



Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro Biomédico

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Beatriz Miguez Nascimento

**A paleoictiofauna da Formação Marizal (Bacia de Tucano, Cretáceo
Inferior do Nordeste do Brasil): nova interpretação paleoambiental e
reavaliação das bacias marginais brasileiras**

Rio de Janeiro

2021

Beatriz Miguez Nascimento

A paleoictiofauna da Formação Marizal (Bacia de Tucano, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil): nova interpretação paleoambiental e reavaliação das bacias marginais brasileiras

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Rio de Janeiro

2021

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ/REDE SIRIUS/CBA

N244 Nascimento, Beatriz Miguez.
A paleoictiofauna da Formação Marizal (Bacia de Tucano, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil): nova interpretação paleoambiental e reavaliação das bacias marginais brasileiras / Beatriz Miguez Nascimento – 2021.
167 f.

Orientador: Paulo Marques Machado Brito.
Tese (doutorado) – Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. Programa de Pós-graduação em Biociências.

1. Peixes fósseis – Teses. 2. Paleobiologia evolutiva – Teses. 3. Paleogeografia – Teses. 4. Bacias sedimentares – Brasil, Nordeste – Teses. 5. Tucano (BA) – Teses. 6. Paleontologia – Brasil, Nordeste – Cretáceo. I. Brito, Paulo Marques Machado. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 567.4/.5(812/813):551.763

Bibliotecária: Kalina Silva CRB7/4377

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

Assinatura

Data

Beatriz Miguez Nascimento

A paleoictiofauna da Formação Marizal (Bacia de Tucano, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil): nova interpretação paleoambiental e reavaliação das bacias marginais brasileiras

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 16 de julho de 2021.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito (Orientador)
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof.^a Dra. Camila David Cupello
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof.^a Dra. Gisele Mendes Lessa del Giúdice
Universidade Federal de Viçosa

Prof. Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano
Universidad Nacional Autónoma de México

Rio de Janeiro

2021

DEDICATÓRIA

À minha família por todo apoio, carinho e confiança.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por estar sempre presente em minha vida e indicar um caminho a seguir mesmo nos momentos mais difíceis.

Ao meu orientador Paulo Brito pela confiança, dedicação e paciência. Obrigada por tudo que me ensinou e pela disponibilidade em me ajudar.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio recebido ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

Ao professor Diogo Mayrinck pela colaboração durante a elaboração deste trabalho.

À minha mãe, pela ajuda e apoio imensuráveis em todas as horas. Por ter me ensinado a ser a pessoa que sou hoje e por continuar me ensinando mais a cada dia.

Ao meu namorado Luiz Felipe pela paciência, ajuda, amor e carinho de sempre. Muito obrigada!

À minha madrinha Luzia por terem me ensinado tanto e por sempre terem acreditado em mim. Seu amor e dedicação me inspiraram, continuam me inspirando e foram cruciais para que eu chegasse até aqui.

À minha avó Olinda pelos sorrisos, abraços e aconchego que só encontramos em casa de vó.

À minha irmã Ana Carolina por ser sempre tão doce e alegrar meus dias com os seus sorrisos.

Ao Raphael, sempre presente, disposto a me escutar e me ajudar, mesmo quando a distância poderia atrapalhar.

À Camila por ter me recebido tão bem desde os meus primeiros dias no laboratório e hoje tenho como amiga.

À toda a equipe do laboratório: Marcos, Yuri, Caroline e Laís, pela companhia nos bons momentos e naqueles não tão bons assim.

À todos os amigos e familiares que estiveram presentes durante essa etapa e que de alguma forma contribuíram para que esse momento acontecesse.

Na vida se tivermos um comportamento ético por um lado e por outro nos entregarmos a Deus, encontraremos o amor, o trabalho e o riso.

B. K. S. Iyengar

RESUMO

NASCIMENTO, Beatriz Miguez. **A paleoictiofauna da Formação Marizal (Bacia de Tucano, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil): nova interpretação paleoambiental e reavaliação das bacias marginais brasileiras.** 2021. 167 f. Tese (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2021.

O presente trabalho teve como objetivo revisar a validade das espécies de Actinopterygii encontradas no Cretáceo Inferior da Formação Marizal, Bacia de Tucano, apresentando uma diagnose emendada para cada espécie e uma nova interpretação paleoambiental, comparando a ictiofauna analisada com outras ictiofaunas da parte oeste do Gondwana. Os primeiros depósitos de fósseis do Cretáceo encontrados na Formação Marizal foram descobertos nas décadas de 1950 e 1960. Na fauna associada predominam os Teleostei *Clupavus brasiliensis* e *Britoichthys marizalensis*, estando presentes ainda: *Vinctifer longirostris*, *Placidichthys tucanensis*, *Nanaichthys longipinnus* e *Ogunichthys triangularis*, além de um Vidalamiinae. Foram descritas aqui, pela primeira vez, escamas e uma vértebra atribuídas aos Vidalamiinae. Este peixe amiídeo é, até o momento, o maior peixe da biota da Formação Marizal, atingindo aproximadamente 1400 mm. Tal composição faunística sugere uma idade Aptiana para a formação. A diferença específica da fauna da Formação Marizal em relação a outras bacias do Nordeste do Brasil e do oeste do Gondwana evidencia um padrão de endemismo, demonstrando que, muito provavelmente, esta fauna originou-se a partir de uma entrada de mar anterior àquela que está representada em outras formações também de idade aptiana como a Formação Santana, tendo em vista a disposição estratigráfica de tais formações. Embora a presença de um Vidalamiinae, *V. longirostris* e de um Cladocyclidae sejam indicativos de um provável ambiente marinho, até o momento nenhuma evidência conclusiva comprova um ambiente marinho na Formação Marizal, podendo-se afirmar apenas que parte da fauna da Camada Amargosa apresenta afinidades tetianas. A presença de espécimes sabidamente marinhos na Camada Amargosa pode ser explicada pela entrada dos mesmos na Lagoa Amargosa durante uma das transgressões marinhas de origem tetiana através das bacias sedimentares ao norte da Bacia do Tucano. O segmento Santos-Benguela parece ter atuado como uma barreira, impedindo a circulação e mistura das águas marinhas entre o Atlântico Sul e o Atlântico Centro-Equatorial. A presença de níveis com grande concentração de conchostráceos, associados a restos de plantas, bem como a predominância de alevinos e peixes juvenis em intervalos diferentes dentro da Camada Amargosa, sugerem um ambiente lacustre predominantemente de água doce.

Palavras-chave: Actinopterygii. Formação Marizal. Aptiano. Bacia de Tucano. Nordeste brasileiro.

ABSTRACT

NASCIMENTO, Beatriz Miguez. **The paleoichthyofauna of the Marizal Formation (Tucano Basin, Lower Cretaceous of Northeastern Brazil): a new paleoenvironmental interpretation and revaluation of Brazilian marginal basins.** 2021. 167 f. Tese (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2021.

The present work aimed to review the validity of Actinopterygii species found in the Lower Cretaceous of the Marizal Formation, Tucano Basin, presenting an amended diagnosis for each species and a new paleoenvironmental interpretation, comparing the analyzed ichthyofauna with other ichthyofaunas in western Gondwana. The first Cretaceous fossil deposits found in the Marizal Formation were discovered in the 1950s and 1960s. In the associated fauna predominate the Teleostei *Clupavus brasiliensis* and *Britoichthys marizalensis*, being also present: *Vinctifer longirostris*, *Placidichthys tucanensis*, *Nanaichthys longipinnus* and *Ogunichthys triangularis*, in addition to a Vidalamiinae. Here, for the first time, scales and a vertebra attributed to Vidalamiinae were described. This amid fish is, to date, the largest fish in the Marizal Formation biota, reaching approximately 1400 mm. Such faunal composition suggests an Aptian age for the formation. The specific difference of the fauna of the Marizal Formation compared to other basins in North-East Brazil and western Gondwana shows a pattern of endemism, demonstrating that, most likely, this fauna originated from an epicontinental sea prior to the one that is represented in other Aptian formations, such as the Santana Formation, regarding the stratigraphic arrangement of such formations. Although the presence of a Vidalamiinae, *V. longirostris* and a Cladocyclidae are indicative of a probable marine environment, so far no conclusive evidence proves a marine environment in the Marizal Formation, and it can only be stated that part of the fauna of the Amargosa Bed has tethyan affinity. The presence of known marine specimens in the Amargosa Bed can be explained by their entry into the Lagoa Amargosa during one of the marine transgressions of Tethyan origin through the sedimentary basins north of the Tucano Basin. The Santos-Benguela segment seems to have acted as a barrier, preventing the circulation and mixing of marine waters between the South Atlantic and the Central-Equatorial Atlantic. The presence of fossil levels with a high concentration of conchostraceans, associated with plant remains, as well as the predominance of fingerling and juvenile fish at different intervals within the Amargosa Bed, suggest a predominantly freshwater lacustrine environment.

Keywords: Actinopterygii. Marizal Formation. Aptian. Tucano Basin. Northeast Brazil.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Imagem destacando a presença de pré-maxila móvel e uroneural.....	16
Figura 2 – Relações filogenéticas entre os principais grupos de Teleostei.....	19
Figura 3 – Paleomapas mostrando os momentos anterior e posterior à separação entre África e América do Sul.....	24
Figura 4 – Mapa das bacias sedimentares brasileiras.....	26
Figura 5 – Bacias sedimentares do Nordeste do Brasil.....	29
Figura 6 – Área deformada sob a influência da rotação da Microplaca Sergipana.....	31
Figura 7 – Mapa do rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá.....	34
Figura 8 – Mapa indicando a localização das bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá.....	36
Figura 9 – Estratigrafia do Platô Serra do Tonã, Tucano Norte.....	40
Figura 10 – Formação Marizal.....	41
Figura 11 – Fotos do trabalho de campo realizado pela equipe do Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço, na Formação Marizal.....	44
Figura 12 – Mapa da Bacia de Tucano, indicando as localidades de Euclides da Cunha e Cícero Dantas, na Formação Marizal.....	44
Figura 13 – Fotos das etapas de preparação dos moldes em resina.....	47
Figura 14 – Espécime utilizado na análise realizada no LNLS.....	48
Figura 15 – Fotos da linha de luz XRF, utilizada no LNLS durante o experimento.....	49
Figura 16 – Cladograma com as famílias presentes na Formação Marizal.....	50
Figura 17 – Holótipo de <i>Vinctifer longirostris</i> – espécime nº 460-P, DGM-DNPM.....	53
Figura 18 – Espécimes da série-tipo de <i>Vinctifer longirostris</i>	53
Figura 19 – <i>Vinctifer longirostris</i>	53
Figura 20 – Espécimes de <i>Ogunichthys triangularis</i> coletados na Formação Marizal, Bacia de Tucano.....	56
Figura 21 – Espécimes de <i>Britoichthys marizalensis</i> coletados na Formação Marizal, Bacia de Tucano.....	58
Figura 22 – Fotos do holótipo de <i>Britoichthys marizalensis</i>	59
Figura 23 – Espécime de <i>Nanaichthys longipinnus</i> coletado na Formação Marizal, Bacia de Tucano.....	61
Figura 24 – Holótipo de <i>Clupavus brasiliensis</i>	63

Figura 25 –	Fotos do molde do holótipo de <i>Clupavus brasiliensis</i>	64
Figura 26 –	Espécimes de <i>Placidichthys tucanensis</i> coletados na Formação Marizal, Bacia de Tucano.....	67
Figura 27 –	Registros fósseis de amiídeo encontrados na Formação Marizal, Bacia de Tucano.....	68
Figura 28 –	Detalhe da ornamentação da escama.....	69
Figura 29 –	Amiídeos utilizados na comparação com a escama encontrada na Formação Marizal.....	71
Figura 30 –	Diversidade de escamas encontrada na Formação Marizal.....	74
Figura 31 –	Espécime analisado no LNLS.....	75
Figura 32 –	Exemplares de vegetais fósseis encontrados na Formação Marizal.....	78
Figura 33 –	Exemplares de invertebrados fósseis encontrados na Formação Marizal.....	79
Figura 34 –	Espécimes da região de berçário na Formação Marizal.....	82
Quadro –	Presença dos gêneros encontrados na Formação Marizal em outras localidades.....	84
Figura 35 –	Coluna estratigráfica da Bacia do Recôncavo, indicando a presença da Formação Marizal.....	90
Figura 36 –	Coluna estratigráfica da Bacia de Jatobá, indicando a presença da Formação Marizal.....	92
Figura 37 –	Prováveis direções de origem das influências marinhas na Bacia do Araripe no Aptiano Superior e no Albiano Médio e Superior.....	102
Figura 38 –	Correlação do perfil estratigráfico da Bacia do Araripe e da Bacia de Tucano.....	104
Figura 39 –	Carta cronoestratigráfica segundo Arai et al. (1989) para os andares locais e Gradstein et al. (1995) para os da coluna padrão.....	107
Figura 40 –	Modelo paleogeográfico clássico do Atlântico Sul no Barremiano-Aptiano.....	111
Figura 41 –	Mapa evidenciando a presença do mar epicontinental durante a separação dos continentes.....	113
Figura 42 –	Cenário paleogeográfico do Nordeste do Brasil durante o Aptiano.....	114
Figura 43 –	Mapa paleogeográfico da América do Sul e África durante a separação do Gondwana no Aptiano Superior (~ 113 Ma).....	117
Figura 44 –	Mapa das bacias sedimentares brasileiras.....	118

