , 2016
<b>Paleobotânica</b>	Siluriano	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Velbel, 1984
<b>Invertebrados indet.</b>	Ordoviciano	Estudos de caso	Descritivo	Botting, 2016
<b>Porifera</b>	Ordoviciano	Padrão de diversidade	Descritivo	Carrera e Cañas, 1996
<b>Porifera</b>	Ordoviciano	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Feltes, Albanesi e Bergstörn, 2016
<b>Conodontes</b>	Ordoviciano	Reconstrução paleoambiental	Análises multivariadas	Cole, Wright e Ausich, 2019
<b>Echinodermata</b>	Ordoviciano	Estrutura de paleocomunidades	Análises multivariadas	Lefebvre <i>et al.</i> , 2016

<b>Echinodermata</b>	Ordoviciano	Padrão de diversidade	Abundância relativa	Aráoz <i>et al.</i> , 2016
<b>Paleobotânica</b>	Ordoviciano	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	McMenamin, 1988
<b>Invertebrados indet.</b>	Cambriano	Relações tróficas	Descritivo	Liu, Kenchigton e Mitchell, 2015
<b>Arthropoda</b>	Neoproterozoico	Reconstrução paleoambiental	Descritivo	Anticliffe, Hancy e Brasier, 2015
<b>Arthropoda</b>	Neoproterozoico	Relações interespecíficas	Índice de decaimento	Retallack, 2016
<b>Arthropoda</b>	Neoproterozoico	Reconstrução paleoambiental	Sedimentologia	Reid <i>et al.</i> , 2017
<b>Arthropoda</b>	Neoproterozoico	Sucessão ecológica	Índices de diversidade	Zakrevskaya, 2014
<b>Arthropoda</b>	Neoproterozoico	Reconstrução paleoambiental	Índices de diversidade	Beghin <i>et al.</i> , 2017

## ANEXO B

Produções acadêmicas publicadas e/ou submetidas até o momento da defesa

PAIVA, H. C. L.; GALLO, V. *Quasimodichthys* gen. nov. (Neopterygii: Semionotiformes): A morphological and ontogenetic study. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 88, p. 132-143, 2018.



## *Quasimodichthys* gen. nov. (Neopterygii: Semionotiformes): A morphological and ontogenetic study

Hanna Carolina Lins de Paiva\*, Valéria Gallo\*\*

Laboratório de Sistemática e Biogeografia da UERJ, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã, 20550-013, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

### ARTICLE INFO

Keywords:  
Systematics  
Ontogeny  
Morphology  
Ginlymodi  
Mesozoic

### ABSTRACT

Many *Lepidotes* species were recorded worldwide during most parts of the twentieth century, even in the Brazilian sedimentary basins. Among the Brazilian sedimentary basins, the Late Jurassic "*L.*" *piuhyensis* is one of the best described, especially because of the relatively great amount of well-preserved and articulated specimens. As suggested in the most recent phylogenetic analysis, *Lepidotes* should be restricted to the Lower Jurassic of Central Europe and all the *Lepidotes* species recorded beyond this interval belong to other genera. Herein "*L.*" *piuhyensis* was revised and presents new morphological and ontogenetic information, which allow us to propose a new genus, *Quasimodichthys*. This study reveals additional characters that *Quasimodichthys piuhyensis* shares with *Hoyasotes tanyrhis*, *Lepidothys microrhis* and *Neosemionotus punctatus*. Additionally, four distinct ontogenetic stages were observed in *Quasimodichthys piuhyensis*, juvenile (1 and 2), sub-adult, and adult.

### 1. Introduction

Many *Lepidotes* species were worldwide recorded during most parts of the twentieth century, even in the Brazilian sedimentary basins (Gallo and Brito, 2004; Gallo, 2005; Paiva et al., 2013, 2014; Cavin et al., 2013). Among the Brazilian "*Lepidotes*", "*L.*" *piuhyensis* (Roxo and Löfgren, 1936) is the best described one, especially because of the relatively great amount of well-preserved and articulated specimens (Paiva, 2017).

"*Lepidotes*" *piuhyensis* is recorded in the Upper Jurassic of the Parnaíba Basin, Northeastern of Brazil. Despite the brief description furnished by Roxo and Löfgren (1936), Silva Santos (1945) and Schaeffer (1947) made extensive morphological studies and stated that "*L.*" *piuhyensis* is a Jurassic taxon, related to "*L.*" *cangolensis* Hussakof, 1917 (Upper Jurassic of the Congo Basin, Africa), due to the strong similarity in scale morphology.