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BA	Bahia
BCMBs	Bacias da Margem Continental Brasileira
<i>Belonostomus</i> sp.	Espécie do gênero <i>Belonostomus</i>
<i>B. marizalensis</i>	<i>Britoichthys marizalensis</i>
<i>C. africanus</i>	<i>Calamopleurus africanus</i>
<i>C. brasiliensis</i>	<i>Clupavus brasiliensis</i>
<i>C. brevis</i>	<i>Clupavus brevis</i>
<i>C. casieri</i>	<i>Clupavus casieri</i>
<i>C. congolensis</i>	<i>Clupavus congolensis</i>
<i>C. cylindricus</i>	<i>Calamopleurus cylindricus</i>
<i>C. formosus</i>	<i>Clupavus formosus</i>
<i>C. longicaudatus</i>	<i>Clupavus longicaudatus</i>
<i>C. maroccanus</i>	<i>Clupavus maroccanus</i>
CNPq	Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico
CPRM	Serviço Geológico do Brasil
<i>C. yamangaensis</i>	<i>Clupavus yamangaensis</i>
DNPM	Departamento Nacional de Produção Mineral
EBRIS	<i>East Brazilian Rift System</i>
JAC	Jequitinhonha-Almada-Camamu
LNLS	Laboratório Nacional de Luz Síncrotron
N	Norte
<i>N. longipinnus</i>	<i>Nanaichthys longipinnus</i>
NE	Nordeste
NW	Noroeste
<i>O. triangularis</i>	<i>Ogunichthys triangularis</i>
<i>P. bidorsalis</i>	<i>Placidichthys bidorsalis</i>
PE	Pernambuco
PETROBRAS	Petróleo Brasileiro S.A
<i>P. tucanensis</i>	<i>Placidichthys tucanensis</i>
RTJ	Recôncavo-Tucano-Jatobá

RXF	<i>X-ray Fluorescence</i>
S	Sul
SE	Sudeste
<i>S. scabrata</i>	<i>Subtilisphaera scabrata</i>
<i>S. senegalensis</i>	<i>Subtilisphaera senegalensis</i>
<i>S. variverrucata</i>	<i>Sergipea variverrucata</i>
SW	Sudoeste
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
<i>V. comptoni</i>	<i>Vinctifer comptoni</i>
<i>V. ferrusquiai</i>	<i>Vinctifer ferrusquiai</i>
<i>V. longirostris</i>	<i>Vinctifer longirostris</i>
<i>W. chinamuertensis</i>	<i>Wolburgiopsis chinamuertensis</i>

LISTA DE SÍMBOLOS

mm	Milímetro
Ma	Milhões de anos
%	Porcentagem
m	Metro
km ²	Quilômetro quadrado
km	Quilômetro
µm ²	Micrômetro quadrado
V	Volume
H	<i>High</i>
µm	Micrômetro
ms	Milisegundo
Fe	Ferro
Cu	Cobre
K	Potássio
CaCO ₃	Carbonato de cálcio

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	15
1	CENÁRIO GEOLÓGICO E A FORMAÇÃO DO GONDWANA.....	20
2	A FORMAÇÃO DAS BACIAS SEDIMENTARES BRASILEIRAS.....	25
2.1	A Bacia de Tucano e a Formação Marizal.....	33
3	OBJETIVOS	42
3.1	Geral	42
3.2	Específicos	42
4	MATERIAL E MÉTODOS	43
4.1	Levantamento bibliográfico.....	43
4.2	Preparação e análise do material fóssil.....	43
4.2.1	<u> Materiais analisados.....</u>	45
4.2.2	<u> Preparação dos moldes.....</u>	46
4.3	Mapeamento elementar por Luz Síncrotron.....	47
4.4	Nomenclatura osteológica.....	49
4.5	Classificação de espécies.....	49
5	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	50
5.1	Revisão da ictiofauna de Teleostei da Formação Marizal, Bacia de Tucano.....	50
5.1.1	<u> Vinctifer longirostris.....</u>	51
5.1.2	<u> Ogunichthys triangularis.....</u>	54
5.1.3	<u> Britoichthys marizalensis.....</u>	57
5.1.4	<u> Nanaichthys longipinnus.....</u>	59
5.1.5	<u> Clupavus brasiliensis.....</u>	61
5.2	Presença de outros Actinopterygii na paleoictiofauna da Formação Marizal.....	65
5.2.1	<u> Placidichthys tucanensis.....</u>	65
5.2.2	<u> Amiidae.....</u>	67
5.2.3	<u> Diversidade de escamas.....</u>	73
5.3	Análise de espécime no LNLS.....	74
5.4	A fauna e a flora da Formação Marizal.....	76

5.5	Paleoecologia da Camada Amargosa, Formação Marizal, Bacia de Tucano.....	81
5.6	Análise da ocorrência dos gêneros encontrados na Formação Marizal (Bacia de Tucano) em outras bacias sedimentares e sua origem tetiana.....	84
5.7	Considerações sobre a presença da Formação Marizal em diferentes bacias sedimentares.....	88
5.8	A transgressão marinha e a influência tetiana nas bacias sedimentares do Nordeste brasileiro.....	94
	CONCLUSÕES	120
	REFERÊNCIAS	123
	APÊNDICE A – Artigo em fase de submissão.....	148
	APÊNDICE B – Artigo em preparação.....	159

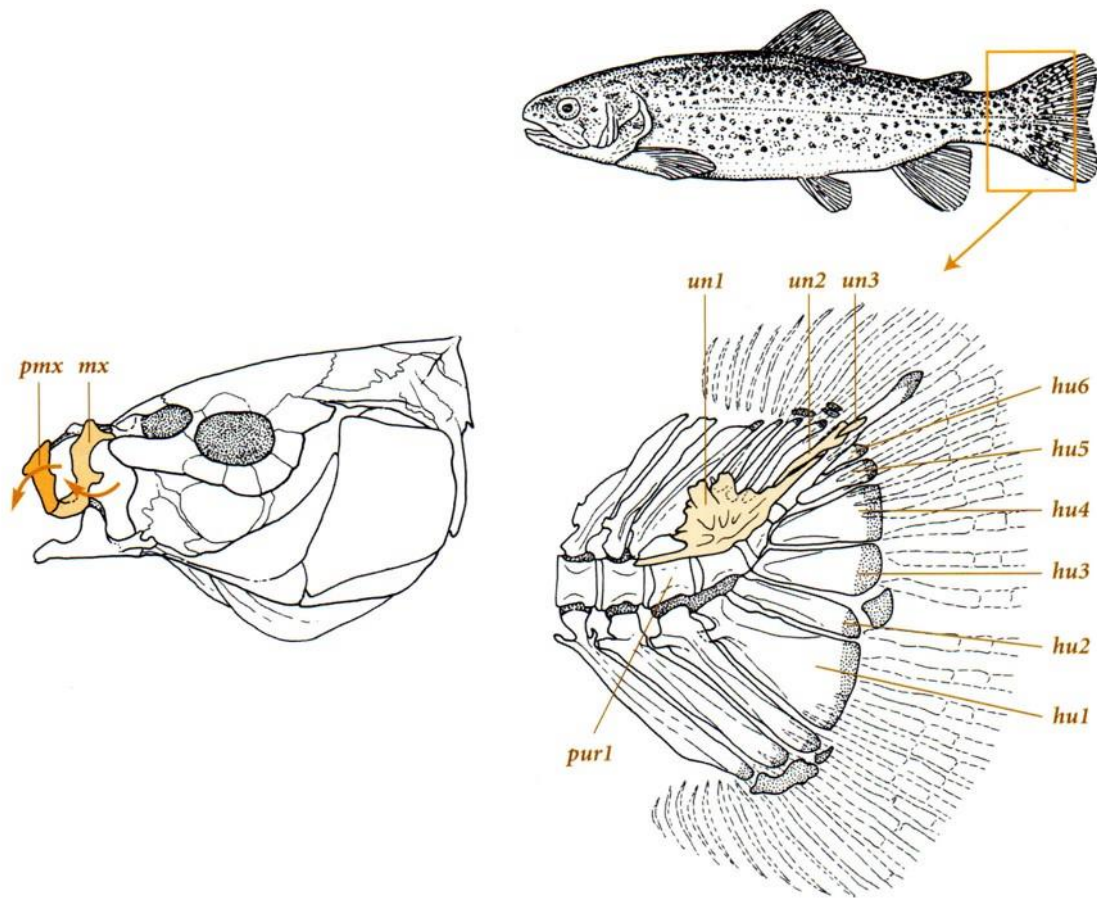
INTRODUÇÃO

Os vertebrados inferiores inicialmente classificados como peixes surgiram no Cambriano Inferior (510 milhões de anos (Ma) – 542 Ma) e irradiaram pelo Cambriano Superior (488 Ma – 500 Ma). A partir do Siluriano essas formas se tornaram mais numerosas e diversas, incluindo além de várias formas agnatas, quatro grupos de gnatostomados: Placodermas, Acantódios, Chondrichthyes e Osteichthyes (JANVIER, 1996).

Apresentando cerca de 32.000 espécies vivas conhecidas, os Teleostei representam o grupo mais diverso entre os Actinopterygii e o grupo com maior número de espécies entre todos os vertebrados (ARRATIA, 2018; NELSON; GRANDE; WILSON, 2016). Conhecendo a importância dos Teleostei e dos Actinopterygii de uma forma geral para a ciência e para os ecossistemas modernos, o entendimento de sua história evolutiva torna-se de extrema importância para que se compreenda a biodiversidade dos vertebrados como um todo (SALLAN, 2014).

Este clado apresenta uma grande diversidade de padrões morfológicos e adaptações para diferentes habitats, vivendo em todos os ambientes aquáticos: água doce, água salgada e também água salobra. A presença de uma pré-maxila móvel, a transformação dos arcos neurais da região caudal em peças pares - os uroneurais – (Figura 1) e a presença de escamas elasmóides do tipo cicloide já foram consideradas sinapomorfias do grupo, mas novas evidências refutaram todas elas, sendo atualmente consideradas apenas como caracteres exclusivamente derivados (ARRATIA, 1999). As escamas, que são do tipo elasmóide, perderam evolutivamente a presença de dentina e ganoína, ainda presentes em Actinopterygii basais, tanto em espécies extintas quanto em espécies atuais (SIRE; AKIMENKO, 2004).

Figura 1 – Imagem destacando a presença de pré-maxila móvel e uroneural



Fonte: adaptada de LECOINTRE, 2018.

A monofilia de Teleostei foi estabelecida a partir de caracteres propostos por Patterson (1973, 1977) e Patterson e Rosen (1977). Atualmente, os Teleostei são caracterizados pela presença de uma única sinapomorfia: a presença de um processo posteroventral longo no quadrado, e por numerosos caracteres homoplásticos derivados, como a presença de uma pré-maxila móvel e arcos neurais urais modificados em uroneurais já supracitados (ARRATIA, 1999, 2000, 2004, 2006). O osso pré-maxilar móvel possibilita a protusão mandibular, o que permite uma maior abertura bucal e, conseqüentemente, uma ampliação na gama de alimentação do grupo (LAUDER; LIEM, 1983). Além da pré-maxila móvel, não observada nos Neopterygii basais, apresentam ainda algumas modificações da musculatura mandibular (BENTON, 2008).

Os Teleostei, em geral, são peixes com nadadeira caudal homocerca, mas sem que a coluna se estenda no lobo superior (PATTERSON, 1982). A estrutura da nadadeira caudal homocerca presente em Teleostei é considerada única, sendo foco de estudos relativos à

evolução do padrão de locomoção do grupo (BENTON, 2008; LAUDER, 1983; PATTERSON, 1982). Os uroneurais, ao longo das últimas vértebras caudais, auxiliam na sustentação do lobo superior da nadadeira caudal e também apresentam a função de dobrar o bordo epicordal (RICHTER, 2011).

Os Teleostei basais são agrupados normalmente em quatro clados principais: Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Euteleostei e Otomorpha (= Otocephala Johnson e Patterson, 1996; Ostarioclupeomorpha Arratia, 1997). Os Osteoglossomorpha são um clado pequeno, porém de ampla distribuição geográfica, com cerca de 200 espécies distribuídas em vários continentes, estando representado na América do Sul por espécies de aruanãs e pirarucus. Com nadadeiras dorsal e anal alongadas, apresentam ainda deslocamento da mordida primária do maxilar e da mandíbula e um elemento ósseo na língua junto ao basibrânquial (BENTON, 2008). Trata-se de uma antiga subdivisão de Teleostei vivos, cujos ancestrais tiveram origem no final do Jurássico, há cerca de 200 milhões de anos, antes da separação das grandes massas continentais. Já são estabelecidos padrões de endemismo para diferentes táxons (por exemplo: Osteoglossidae na América do Sul, Notopteridae no leste da Ásia e na África, Pantodontidae e Mormyridae na África Ocidental e Hiodontidae, na América do Norte) e o entendimento da distribuição geográfica desses grupos contribui para o entendimento do papel da tectônica de placas na distribuição de organismos de água doce (LI; WILSON, 1996).

Diversos pesquisadores concordam que Osteoglossomorpha é um grupo monofilético (LI; WILSON, 1996; ZHANG, 1998), mas sua relação com os demais Teleostei ainda não é bem estabelecida. Nelson (1973), Patterson e Rosen (1977) e Taverne (1986) apontam o grupo como sendo os Teleostei vivos mais antigos, o que foi refutado por Arratia em 1991, que sugere a existência de uma relação de grupo-irmão Elopomorpha - Osteoglossomorpha. O estudo de Al-Mahrouki et al. (2001) corrobora com a ideia de Arratia (1991), afirmando que Osteoglossomorpha é um grupo de Teleostei mais generalizado. Bian et al. (2016) apontam Osteoglossomorpha como grupo-irmão de Elopomorpha e ambos integrando um grupo-irmão de Clupeocephala. Em estudo realizado recentemente por Brito et al. (2020), um osteoglossomorpha, *Laellichthys ancestralis*, foi revisto, indicando a presença de Notopteroidei, típico grupo do leste asiático e da África, no Cretáceo Inferior do Brasil (Bacia Sanfranciscana), o que estendeu sua distribuição ao Gondwana Ocidental, antes da separação entre América do Sul e África, e também as origens evolutivas das linhagens de Notopteroidei em pelo menos cerca de 27 Ma antes de sua primeira aparição até então no registro fóssil.

Em análises onde não há a inclusão de organismos fósseis, Osteoglossomorpha aparece como o grupo mais primitivo dentre os Teleocephala (FOREY et al., 1996; INOUE et al., 2001). O termo Teleocephala foi proposto por de Pinna (1996), referindo-se aos principais clados Teleostei existentes, o que inclui Osteoglossomorpha, Elopomorpha e Clupeocephala. Já quando são incluídas espécies fósseis juntamente com as espécies atuais em uma análise filogenética, os Elopomorpha aparecem como sendo os mais basais (ARRATIA, 1991; BROUGHTON et al., 2013; DIOGO et al., 2008; LI; WILSON, 1999).

Os Elopomorpha, tendo as enguias, o tarpon americano (*Megalops*) e ubarana (*Elops*) entre seus representantes atuais mais conhecidos, englobam cerca de 800 espécies e caracterizam-se pela presença de um estágio de desenvolvimento larval marinho especializado, a larva leptocéfala (larva fina em forma de folha), que pode migrar longas distâncias de modo passivo antes de sofrer metamorfose (BENTON, 2008).

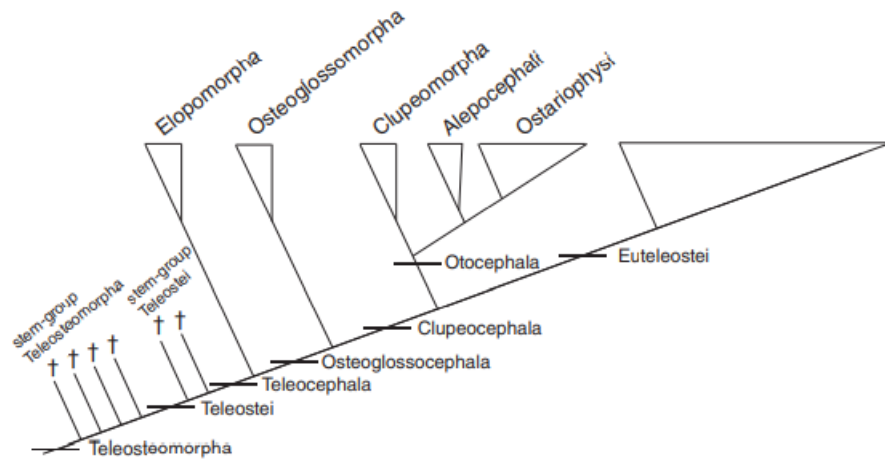
Euteleostei é o maior grupo de Teleostei, com mais de 17 mil espécies divididas em três subgrupos principais: Salmoniformes, Esociformes e Neoteleostei (BENTON, 2008). Euteleosteomorpha (= Euteleostei Greenwood et al., 1966) compreendem clados de Teleostei que, juntos, são grupo-irmão de Otomorpha (WILEI; JOHNSON, 2010). Otomorpha, representado pelas sardinhas e carpas, são um grupo relativamente novo, incluindo dois antigos grupos: Clupeomorpha e Ostariophysii, antes vistos como grupos-irmãos sequenciais de Euteleostei; atualmente Otocephala é considerado grupo-irmão de Euteleostei (LECOINTRE, 1995, 2010). Clupeomorpha conta com mais de 350 espécies de peixes, geralmente pequenos, prateados e marinhos (BENTON, 2008). Sua relação com outros peixes não é clara: já foram relacionados aos Elopomorpha e aos Salmoniformes, mas apresentam características anatômicas únicas que se separam dos dois grupos, além de não possuírem uma larva de leptocéfala (HINEGARDNER; ROSEN, 1972).

Ostariophysii é um clado formado por dois grupos: Anotophysii e Otophysi (FINK; FINK 1981, 1996; ROSEN; GREENWOOD, 1970). Englobam carpas, piranhas, peixes elétricos, lambaris, bagres, milkfish (*Chanos*), representando cerca de 75% dos peixes de água doce do mundo e são, por isso, uma parte importante da ictiofauna atual (BRITO et al., 2007). Apresentam sistema auditivo especializado, composto por vértebras cervicais, costelas e arcos neurais modificados (ossículos de Weber) (BENTON, 2008). O aparato weberiano é uma estrutura que é exclusiva desse grupo. Do ponto de vista filogenético, a relação dos Ostariophysii com Euteleostei é considerada problemática (HINEGARDNER; ROSEN, 1972).

Rosen (1982) afirma que ainda existem imensas lacunas em nosso conhecimento das relações de Teleostei, principalmente dentro de Elopomorpha, Ostariophysii e Euteleostei.

Ainda que seja um consenso por grande parte dos pesquisadores que existem três grupos principais na base de Teleostei, sendo eles Osteoglossomorpha, Elopomorpha e Clupeomorpha, a relação entre eles ainda é alvo de constante debate (Figura 2) (HILTON; LAVOUÉ, 2018).

Figura 2 – Relações filogenéticas entre os principais grupos de Teleostei



Fonte: NELSON; GRANDE; WILSON, 2016.

1 CENÁRIO GEOLÓGICO E A FORMAÇÃO DO GONDWANA

A Teoria da Deriva Continental foi uma das contribuições de maior impacto para a Biogeografia. Ela foi desenvolvida a partir de uma ideia especulativa que data do início dos anos 1900 até ser confirmada na década de 1960. Ela defende a ideia de que os continentes se comportam como um tipo de balsa, passando pela superfície da Terra sobre a camada superior do manto abaixo da crosta terrestre, ou seja, ela derrubou a crença de que a crosta terrestre era composta por bacias oceânicas e continentes fixos, mostrando que a configuração dos continentes pode sofrer alterações ao longo do tempo (BROWN; LOMOLINO, 2006).

No ano de 1912, Alfred L. Wegener, um meteorologista alemão, foi o responsável por reunir diversas evidências favoráveis à ideia de existência de um supercontinente e da posterior movimentação dos continentes atuais, concentrando seus estudos principalmente no supercontinente Gondwana. Wegener argumentou que, através dos registros fossilíferos, era possível inferir que os continentes estiveram previamente unidos. Ele reconheceu um supercontinente ao norte, Laurásia, e outro ao sul, Gondwana, e demonstrou que juntos estes formavam um único supercontinente, a Pangeia, que perdurou do Carbonífero Superior (300 Ma – 307 Ma) até o Triássico Superior (200 Ma – 228 Ma) (BENTON, 2008). A teoria de Wegener reuniu todos os continentes e diversos campos do conhecimento, utilizando evidências geológicas, geofísicas, paleoclimáticas, paleontológicas e biogeográficas. Padrões biogeográficos anômalos, como a presença de marsupiais recentes na América do Sul e na Austrália, passaram a ser facilmente justificáveis com a teoria de que essas regiões estiveram conectadas durante o Permiano (BROWN; LOMOLINO, 2006).

A teoria de Wegener demonstra que: (1) as rochas continentais (sial) são menos densas, mais espessas e menos magnetizadas que as do piso oceânico (sima); (2) as principais massas continentais do planeta já estiveram unidas (Pangeia) e se romperam em placas continentais menores que se movem sobre o manto. O Mesozoico se inicia com a fragmentação da Pangeia, mas a América do Norte permaneceu conectada à Europa até o Terciário Superior ou Quaternário; (3) a fragmentação da Pangeia começou como um rifte, que foi aumentando gradativamente; (4) blocos continentais mantiveram seus contornos originais, exceto em regiões onde foram formadas cadeias montanhosas; (5) as taxas de movimentação das massas continentais variam de 0,3 a 36 metros (m) por ano; (6) o movimento dos blocos é estimulado principalmente pelo aquecimento radioativo do manto,

podendo ter outras causas secundárias e sendo sabidamente um processo gradual e não catastrófico (BROWN; LOMOLINO, 2006).

Há muita especulação sobre quem teria sido o primeiro a propor as ideias que levariam posteriormente à elaboração da teoria. Ela já foi atribuída a antigos pensadores, como Sir Francis Bacon (1620), a Antonio Snider-Pellegrini (1858) e F. B. Taylor (1908), por exemplo. A Teoria da Deriva Continental é hoje considerada de aceitação científica plena. A teoria mais recente é chamada de Tectônica de Placas e explica de que forma as placas tectônicas se originaram e como foi seu processo de evolução, além de tratar de seus movimentos laterais e de deriva (BROWN; LOMOLINO, 2006) e que é considerada uma revolução nas Ciências da Terra por estabelecer a relação entre os processos orogênicos, a composição e a estrutura do interior da Terra (BRITO-NEVES, 2020).

A deriva continental se relaciona intimamente com a tectônica de placas, que consiste na movimentação de rochas do manto em estado sólido em correntes de convecção que têm o objetivo de dissipar calor do interior da Terra. Esse calor se deve principalmente ao decaimento de elementos químicos radioativos, como o urânio, o tório e o potássio e o movimento das rochas se dá de forma lenta por deformação em estado sólido (BENTON, 2008). Como consequência dessa movimentação, ocorrem também mudanças nos padrões de circulação oceânica e atmosférica, zoneamentos climáticos, distribuição continental e variações globais do nível do mar (SKELTON et al., 2003).

Os movimentos laterais das placas resultam de interações complexas entre a crosta terrestre, o manto e o núcleo (centro de calor que orienta a movimentação das placas). Os processos tectônicos ocorreram ao longo dos 4,5 bilhões de anos do planeta e continuam a alterar sua configuração nos dias de hoje. A origem, a dispersão e a irradiação de diversos táxons ocorreram quando a superfície do planeta ainda era muito diferente de sua configuração atual, associados frequentemente à momentos de colisões, separações ou destruições de continentes e bacias oceânicas, que ocasionaram alterações climáticas regionais ou até mesmo globais, trazendo consequências para fauna e flora. As consequências desses eventos tectônicos são muitas, do ponto de vista biogeográfico. A movimentação das placas pode tanto provocar processos de isolamento quanto de estímulo a trocas bióticas, além de influenciar alterações de clima a nível regional ou global. Os padrões de precipitação, paleocorrentes, ventos e temperatura se alteraram de modo considerável com a fragmentação e movimentação dos continentes (BROWN; LOMOLINO, 2006).

A partir do Carbonífero Superior (318 Ma-299 Ma), o Gondwana passou por deformação intraplaca de variadas magnitudes e vulcanismo, mais frequentemente

concentrados ao longo de fraturas preexistentes e zonas de falha dentro de cinturões orogênicos móveis e fronteiras cratônicas (WATKEYS; SOKOUTIS, 1998). O início da fragmentação do Gondwana foi acompanhado pela formação de uma série de bacias interiores (SALMAN; ABDULA, 1995). A separação do supercontinente Pangeia no Jurássico Médio (175 Ma) levou ao surgimento dos supercontinentes Laurásia e Gondwana, e, posteriormente, à separação do Gondwana (90 Ma). Estes foram dois dos mais importantes eventos paleogeográficos do Éon Fanerozóico. O Cretáceo Inferior (145,5 Ma–100 Ma) é marcado pela ocorrência da separação do Gondwana e, concomitantemente, pelo desenvolvimento de um complexo sistemas de riftes nas margens equatorial e oriental brasileiras (MAGNAVITA; CUPERTINO, 1987; MILANI; DAVISON, 1988).

O espaço oceânico que se formou entre o Gondwana e a Laurásia, chamado de mar de Tétis, originou-se no Permiano, depois da colisão desses dois supercontinentes (LIVERMORE; SMITH; VINE, 1986). De forma subsequente, a partir da colisão continente-continente, se deu o desenvolvimento do cinturão orogênico Alpino-Himalaio. Esse cinturão é visto como uma estrutura complexa, tendo sido em parte formado na margem ativa da Laurásia, mas, em sua grande maioria, formado por fragmentos do Gondwana transportados pelo oceano para serem acrescentados à Laurásia. Enquanto esses fragmentos se deslocavam em direção à margem ativa, cada geração de microcontinentes deixava um trecho de crosta oceânica recém-formada, enquanto a crosta mais velha era consumida na zona de subducção. Assim, o “Paleo- Tétis” foi fechado e o “Meso Tétis” foi aberto, e finalmente, do mesmo modo, foi então substituído pelo “Neo- Tétis” (KAZMIN, 1991).

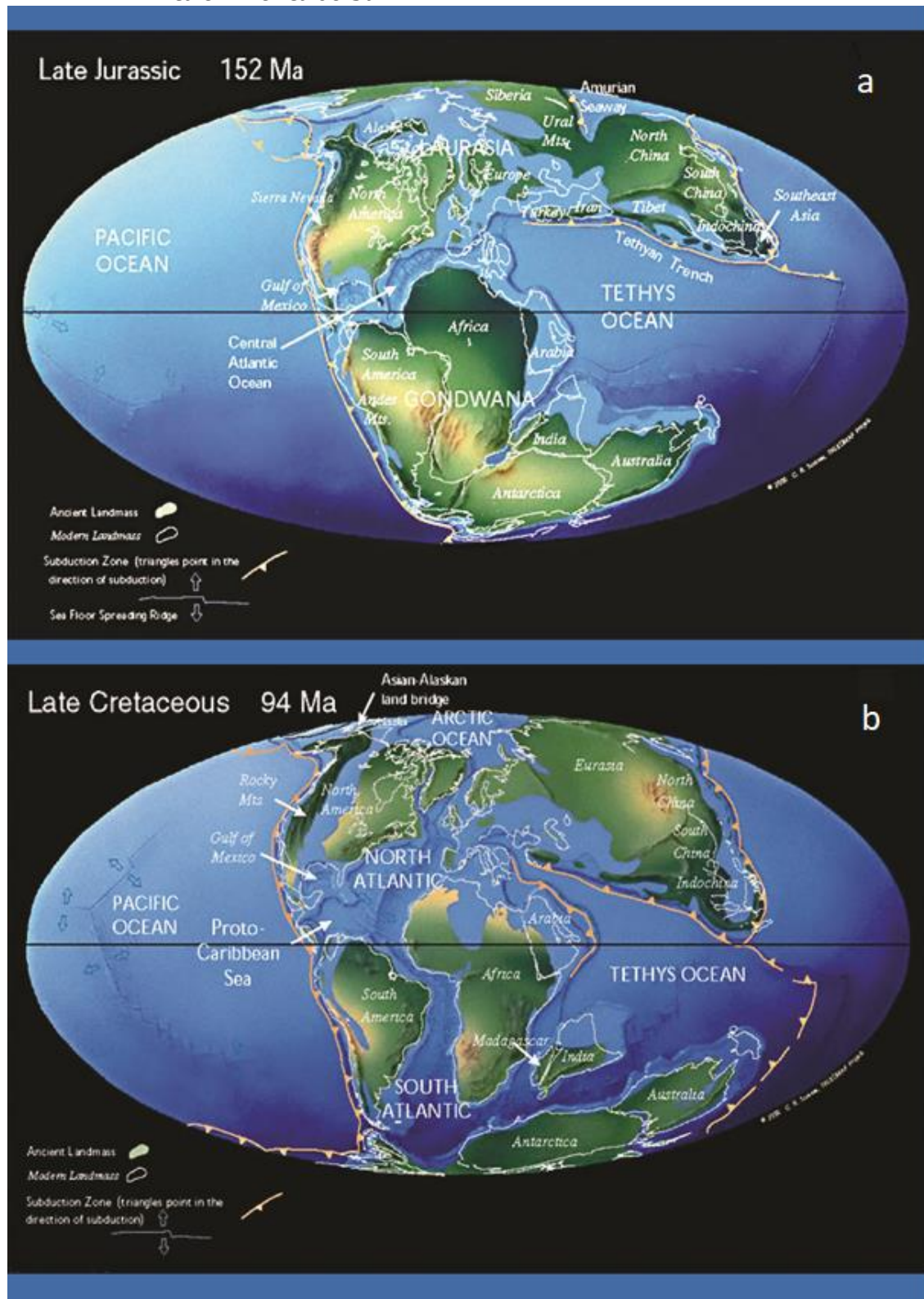
A partir da abertura do Tétis caribenho e com o estabelecimento de conexões intermitentes entre o oeste do Tétis e o leste do Pacífico no início do Jurássico, a fauna tetiana passou a influenciar no Gondwana. Processo semelhante ocorre durante o Cretáceo, quando processos relacionados à fragmentação do Gondwana continuaram a promover a dispersão da fauna do Tétis ao longo do Atlântico Central, mas também no sistema de rifte do Gondwana ocidental (AMARAL; BRITO, 2012).