This relationship was also noted by Gallo-da-Silva (1998) and Gallo (2005) that redescribed "*L.*" *piuhyensis* and established comparisons with older studies, beyond a discussion about the relationships among the others Brazilian and African *Lepidotes* species. Additionally, two autapomorphies were established to "*L.*" *piuhyensis*: presence of bony lamina on the ventral portion of anterior ceratohyal, and dorsal and ventral hypohyals.

Although "*L.*" *piuhyensis* had been considered a well-known Brazilian "*Lepidotes*" representative, López-Arbarello (2012) argued

that *Lepidotes* genus should be restricted to the Lower Jurassic of Central Europe. Additionally, López-Arbarello (2012) noted that all the *Lepidotes* species recorded beyond this interval belong to other genera or need to be revised. Therefore, herein we revise "*L.*" *piuhyensis*, adding new morphological and ontogenetic data. These new information complement the Gallo (2005) analysis and provide a new comprehension about Brazilian paleoichthyofauna and change the "*L.*" *piuhyensis* nomenclature, named here with a new generic epithet, *Quasimodichthys*.

### 2. Material and methods

The studied holotype (DGM-297-P) and paratype (DGM-295-P) are housed at the Museu de Ciências da Terra – Serviço Geológico do Brasil (CPRM), Rio de Janeiro, Brazil. These are almost complete specimens, with details of skull and fins. Additional material, analyzed by Gallo-da-Silva (1998) and Gallo (2005), is housed at American Museum of Natural History and paleontological collection of the da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Except for *Callipurbeckia tendaguruensis*, *Camerichthys lunae* and *Pliodetes nigeriensis*, all comparative material was directly examined by the authors.

#### 2.1. Institutional abbreviations

AMNH: American Museum of Natural History, New York, United

\* Corresponding author.

\*\* Corresponding author.

E-mail addresses: hanna.clp@gmail.com (H.C.L.d. Paiva), gallo@uerj.br (V. Gallo).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.08.010>

Received 4 May 2018; Received in revised form 13 August 2018; Accepted 13 August 2018

Available online 15 August 2018

0895-9811/© 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.

PAIVA, H. C.L. Paleo o quê?!: A vida de uma paleontóloga. In: LOURENÇO, E. C.; COSTA, L. M. (Eds.). *Divulgando ciência: O que alguns cientistas fazem e como isso afeta a sua vida!* EdUERJ, Rio de Janeiro, 2020. p. 25-39.



PAIVA, H. C. L.; GALLO, V. Paleoeologia x Ecologia: Uma interação necessária? *Sustinere*, v. 9, n. 1, p. 254-296, 2021.

Revista *SUSTINERE*, Rio de Janeiro, v. 9, n.1, p. 254-296 jan-jun, 2021

<http://dx.doi.org/10.12957/sustinere.2021.54334>

### Paleoeologia x Ecologia: Uma interação necessária?

**Hanna Carolina Lins de Paiva**

Doutoranda no Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução – UERJ

Mestra em Ecologia e Evolução – UERJ

Graduação em Ciências Biológicas (Licenciatura) – UNIRIO

✉ [hanna.clp@gmail.com](mailto:hanna.clp@gmail.com)

**Valéria Gallo**

Professora Associada do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia – UERJ

Docente Permanente no Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução (Mestrado/Doutorado) – UERJ

Doutora em Ciências (Geologia Sedimentar) – USP

Mestra em Ciências (Geologia) – UFRJ

Graduação em Ciências Biológicas (Licenciatura e Bacharelado) – UGF

✉ [gallo@uerj.br](mailto:gallo@uerj.br)