Na Era Mesozoica (251 Ma-65,5Ma) a configuração dos blocos que integravam a parte oeste do Gondwana foi sendo modificada por conta da ocorrência de esforços distensivos, o que ocasionou na sua ruptura durante o Cretáceo (ASMUS, 1984). Dentre os eventos mais importantes que se seguiram a essa separação podemos destacar a formação da crosta oceânica, a abertura do Atlântico Sul e, conseqüentemente, a formação das placas africana e sulamericana. De modo concomitante ocorre a formação das bacias intra-continetais, ocasionada também por esforços distensivos de menor magnitude ocorridos

entre Bahia (BA) e Pernambuco (PE), culminando com a formação de riftes abortados (FIGUEIREDO, 2013).

A Figura 3 mostra dois paleomapas, os quais mostram o posicionamento dos continentes e dos oceanos ao final do Jurássico e ao final do Cretáceo. Foi em um momento intermediário entre a situação apresentada nos dois mapas que se deu a criação da Formação Marizal. Nesse momento, foram as águas do Tétis que influenciaram na área que posteriormente originaria a Formação Marizal, trazendo consigo a fauna tetiana por meio do estabelecimento dos mares epicontinentais.

Figura 3 – Paleomapas mostrando os momentos anterior e posterior à separação entre África e América do Sul



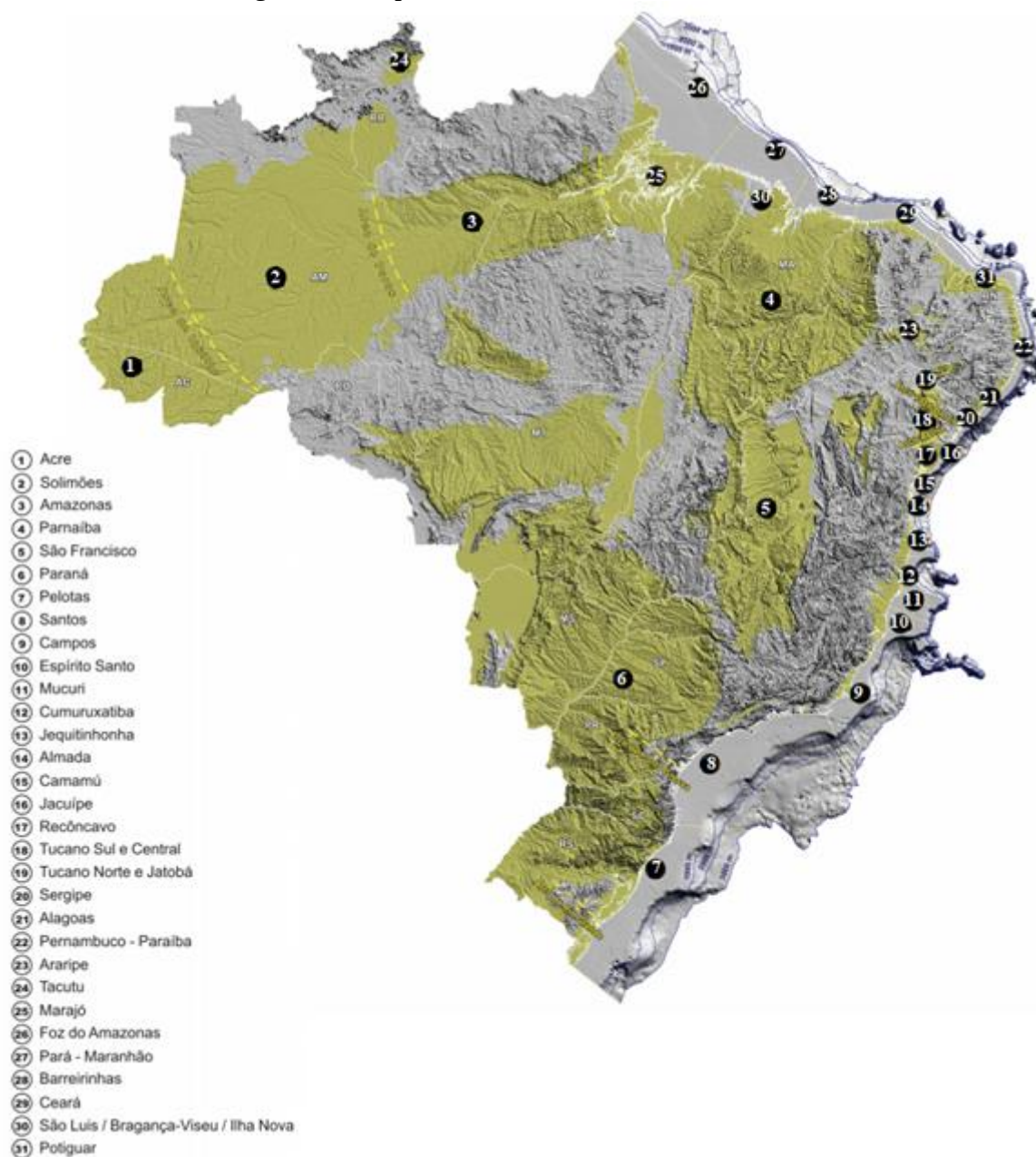
Legenda: (a) Paleomapa do Jurássico Superior; (b) Paleomapa do Cretáceo Superior.
 Fonte: adaptada de SCOTSE, 2001.

2 A FORMAÇÃO DAS BACIAS SEDIMENTARES BRASILEIRAS

As bacias sedimentares estão presentes em todo o planeta e através de registros geológicos é possível inferir que sua existência data dos primórdios da evolução da Terra. Definem-se como bacias sedimentares áreas que tenham sofrido a ação de mecanismos de subsidência, relativos ao mesmo regime tectônico ou evento tectono-termal, acarretando no desenvolvimento de um ciclo de embaciamento de primeira ordem. Elas estão sujeitas a diferentes formas de subsidência (afundamento abrupto ou gradativo da superfície da terra, com pouco ou nenhum movimento horizontal), podendo mais de uma destas ocorrer simultaneamente ou de forma serial, durante a evolução de uma bacia (MARTINS-NETO, 2006).

O Brasil é um dos países com maior extensão de margem continental do planeta, o que inclui diversas áreas com bacias sedimentares de características geológicas distintas (Figura 4) (MOHRIAK, 2003). O desenvolvimento das bacias cretáceas do Nordeste brasileiro está associado ao processo de rifte sofrido pelo Gondwana e à abertura do Atlântico Sul. Os eventos que levaram à abertura do Atlântico Sul remontam ao final do Jurássico/início do Cretáceo (~145 Ma) (ASMUS, 1984; RABINOWITZ; LABRECQUE, 1979). A formação destas bacias e sua deposição de sedimentos foram influenciadas principalmente pela interação da tectônica (compressão e deformação extensional) e pelo clima (CATUNEANU, 2004; RICHETTI; SCHMITT; REEVES, 2018). Durante o final do Cretáceo Inferior ocorreram rápidas mudanças na configuração das placas tectônicas, o que ocasionou a separação entre a América do Sul e a África. Como consequência, várias pequenas bacias formaram-se no interior do Nordeste do Brasil em virtude da abertura do Oceano Atlântico Central (ASSINE, 1994; MATOS, 1992).

Figura 4 – Mapa das bacias sedimentares brasileiras



Fonte: adaptada de MILANI et al., 2007.

O chamado *East Brazilian Rift System* (EBRIS), inclui seis grandes bacias marginais (Pelotas, Santos, Campos, Espírito Santo, Bahia Sul e Sergipe-Alagoas) e três grandes bacias *onshore* (Recôncavo, Tucano e Jatobá). Essas últimas três bacias formam uma série linear e representam um braço abortado do sistema de rifte e estão implantadas sobre terrenos com idades que variam do Arqueano (4000 Ma-2500 Ma) ao Paleozoico (542 Ma-251 Ma), apresentando então uma heterogeneidade de comportamento (MAGNAVITA; CUPERTINO, 1987; MATOS, 1992; MILANI; DAVISON, 1988), sendo um evento anterior ao espalhamento do assoalho oceânico na margem adjacente. Fases tectônicas pré-, sin-, e pós-

rifte podem ser reconhecidas, onde os sedimentos continentais sin-rifte consistem em depósitos lacustres sobre os quais um sistema flúvio-deltaico se desenvolveu (MAGNAVITA, 1994). Além disso, três bacias interiores do Paleozoico brasileiro (Parnaíba, Paraná e Amazonas) foram reativadas durante o Cretáceo e sua história tectônica está intimamente relacionada à das bacias do Mesozoico. Há ainda inúmeras pequenas bacias marginais e interiores cujas histórias tectônicas e sedimentológicas estão relacionadas aos mesmos eventos que os principais (PETRI, 1987).

Todas as bacias que integram o EBRIS contêm sequências sedimentares do Cretáceo, mas apenas algumas delas contêm peixes fósseis. O desenvolvimento dessas bacias interiores teve um enorme impacto sobre os sistemas fluviais e lacustres, provavelmente afetando as biotas aquáticas locais através da criação, modificação e destruição de habitats (MAISEY, 2000). Padrões de endemismo foram relatados para diferentes táxons (Osteoglossidae, na América do Sul; Notopteridae, no leste da Ásia e na África; Pantodontidae e Mormyridae na África Ocidental e Hiodontidae, na América do Norte) e, através dessa variada distribuição geográfica, podemos evidenciar a influência da tectônica de placas na distribuição de organismos de água doce (LI; WILSON, 1996).

A atividade tectônica do EBRIS pode ser caracterizada por numerosos eventos localizados, onde muitos foram bem restritos do ponto de vista geográfico e também do ponto de vista temporal (CHANG et al., 1992). Cada um desses eventos teve seu papel na formação de características topográficas locais, tendo também um impacto no todo (MAISEY, 2011). Maisey (2011) afirma que possivelmente as bacias que compõem o EBRIS forneceram condições para a ocorrência de isolamento localizado e vicariância, o que justificaria a maior diversidade de peixes fósseis no sin-rifte dentro da EBRIS em relação a localidades pré-rifte. Podem ter se formado ecorregiões equivalentes ao que se tem hoje nos lagos do *rift valley* na África Oriental.

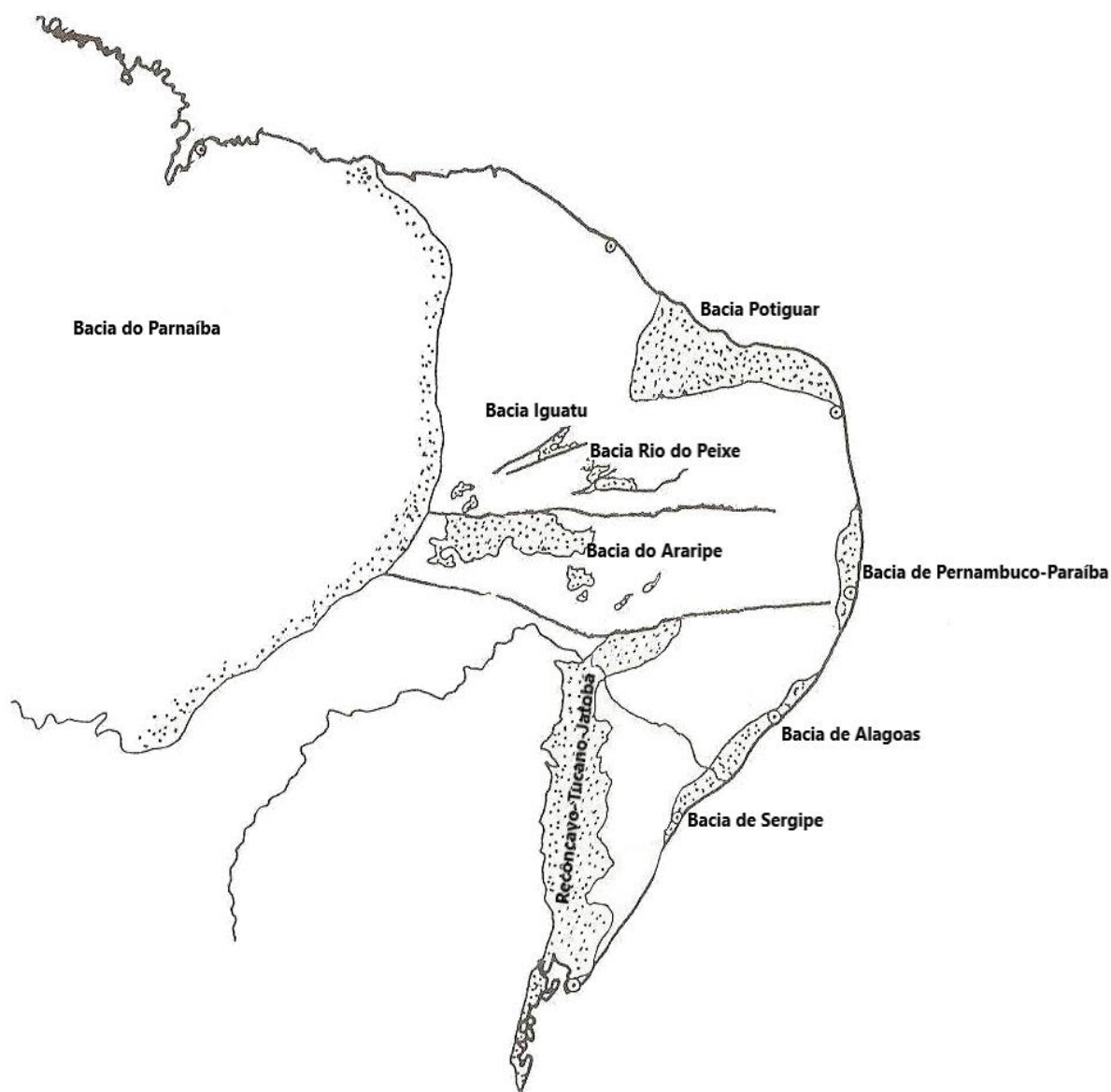
Há diversas formas de subdividir a história geológica das bacias sedimentares do Nordeste brasileiro (Figura 5), entre as quais tem-se a seguinte, proposta por Brito (1986): (a) Fase Paleozoica – sedimentos de idade provável siluriana a permiana, apresentam história relacionada à Bacia do Parnaíba; (b) Fase Mesozoica anterior à tafrogênese (tectonismo distensivo que leva à formação do rifte) – ocorre no Andar Donjoaniano (na passagem do Jurássico para o Cretáceo; ~145,5Ma). Consiste em sedimentos lacustres intercalados e sobrepostos por sedimentos fluviais. Sua história geológica se assemelha à de Sergipe-Alagoas, Araripe e Gabão; (c) Fase lacustre ou de *rift valley* – ocorre no Cretáceo Inferior (Andar Bahiano) e apresenta sedimentos lacustres, deltaicos, fluviais e conglomerados

sintectônicos aos falhamentos da borda da bacia; (d) Fase salífera – deposição de sedimentos que equivalem em idade aos depósitos salíferos encontrados nas bacias costeiras do Brasil e da África Ocidental. Datam do Cretáceo Inferior (Andar Alagoano); (e) Fase francamente marinha – formações depositadas a partir do Albiano Inferior (?Aptiano Superior) e que caracterizam-se pela presença de fauna marinha (BRITO, 1986). O "andar" é uma unidade básica da cronoestratigrafia regional, de grande importância no entendimento da Estratigrafia uma vez que se presta às necessidades e objetivos práticos da classificação cronoestratigráfica intra-regional em categoria e alcance, sendo ainda uma das menores unidades da hierarquia cronoestratigráfica que se pode conhecer (PETRI et al., 1986).

As formações fanerozoicas pré-terciárias da Bahia estão situadas em três locais distintos: (1) em Baluarte, próximo à fronteira com o Piauí (terrenos paleozoicos da base da sequência da Bacia do Parnaíba); (2) na Chapada do Urucuia, se estendendo para partes dos estados de Goiás, Minas Gerais, Maranhão e Piauí; (3) na Bacia do Recôncavo-Tucano, estando o limite sul localizado próximo à Ilhéus e o limite norte na Bacia do Jatobá (PE) (BRITO, 1986).

A primeira entrada marinha no Nordeste do Brasil ocorreu no Aptiano Superior e deu origem ao Grupo Santana da Bacia do Araripe. Atualmente trata-se de uma bacia isolada, localizada a centenas de quilômetros das bacias marginais brasileiras (VAREJÃO et al., 2016). A Bacia do Araripe está localizada nas regiões sul do Ceará, oeste de Pernambuco e leste do Piauí, sendo a bacia com maior área de exposição de rochas cretáceas (12.200 quilômetros quadrados – km²) dentre as bacias interiores do Nordeste (CARVALHO et al., 2012). Foi preenchida por unidades litoestratigráficas durante o Aptiano-Albiano Inferior (125 Ma-112 Ma) que formam o Grupo Santana. Estes depósitos correspondem às formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo (TOMÉ et al., 2014). Na fase de rifte depositaram-se as formações Rupununi e Pirara inicialmente, posteriormente a Formação Tacutu e finalmente a Formação Serra do Tucano, composta por arenitos flúvio-deltaicos, compondo a Supersequência Cretácea (BRITO, 1986).

Figura 5 – Bacias sedimentares do Nordeste do Brasil



Fonte: adaptada de BERTHOU, 1990.

A Bacia Recôncavo-Tucano, situada no estado da Bahia, tem comprimento total superior a 650 quilômetros (km) e sua largura chega a cerca de 100km, apresentando uma estrutura de semi-gráben intracratônico, predominantemente orientado direção norte-sul (N-S) e nordeste-sudoeste (NE-SW). Trata-se de uma fossa tectônica (*rift valley*) formada no final do Jurássico, tendo passado por grande subsidência no Cretáceo Inferior, o que levou ao acúmulo de até 6500 m de sedimentos de origem lacustre e fluvial. É provável que a sedimentação tenha se iniciado no Jurássico Superior (BRITO, 1986). Se estende de Salvador até a fronteira com Sergipe (CAIXETA et al., 1994), tendo uma área de, aproximadamente, 11500km², indo desde o alto do Aporá, ao norte, até o sistema de falhas da Barra, ao sul. Seu

limite à oeste é dado pela falha de Maragogipe e à leste pelo sistema de falhas de Salvador (SILVA et al., 2007), chegando a seis quilômetros de sedimentos em áreas de maior espessura (TEIXEIRA NETTO; DE OLIVEIRA, 1985). O preenchimento sedimentar encontrado no Recôncavo é composto por cinco sequências deposicionais, as quais se relacionam com os estágios de pré, sin e pós-rifte (MAGNAVITA; SILVA; SANCHES, 2005).

A Bacia do Recôncavo ocupa toda a região da Baía de Todos os Santos, se estendendo, ao norte, para Alagoinhas, Entre Rios e Esplanada e, para sul, atinge as áreas de Camamu e Bacia do Almada. Já a Bacia de Tucano vai de Irará – Ouriçangas até o rio São Francisco. Esse conjunto atinge o estado de Pernambuco recebendo o nome de Bacia de Jatobá, indo do rio São Francisco até Buíque e Arcoverde. (BRITO, 1986). A Bacia do Recôncavo e as sub-bacias de Tucano Sul e Central estão localizadas no nordeste da província São Francisco, tendo como embasamento o Cinturão Bahia Oriental, evoluído durante a Orogenia Paleoproterozoica (Riaciana) e estruturado segundo zonas de cisalhamento N-S (ramo intracontinental) e NE-SW (ramo costeiro), responsáveis, respectivamente, pela orientação dos riftes que originaram Tucano e Recôncavo. A Bacia de Tucano tem orientação geral N-S, controlada, principalmente, pela estruturação do Ramo Intracontinental do Cinturão Bahia Oriental, mas cada sub-bacia possui sua própria geometria (KOSIN, 2009; MAGNAVITA; DAVISON; KUSZNIR, 1994).

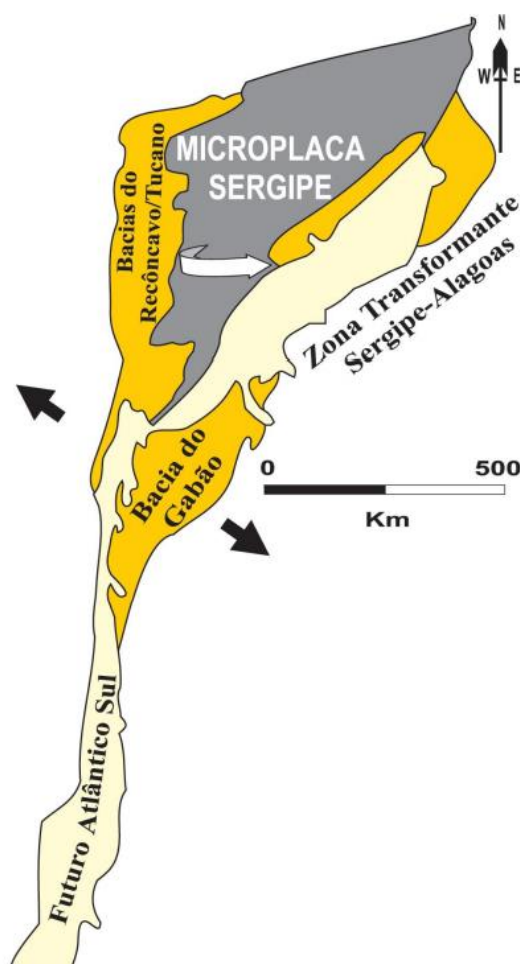
A Bacia de Tucano é separada da Bacia de Jatobá pelo Alto do São Francisco. Ela é a continuação da Bacia do Recôncavo para norte, além do Alto de Aporá. O rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá (RTJ) evoluiu como uma série de sub-bacias desconectadas entre si, compartimentado, visto que estão isoladas pela ação de falhas de transferência, o que propiciou que fossem formadas subbacias distintas, apresentando peculiaridades estruturais e com diferentes composições de preenchimento sedimentar (CUPERTINO, 1990; FIGUEIREDO, 2013; MAGNAVITA; CUPERTINO, 1987, 1988). As zonas ou falhas de transferência consistem em feições estruturais oblíquas ou transversais em relação ao maior eixo do rifte, tendendo a serem erodidas ao longo da evolução desse rifte (LAMBIASE; BOSWORTH, 1995).

Uma das possíveis explicações para a formação do rifte RTJ, apontada por Milani e Davison (1988), Szatmari et al. (1985) e Szatmari e Milani (1999), seria de que, ao mesmo tempo em que ocorreu uma rotação do continente africano em relação à América do Sul durante a separação dos continentes, teria ocorrido também uma rotação da microplaca sergipana, que, ao rotacionar de forma mais lenta que o continente africano, criou uma zona de falha (Figura 6). O conjunto de bacias do Recôncavo-Tucano-Jatobá forma a borda

extensional da microplaca e foi, por determinado período, o local principal de separação entre África e América do Sul naquela área (MILANI, 1985).

A propagação contínua da separação do Gondwana teria sido impedida pela presença da microplaca. Em virtude de sua localização, perpendicularmente à zona de cisalhamento Pernambuco-Ibimirim, teria ocorrido uma transferência direcional da distensão continental para a zona transformante de Sergipe-Alagoas, fazendo com que o desenvolvimento do rifte Recôncavo-Tucano fosse abortado (BUENO, 2004). Mais tarde, a modificação do eixo de rifteamento para a margem continental (Bacia de Sergipe-Alagoas), fez com que a microplaca se consolidasse ao continente sul-americano (MILANI, 1985).

Figura 6 – Área deformada sob a influência da rotação da Microplaca Sergipana



Fonte: adaptada de BUENO, 2004.

Outros modelos sugerem como possibilidades a ocorrência de: um mega-cisalhamento (COHEN, 1985), um descolamento de superfície à leste (USSAMI; KARNER; BOTT, 1986), um sistema de riftes duplos associado a múltiplas superfícies de descolamento da crosta

(CASTRO JUNIOR, 1987) ou um rifteamento duplo (MAGNAVITA, 1992). Desenvolvidas durante o Ciclo Brasileiro / Pan-Africano (750-540Ma), as zonas de cisalhamento atuaram como zonas de fragilidade e foram reativadas de forma frágil em pelo menos dois momentos principais: (1) na fase de rifte (Cretáceo Inferior) sob um extenso regime de estresse e (2) na fase pós-rifte (Cretáceo Superior ao Neogeno-Quaternário) (VASCONCELOS et al., 2019). A configuração pré-rifte da América do Sul e da África sugere uma associação entre as bacias de Recôncavo-Tucano, Sergipe-Alagoas e a Bacia do Gabão (CASTRO JUNIOR, 1987).

As bacias de Camamu, Almada e Jequitinhonha localizam-se na porção norte da margem leste brasileira e juntas formam o braço sul do sistema de riftes que conectava o rifte de Sergipe-Alagoas com o sistema de riftes RTJ (TEIXEIRA NETTO; DE OLIVEIRA, 1985). Tanto em Tucano Norte quanto em Jatobá são encontradas formações paleozoicas abaixo dos sedimentos mesozoicos. Em Camamu e na Bacia de Almada, os sedimentos fluviais e lacustres são sobrepostos por formações marinhas que datam do Albiano e do Cretáceo Superior (BRITO, 1986).

Esse sistema de riftes consiste em três riftes ou segmentos de riftes principais, com o rifte de Tucano como o principal componente central (GOMES JUNIOR et al., 2018). No Aptiano, enquanto o rifte RTJ foi abortado, o sistema de riftes Jequitinhonha-Almada-Camamu (JAC) continuava se propagando para leste, conectando-se ao sistema de riftes de Sergipe-Alagoas e se desenvolvendo como uma margem rifteada típica, deslocando o seu eixo gradativamente na direção leste, com aumento do magmatismo contínuo até a inserção total da crosta oceânica no Albiano-Cenomaniano (FERREIRA, 2015).