Recebido em 9 de setembro de 2020

Aceito em 9 de fevereiro de 2021

#### Resumo:

O principal objetivo da paleoecologia é reconstruir a trajetória de vida dos organismos e suas relações ao longo do tempo geológico. Embora forneça dados importantes sobre organismos e comunidades, ecólogos, em geral, não a incluem em seus estudos. Diversos métodos foram desenvolvidos e adaptados no decorrer dos séculos, a fim de promover uma melhor interação entre ecólogos e paleoecólogos. Apesar de bem conhecida, a paleoecologia ainda necessita substituir metodologias obsoletas e desenvolver novas ferramentas para sanar as questões relativas à limitação do registro fóssilífero. Incontestavelmente, a maior parte dos avanços em estudos paleoecológicos está concentrada em ambientes do Quaternário. No entanto, tais resultados refletem apenas uma pequena parte da história do planeta, enquanto permanecem muitos hiatos a serem respondidos ao longo do tempo profundo. Além disso, muitas metodologias mantiveram-se por gerações na paleoecologia, mas empregá-las apenas por esta justificativa não resulta num bom argumento científico. A ecologia aplica, por exemplo, a detecção imperfeita para fornecer estimativas de riqueza de espécies, o que poderia ser uma alternativa viável para a paleoecologia. Certamente, mais estudos são necessários para sua melhor aplicação em paleoecologia, porém essa seria uma boa oportunidade de crescer a interação entre ecólogos e paleoecólogos.

**Palavras-chave:** Paleoecologia do Tempo Profundo, Neoecologia, Detecção imperfeita, Diversidade, Riqueza de espécies, Uniformitarianismo.

### Paleoecology x Ecology: A necessary interaction?

#### Abstract:

The main goal of the paleoecology is to reconstruct the life history of organisms and their relationships over geological time. Although it furnishes important data about organisms and communities, ecologists, in general, exclude it from their studies. Several methods have been developed and adapted throughout the centuries, in order to encourage a productive interaction between ecologists and paleoecologists. Despite being a well-known science, the paleoecology still needs to replace archaic methodologies and to develop new tools to fill the typical gaps of the fossil record. Undoubtedly, most advances in paleoecological studies are concentrated in Quaternary

Online | [www.e-publicacoes.uerj.br/index.php/sustinere/](http://www.e-publicacoes.uerj.br/index.php/sustinere/)

ISSN - 2359-0424

GALLO, V. PAIVA, H. C. L.; PETRA, R.; BRITO, P. M. 2022. *Lophionotus parnaibensis* sp. nov. (Semionotiformes, Semionotidae) in the Upper Jurassic of the Parnaíba Basin, Northeastern Brazil. [internet] Disponível em: <  
<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/02724634.2021.1994983>>.



Journal of Vertebrate Paleontology



ISSN: (Print) (Online) Journal homepage: <https://www.tandfonline.com/loi/ujpg20>

## *Lophionotus parnaibensis*, sp. nov. (Semionotiformes, Semionotidae) in the Upper Jurassic of the Parnaíba Basin, Northeastern Brazil

Valéria Gallo, Hanna Carolina Lins de Paiva, Rafaela Petra & Paulo Brito

To cite this article: Valéria Gallo, Hanna Carolina Lins de Paiva, Rafaela Petra & Paulo Brito (2022): *Lophionotus parnaibensis*, sp. nov. (Semionotiformes, Semionotidae) in the Upper Jurassic of the Parnaíba Basin, Northeastern Brazil, *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: [10.1080/02724634.2021.1994983](https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1994983)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1994983>

 View supplementary material 

 Published online: 20 Jan 2022.

 Submit your article to this journal 

 Article views: 52

 View related articles 

 View Crossmark data 

Produções acadêmicas ainda em fase de preparação até o momento da defesa:

FIGUEIREDO, F. J.; GALLO, V.; **PAIVA, H. C. L.** (em preparação). A new ellimmichthyiform fish from the Lower Cretaceous Sergipe-Alagoas Basin, with comments on early history of clupeomorphs.

FIGUEIREDO, F. J.; GALLO, V.; **PAIVA, H. C. L.** (em preparação). A 3-D skull of †Ellimmichthyiform fish from the Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, NE Brazil, with comments on early history of clupeomorphs.

GALLO, V.; PETRA, R.; **PAIVA, H. C. L.**; ARAÚJO Jr. H. I. (em preparação). Taphonomy of the Lower Cretaceous paleoichthyofauna from the Morro do Chaves Formation, Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil.

GALLO, V.; **PAIVA, H. C. L.** TAVARES, T. (em preparação). Apresentando o *PhyloCode* ao Ensino de Graduação em Ciências Biológicas.

**PAIVA, H. C. L.**; CAPILLA, R.; GALLO, V. (em preparação). Geochemical characterization of the organic matter in the Early Cretaceous Morro do Chaves Formation, Sergipe-Alagoas Basin, Brazil.

**PAIVA, H. C. L.**; GALLO, V.; CAVALCANTI, M. (em preparação). Paleoecology of a Lower Cretaceous (Barremian) fish community of the Morro do Chaves Formation, Sergipe-Alagoas Basin, NE Brazil.