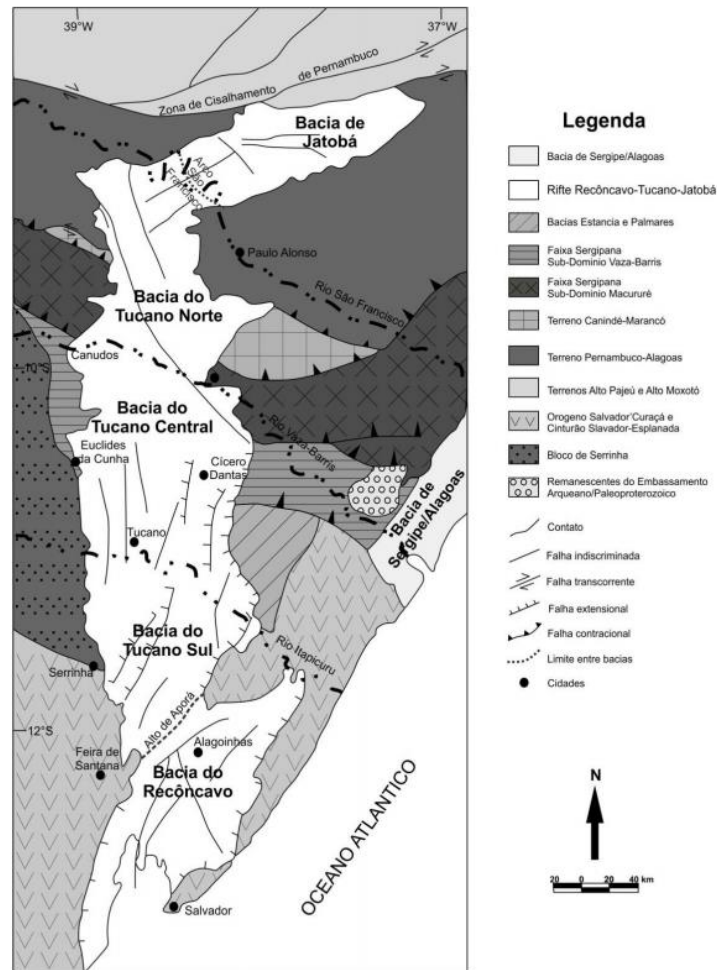
Os processos tectônicos que ocasionaram a ruptura do Gondwana durante o Mesozoico separaram as placas Africana e Sul-Americana, mas também promoveram o desenvolvimento de alguns braços abortados de rifte, que partem da margem e vão em direção ao interior do continente. A idade de cada uma dessas bacias está relacionada ao evento de rifte que ocorreu no trecho da margem continental no qual estão localizadas. Apresentam amplitude temporal e preenchimento sedimentar variável, sendo algumas delas restritas ao período de separação das placas tectônicas enquanto outras incluem ainda registros de pré-rifte ou pós-rifte, como é o caso da Formação Marizal (MILANI et al., 2007).

2.1 A Bacia de Tucano e a Formação Marizal

As bacias interiores do Nordeste brasileiro formam um conjunto de pequenas bacias fanerozoicas localizadas entre as bacias de Tucano-Jatobá, do Parnaíba e Potiguar. Ainda que já tenham sido consideradas fragmentos de uma única bacia interior por Cordani et al. (1984), suas estratigrafias são particulares, demonstrando que apresentam histórias geológicas distintas. A Bacia do Araripe integrava uma paleodrenagem continental que fluía para sul, em direção à Bacia do Recôncavo-Tucano, mas constituía uma bacia distinta (ASSINE, 1994).

A Bacia de Tucano (Figura 7), assim como as demais bacias do sistema Tucano-Gabão, foi formada por uma extensão litosférica durante a fase de rifte (USSAMI; KARNER; BOTT, 1986). As feições observadas no leste do continente africano apresentam grande semelhança com as feições encontradas nas bacias de Tucano e Jatobá, permitindo que se estabeleça uma correlação entre elas. Os riftes africanos têm morfologia de meio-gráben, tipo de arcabouço constante em Tucano Sul e Central (FERREIRA, 1965; MAGNAVITA; CUPERTINO, 1987).

Figura 7 – Mapa do rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá



Fonte: adaptada de GUZMÁN et al., 2015.

Diferentemente das bacias da margem continental, as bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá constituem um ramo do Rifte Sul-Atlântico abortado no Eoaptiano. A configuração estrutural dessas bacias reflete a atuação dos esforços extensionais em um embasamento heterogêneo (MAGNAVITA, 1996). O sistema de riftes no qual está situada a Bacia de Tucano é composto por quatro grábens assimétricos: (1) Recôncavo, (2) Tucano Sul e Tucano Central, (3) Tucano Norte e (4) Jatobá (MILANI; DAVISON, 1988). A mudança no sentido de abertura do rifte, passando de S-N, no Tucano Norte para SW-NE na Bacia de Jatobá, exemplifica o controle exercido por estruturas do embasamento. Esta alteração na abertura do rifte está condicionada à Zona de Cisalhamento Pernambuco-Paraíba, cuja reativação durante o Eocretáceo deu origem à Falha de Ibimirim, que define o limite norte da Bacia de Jatobá (COSTA; MILHOMEM; CARVALHO, 2003; SANTOS et al., 1990).

A Bacia de Tucano está localizada no nordeste da Bahia, com extensão de cerca de 400km e largura de, aproximadamente, 80km. Está compreendida desde o seu limite meridional com a Bacia do Recôncavo até seu limite setentrional com o rio São Francisco, no

trecho do rio situado entre Belém de São Francisco (PE) e Paulo Afonso (BA) (FREITAS, 2014). Sua extensão totaliza uma área de cerca de 40.000 km², dos quais boa parte compõe a Formação Marizal (BRITO, 1979; FERREIRA, 1965). Esta divide-se nas sub-bacias Tucano Sul, Central e Norte, as quais estão separadas por feições estruturais transversais ao rifte, chegando a um preenchimento sedimentar de 12.000 metros de espessura em Tucano Sul (CAIXETA et al., 1994; DA SILVA et al., 2003; MAGNAVITA; CUPERTINO, 1987, 1988).

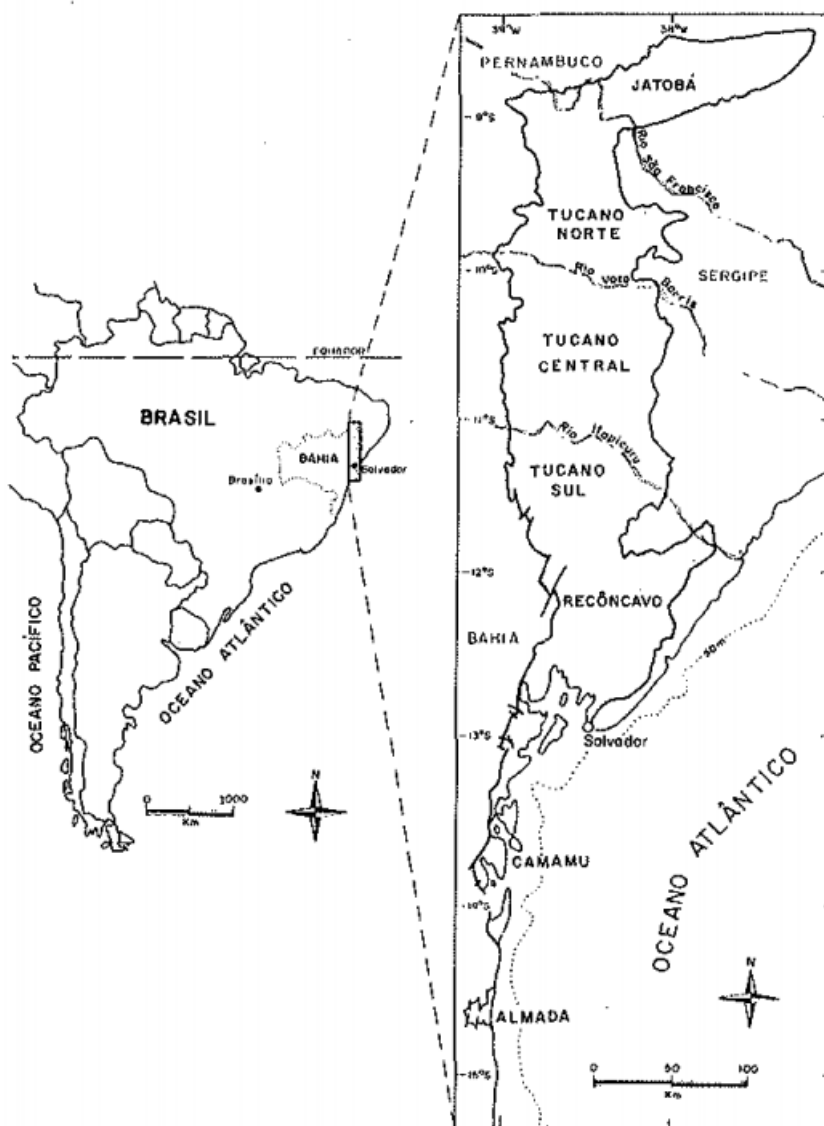
A Bacia de Tucano apresenta uma situação de mudança brusca na maturidade, o que é marcado pela passagem de arenito pedregoso e conglomerado rico em quartzo e fragmentos de quartzito na Formação São Sebastião para arenito com seixos de feldspato e conglomerado com seixos de composição variada na Formação Marizal (FIGUEIREDO et al., 2015). Assim como a Formação São Sebastião, a Formação Marizal está situada em uma área delimitada por falhas normais. A Formação São Sebastião (Neocomiano/Barremiano) está relacionada com sucessões continentais de sin-rifte que levaram à abertura do Atlântico Sul. Já a Formação Marizal (Aptiano) está relacionada a sucessões marinhas pós-rifte (FIGUEIREDO et al., 2015).

Segundo Magnavita, Davison e Kusznir (1994), a Formação Marizal seria formada por conglomerados fluviais e aluviais e arenitos com folhelhos lacustres de idade aptiana. O limite entre Tucano Central e Tucano Norte é marcado pelo Arco de Vaza-Barris, situado entre Canudos (BA) e Jeremoabo (BA), limite entre duas províncias tectônicas que compõem a Plataforma Sul-Americana: São Francisco e Borborema, uma importante zona de transferência que marca a inversão de polaridade do rifte. Ainda que Tucano Norte tenha também orientação geral N-S, apresenta características estruturais distintas das bacias ao sul, por conta de sua localização no limite da Província São Francisco com a Subprovíncia Meridional da Província Borborema. Essa localização resultou em um embasamento diversificado, que evoluiu desde o Arqueano até o Ordoviciano. Tal diversidade de rochas reflete-se em áreas-fonte de composição litotípica e características geoquímicas diversificadas para os sedimentos que preencheram aquelas bacias. A Subprovíncia Meridional possui orientação geral noroeste-sudeste (NW-SE) a nordeste-sudoeste (NE-SW), o que resulta da tectônica compressiva com vergência para sul/sudoeste, que carrou seus terrenos por sobre os da Província São Francisco, durante a Orogenia Brasileira (KOSIN, 2009).

Tucano Norte e Jatobá representam a extremidade setentrional do sistema de rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá, tendo sua origem relacionada à extensão crustal que fragmentou o Gondwana, originando o Oceano Atlântico (Figura 8). O embasamento de Tucano Norte é representado pelos terrenos Canindé-Marancó e Pernambuco-Alagoas, pelos metassedimentos

da Faixa de Dobramentos Sergipana e pelas rochas sedimentares da Bacia Juá. Apresenta cerca de 8.800 km², com orientação geral norte-sul (N-S). A sucessão estratigráfica demonstra rápido assoreamento de ambas, refletindo o preenchimento axial do rifte RTJ (COSTA et al., 2007).

Figura 8 – Mapa indicando a localização das bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá



Fonte: MILANI, 1985.

Em relação à sedimentação, nas sub-bacias Tucano Sul e Central se apresenta de forma bem semelhante à Bacia do Recôncavo, diferindo de Tucano Norte. Esta se assemelha mais à Bacia de Jatobá, situada mais ao norte (MAGNAVITA et al., 2003; MAGNAVITA; CUPERTINO, 1987). A estratigrafia de ambas apresenta diversas semelhanças quanto à sua estrutura e seu registro sedimentar, diferindo das sub-bacias de Tucano Sul e Tucano Central

(COSTA et al., 2007). Partindo do sul em direção ao norte, a espessura da sedimentação argilosa (predominante na Bacia do Recôncavo) tende a diminuir e passa a predominar a sedimentação arenosa com espessura que chega a atingir 500 m (DA SILVA et al., 2003).

Tucano Norte, assim como a Bacia de Jatobá, apresenta uma geometria típica de meio-gráben, com falhas de borda. Em Tucano Norte há uma maior complexidade estrutural, manifestada por falhas com orientações NW-SE, N-S e NE-SW (MAGNAVITA e CUPERTINO, 1988; SANTOS et al., 1990). À sul, seu limite com Tucano Central envolve as falhas de transferência de Caritá e Jeremoabo que, junto ao Alto de Vaza-Barris, constituem uma zona de acomodação ao longo da qual ocorre a inversão na assimetria dos meio-grábens (MAGNAVITA; DAVISON; KUSZNIR, 1994; MAGNAVITA et al., 2003). As profundidades estimadas do embasamento nos baixos de Salgado do Melão (sub-bacia de Tucano Norte) e Ibimirim (Bacia de Jatobá) são superiores, respectivamente, a 7.000 m (MAGNAVITA et al., 2003) e 3.000 m (COSTA; MILHOMEM; CARVALHO, 2003) (FREITAS, 2014).

A sucessão aptiana no RTJ é descrita como sendo composta pela Formação Marizal e pelos grupos Santana e Araripe (NEUMANN; ROCHA, 2013), sendo normalmente interpretadas como uma resposta sedimentar ao início da subsidência térmica após a subsidência mecânica de sin-rifte, ocorrida do Berriasiano ao Barremiano (MAGNAVITA; DAVISON; KUSZNIR, 1994). Os palinomorfs e peixes fósseis encontrados corroboram com a correlação estabelecida com as formações Muribeca (Bacia de Sergipe-Alagoas), Codó (Bacia do Parnaíba) e Santana (Bacia do Araripe) (BRAUN, 1966; BRITO, 1986).

Esse contexto regional levou à interpretações prévias da subsidência térmica para a Formação Marizal (MAGNAVITA, 1992; MAGNAVITA; DAVISON; KUSZNIR, 1994), implicando em um modelo em que um depósito de maior maturidade é depositado durante a fase de subsidência tectônica ativa (registrada no sin-rifte, Formação São Sebastião), do que na fase subsequente de quiescência tectônica, momento pós-rifte, correspondendo à Formação Marizal (FIGUEIREDO et al., 2015).

Em relação à litologia da Formação Marizal, Viana et al. (1971) descrevem:

Compõe-se de arenitos e conglomerados. Ocorrem ainda, siltitos, folhelhos e calcários. Os arenitos são variegados, de cinza-esbranquiçados a amarelo-avermelhados, finos a grosseiros, mal selecionados, sub angulares a subarredondados, quartzosos, feldspáticos em parte, pouco micáceos, argilosos, caulínicos, raramente ferruginosos, com intercalações delgadas de limonita; estratificações cruzadas são frequentes. Os conglomerados são policompostos, cinza-esbranquiçados a amarelados, constituídos de matacões e seixos de arenitos vermelhos levemente metamorizados, de calcário prêto, cinza-escuro e róseo, e de

quartzo e sílex, em matriz arenosa. Os folhelhos são cinza-róseos e amarelados, silticos, pouco calcíferos, apresentando às vezes finas lâminas de gipsita e barita. Os siltitos são róseos e amarelo-avermelhados, micáceos, argilosos, raramente ferruginosos e calcíferos. Os raros calcários são cinza a cinza-amarelados, finamente cristalinos, às vezes argilosos. (VIANA et al., 1971, p. 173).

A Formação Marizal se sobrepõe ao grupo Bahia, estando separada deste por uma discordância angular. A sua primeira descrição foi realizada por Brazil (1947) como:

A formação, que é composta de arenitos micáceos, moles, maciços, com granulação variável de média a grossa, seixos e cascalhos, apresentando estratificação cruzada em alguns pontos, está excelentemente exposta na escarpa da Serra do Marizal, a leste de Tucano. [...] O conglomerado basal mostra discordância, resultante da ação erosiva, entre a formação e o Cretáceo subjacente. Do ponto de vista da origem, parece que a Formação Marizal é de regime eólico e deltaico (BRAZIL, 1947, p. 37).

Trata-se de uma sequência de sedimentos sub-horizontais compostos de arenitos grosseiros e conglomerados. À época, o mesmo autor (BRAZIL, 1947) definiu também a Formação Cícero Dantas, considerando-a uma seção semelhante à Formação Marizal de idade terciária. Passado algum tempo, verificou-se a impossibilidade de distinguir claramente as duas formações, de modo que a Formação Cícero Dantas passou a integrar a Formação Marizal, juntamente com os sedimentos mapeados por Rebelo Santos (1962), correspondentes à parte sudeste da Bacia de Tucano. Ela ocupa cerca de dois terços da Bacia de Tucano, sendo ausente nas proximidades de suas bordas. Apresenta espessura média de 150m, podendo chegar a 300m na região central de Tucano.

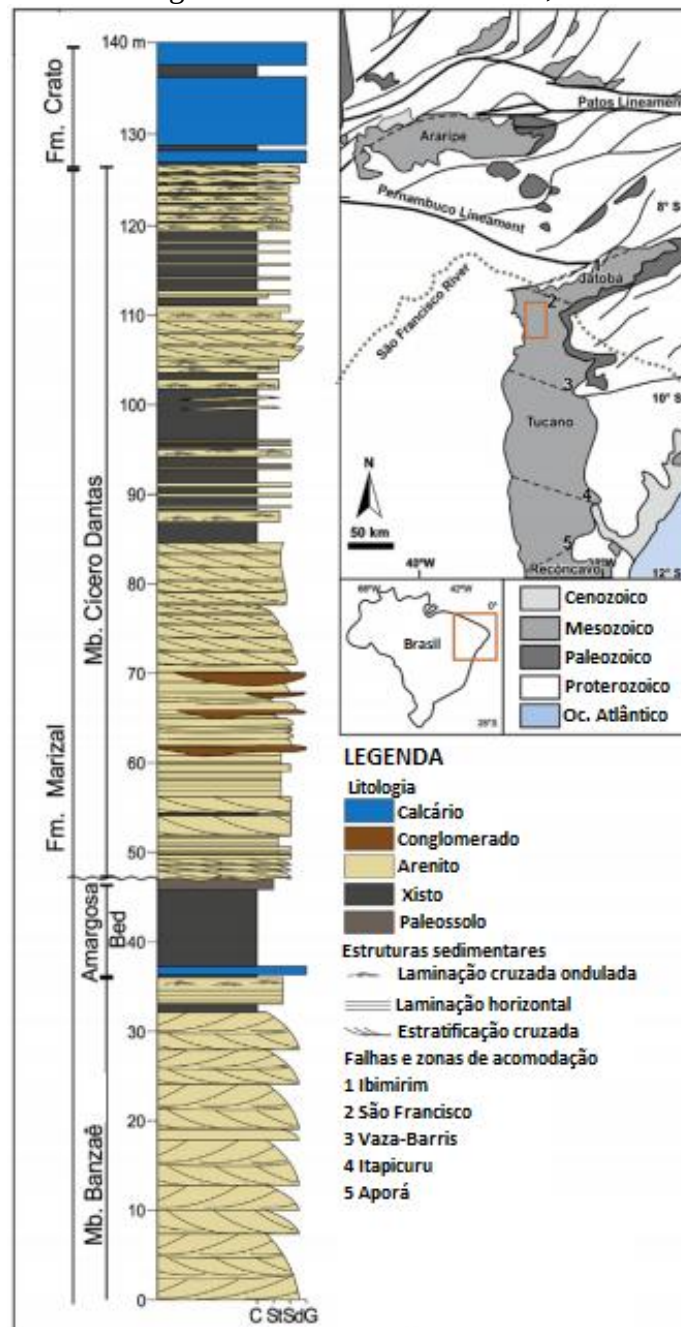
Viana et al. (1971) dividiram a Formação Marizal em três membros, sendo um inferior tendo em sua composição clásticos finos, arenitos e conglomerados de quartzito e gnaiss. O membro intermediário é formado por folhelhos, siltitos e arenitos finos, tendo finas camadas de calcário. Por fim, o membro superior tem em sua composição principalmente siltitos e arenitos, mas também apresenta gesso, ainda que raramente.

Freitas (2014) classifica a Formação Marizal como sendo constituída por duas sequências fluviais, sendo a unidade inferior denominada Membro Banzaê (caracterizada por depósitos de canais amalgamados) e a unidade superior, Membro Cícero Dantas (depósitos de canais isolados em meio a depósitos de planície de inundação), tendo sido observado um padrão de paleocorrentes que corrobora com a ideia de um sistema fluvial axial fluindo para sul ao longo da Bacia de Tucano. Os dois membros são separados por uma camada fossilífera chamada de Camada Amargosa, que está integrada de forma contínua na Bacia de Tucano e se correlaciona temporalmente com a Camada Batateira, na Bacia do Araripe, que é datada do Aptiano Superior de acordo com seu conteúdo palinológico (LIMA; PERINOTTO, 1985).

Apresenta espessura variável entre meio metro a alguns metros e tendo em sua composição arenitos heterolíticos com ondulações de corrente e de onda, além de folhelhos e delgadas camadas de calcário, sendo o único local da Formação Marizal de onde se tem relatos de fósseis (FREITAS, 2014; FREITAS et al., 2017).

A Camada Amargosa é o marcador estratigráfico mais importante da Bacia de Tucano Norte e parece ter sido depositada durante um estágio de transição com períodos de subsidência mecânica, sendo interpretada como um depósito correlacionado à sucessão lacustre presente das bacias do Araripe e de Jatobá. Assim sendo, esses lagos teriam se formado abaixo do nível do mar e estiveram conectados por meio de paleodrenagem (VAREJÃO et al., 2019). A coluna estratigráfica da Formação Marizal (Bacia de Tucano) apresentada a seguir é a mesma proposta por Varejão et al. (2019), uma das mais atualizadas (Figura 9).

Figura 9 – Estratigrafia do Platô Serra do Tonã, Tucano Norte



Fonte: adaptada de VAREJÃO et al., 2019.

A Formação Marizal data do Cretáceo Inferior, Aptiano, tendo por base palinomorfos *Cicatricosisporites hallei* Delcourt & Sprumont *Schizea certa* Bolklovitina e *Matonisporites dorogensis* Burger (VIANA et al., 1971). Brito e Amaral (2008) comentam sobre a presença de *Tucanopolis annulatus* na Formação Marizal de Tucano, mesma espécie descrita para o Barremiano Superior do Oásis de Dakhla, no Egito (SCHRANK; MAHMOUD, 2002). A datação de Barremiano para a Formação Marizal seria corroborada pela presença de ostracodes *Wolburgiopsis plastica* e *W. chinamuertensis*, conhecidos exclusivamente no

Barremiano da Argentina. Contudo, tais informações apontadas na publicação de Brito e Amaral (2008) têm como referência uma comunicação pessoal de Regali (2005), não tendo sido possível verificar tal informação e nem encontrar novos dados que corroborassem com esta datação. Todos os demais dados apresentados ao longo desta tese apontam uma idade aptiana para a Formação Marizal (Figura 10).

Figura 10 – Formação Marizal



Fonte: BRITO, 2008.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

O presente trabalho tem como objetivo revisar a validade das espécies de Actinopterygii encontrada no Cretáceo Inferior da Formação Marizal, Bacia de Tucano, apresentando uma diagnose emendada para cada espécie e uma nova interpretação paleoambiental.

3.2 Objetivos específicos:

- a) levantar o número de espécies válidas encontradas na Formação Marizal, Bacia de Tucano;
- b) revisar a validade das espécies de Actinopterygii encontrada no Cretáceo Inferior da Formação Marizal, Bacia de Tucano, propondo diagnoses emendadas;
- c) comparar a ictiofauna analisada com outras ictiofaunas da parte oeste do Gondwana;
- d) analisar o paleoambiente da mesma formação.

4 MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Levantamento bibliográfico

Para realização do presente trabalho foi realizado um amplo levantamento bibliográfico tanto dos grupos de Teleostei estudados, bem como do contexto em que estão inseridos. Buscou-se compreender a estrutura anatômica, taxonômica e filogenética dos mesmos, além de o entendimento biogeográfico da localidade estudada.

4.2 Preparação e análise do material fóssil

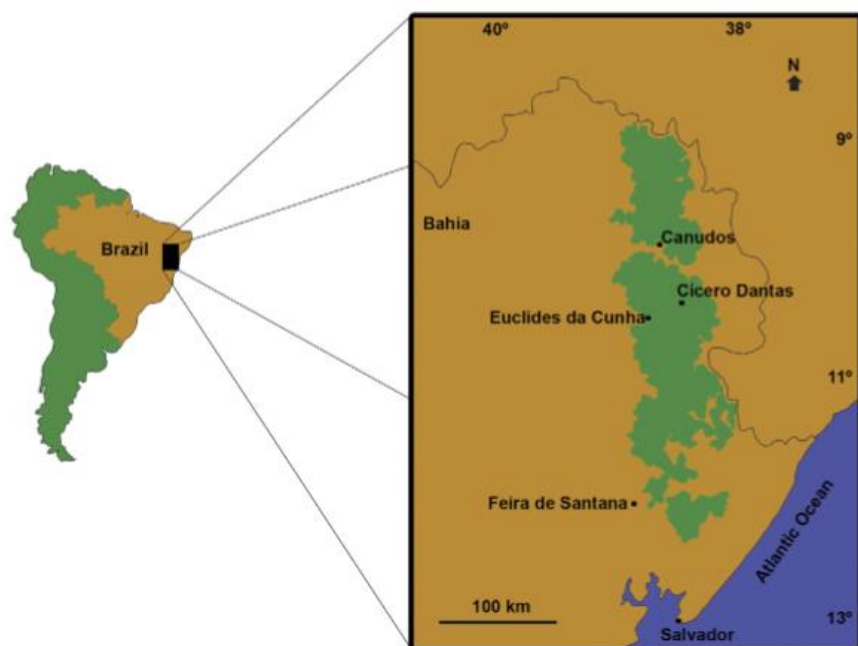
Os fósseis descritos são provenientes da formação Marizal e foram coletados durante trabalhos de campo realizados no período de 2004 a 2008 (Figura 11). Após a coleta os materiais foram tombados na Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ). A coleta dos espécimes ocorreu nas localidades de Euclides da Cunha e Cícero Dantas (Figura 12).

Figura 11 – Fotos do trabalho de campo realizado pela equipe do Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço, na Formação Marizal



Fonte: BRITO, 2008.

Figura 12 – Mapa da Bacia de Tucano, indicando as localidades de Euclides da Cunha e Cícero Dantas, na Formação Marizal



Fonte: AMARAL e BRITO, 2012.

Os exemplares estudados foram examinados anatomicamente, fotografados, desenhados e foram confeccionados moldes dos mesmos. Foram preparados moldes em resina poliéster a partir dos fósseis para a obtenção da imagem dos fósseis em positivo para análise detalhada da estrutura óssea.

4.2.1 Materiais analisados

O material fóssil utilizado neste estudo está depositado principalmente na coleção UERJ-PMB, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, mas também na coleção do Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), localizado no Serviço Geológico do Brasil (CPRM), situado no Rio de Janeiro.

Material analisado da coleção DNPM: 460-P, 462-P, 463-P, 465-P, 468-P, 539-P, 540-P, 543-P, DGM-1017, DGM-1018-P, DGM-1019, DGM-1020, DGM-1021, DGM-1022.

Material analisado da coleção UERJ-PNT:545

Material analisado da coleção UERJ-PMB: 47, 90, 91a, 91b, 92, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 100a, 100b, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 302, 303, 304, 305, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 397, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501,

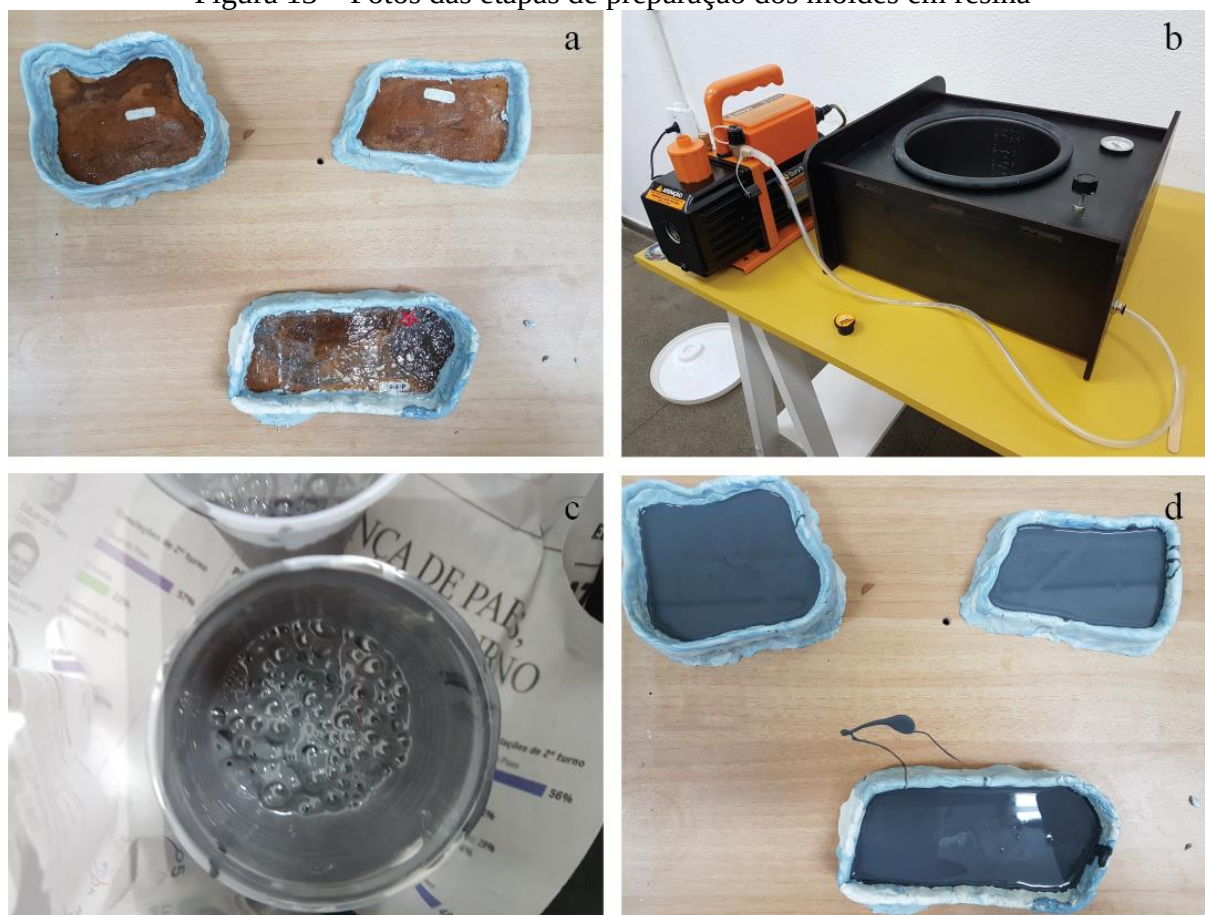
502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 511, 512, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 523, 524, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577.

4.2.2 Preparação dos moldes

Foram analisados diferentes tipos de materiais para a elaboração dos moldes, buscando aquele que gerasse um melhor resultado, com melhor nitidez da estrutura óssea do espécime, produzindo moldes de boa qualidade e com riqueza de detalhes sem causar nenhum tipo de dano aos espécimes que serviram de base para a moldagem. Essa metodologia é empregada para qualquer forma fóssil preservada como uma impressão na matriz calcária, uma vez que possibilita a confecção do que se pode chamar “positivo” do espécime.

A confecção do molde consiste primeiro em construir uma forma de plastilina no entorno do espécime, de modo a criar uma barreira para a contenção da resina quando esta for colocada (Figura 13a). Em seguida, deve-se aplicar uma substância saponácea (detergente) sobre o exemplar para que o silicone não se adira indefinidamente e o destrua. O silicone usado foi o modelo SILASTIC™ RTV-3-8001 na cor creme da Dow Corning diluído em uma proporção 20:1 (100 partes da base em 5 partes de catalisador, em peso) para seu catalisador específico, SILASTIC™ RTV-3081 Mould-Making Curing Agent. Para conferir a coloração acinzentada foi utilizado um corante na cor preta, específico para uso em borracha, da marca MoldeFlex, modelo SILICOR – PRETO. Essa mistura foi homogeneizada de forma manual durante dois minutos em uma temperatura inferior a 35° celsius. Para assegurar que os moldes ficassem livres de bolhas de ar e obter o máximo de qualidade e detalhes, a mistura passou por um processo de desaeração em uma câmara a vácuo durante 5 minutos, sendo submetida a uma pressão variável entre 30-60 mmHg (Figuras 13b e 13c). A mistura catalisada teve seu ponto de cura ideal depois de 24 horas, transformando-se numa borracha flexível e revelando todos os detalhes anatômicos desejados (Figura 13d).

Figura 13 – Fotos das etapas de preparação dos moldes em resina



Legenda: (a) espécimes fósseis envoltos por cama de plastilina e cobertos com tipol; (b) bomba à vacuo utilizada para remoção de bolhas de ar presentes na mistura da resina ainda líquida; (c) bolhas sendo retiradas da resina através da bomba à vácuo; (d) resina já depositada sobre os espécimes.

Fonte: A autora, 2021.

4.3 Mapeamento elementar por Luz Síncrotron

Durante o ano de 2017, em projeto submetido e aprovado junto ao Laboratório Nacional de Luz Síncrotron – LNLS, localizado em Campinas, SP, Brasil, um dos espécimes do presente trabalho foi analisado (Figuras 14 e 15).

A linha de luz utilizada foi *X-ray Fluorescence* (RXF). A fluorescência de raios X synchrotron pode ser utilizada para coletar a intensidade integrada em regiões espectrais pré-selecionadas para mapear a distribuição de metais. A técnica utilizada é conhecida como *synchrotron major-to-trace elemental mapping*. Foi utilizado um feixe rosa de tamanho aproximado 12 x 22 micrômetros quadrados (μm^2) (V x H) focado em espelhos KB. O

tamanho do pixel no mapa (resolução) foi de 70 micrômetros (μm) e o tempo de contagem por pixel foi de 120 milissegundos (ms).

Figura 14 – Espécime utilizado na análise realizada no LNLs

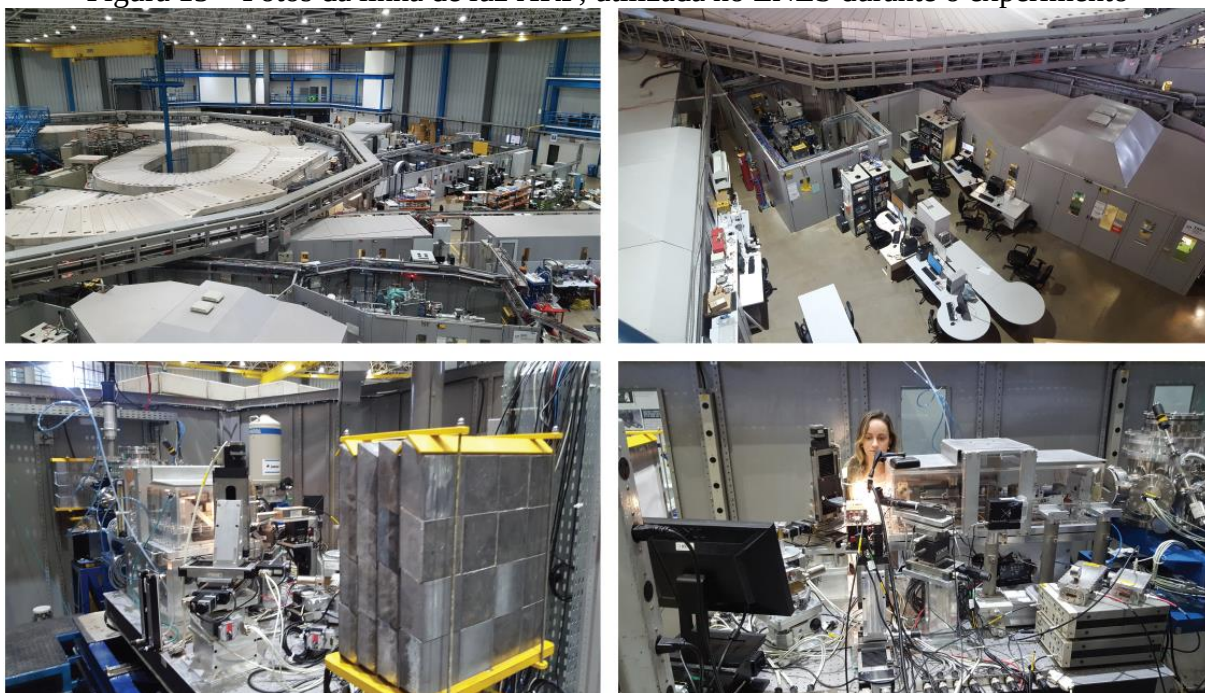


Legenda: A barra de escala corresponde a 1 cm.

Fonte: A autora, 2017.

A imagem que foi gerada a partir desta análise e que será apresentada junto aos resultados e discussão está em cores fantasia, tendo sido gerada a partir do mapa elementar que foi obtido através da análise da amostra. As cores fantasia foram utilizadas para destacar e sobrepor a distribuição de três elementos químicos: o Ferro (Fe) representado em vermelho, o Cobre (Cu) representado em verde e o Potássio (K) representado em azul. Um diagrama foi adicionado à imagem de modo a auxiliar na interpretação das cores apresentadas e nas demais cores geradas pela sobreposição de elementos.

Figura 15 – Fotos da linha de luz XRF, utilizada no LNLS durante o experimento



Fonte: A autora, 2017.

4.4 Nomenclatura osteológica

A nomenclatura osteológica utilizada ao longo do texto é baseada nas proposições de Daget (1964) e Grande e Bemis (1998). Para a anatomia da escama analisada foi utilizada a nomenclatura proposta por Martín-Abad (2017).

4.5 Classificação de espécies

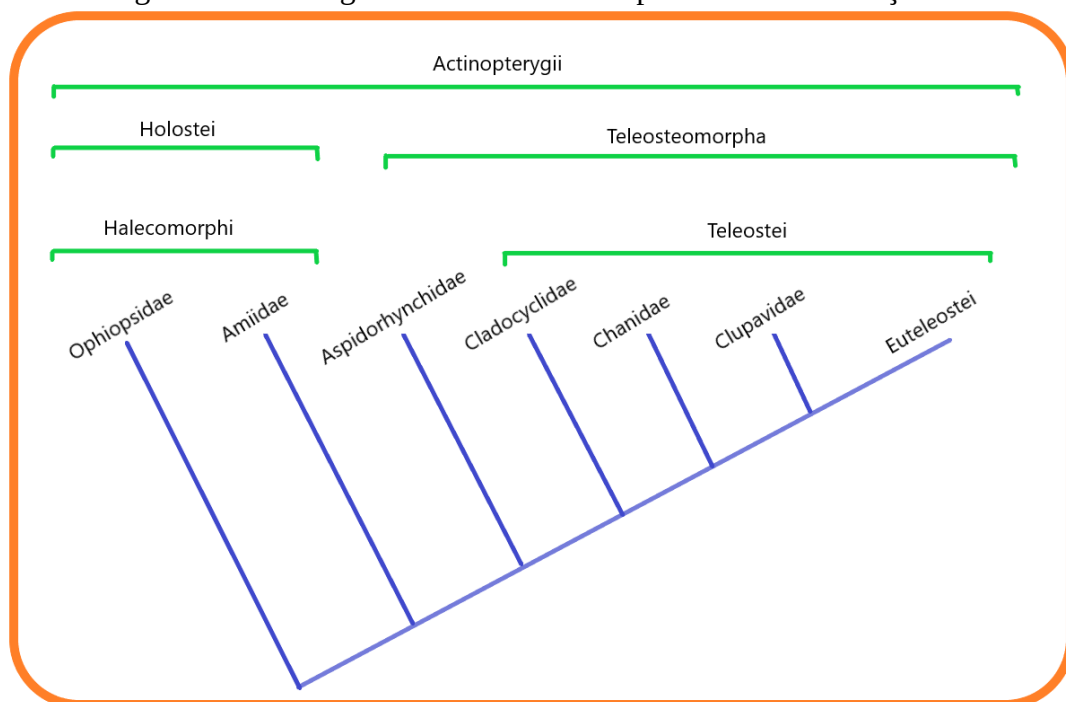
A definição classicamente utilizada para espécies é o conceito de espécie morfológica, o qual reconhece que cada espécie é morfológicamente distinguível de seus parentes mais próximos, mas o número de características e quais são essas características utilizadas na distinção variam em cada grupo (BROWN; LOMOLINO, 2006).

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 Revisão da ictiofauna de Teleostei da Formação Marizal, Bacia de Tucano

Foi realizada a revisão das diagnoses para as espécies da paleoictiofauna da Formação Marizal, com a proposição de diagnoses emendadas. Abaixo são apresentados os clados presentes na formação, dispostos em um cladograma. Os Ophiopsidae estão representados na Formação Marizal por *Placidichthys tucanensis*, os Amiidae representados por uma espécie ainda não identificada da subfamília Vidalamiinae, Aspidorhynchidae representado por *V. longirostris*, Cladocyclidae representado por *Ogunichthys triangularis*, Chanidae por *Nanaichthys longipinnus*, Clupavidae por *Clupavus brasiliensis* e Euteleostei por *Britoichthys marizalensis* (Figura 16).

Figura 16 – Cladograma com as famílias presentes na Formação Marizal



Fonte: A autora, 2021.

5.1.1 Vinctifer longirostris

Infraclasse Teleostei Müller, 1844

Classe Actinopterygii Cope, 1887

Subclasse Neopterygii Reagan, 1923

Clado Teleosteomorpha Arratia, 2001

Ordem Aspidorhynchiformes Bleeker, 1859

Família Aspidorhynchidae Nicholson e Lydekker, 1889

Gênero *Vinctifer* Jordan, 1919

Espécie-tipo *Vinctifer comptoni* Agassiz, 1834

Localidade da espécie-tipo Formação Santana, Bacia do Araripe.

Espécie *Vinctifer longirostris* Santos, 1990

Localidade-tipo da espécie: Proveniente de afloramentos da Formação Marizal da Bacia de Tucano Central, próximos à entrada da cidade de Cícero Dantas, Bahia, Brasil.

Estratigrafia-tipo: Camada Amargosa, Formação Marizal, Bacia de Tucano, Cretáceo Inferior (Aptiano).

Distribuição: A espécie é conhecida, até o presente momento, nas formações Marizal e Santana (nível do folhelho pirobituminoso e dos nódulos).

Observação: Maisey (2000) cita a presença da espécie *V. longirostris* para a Formação Crato, porém, esse táxon foi mal interpretado, tratando-se de um *Belonostomus* sp. (BRITO; YABUMOTO, 2011).

Diagnose emendada de Brito (1997): *V. longirostris* se diferencia de todas as outras espécies do gênero pela seguinte combinação de caracteres: indivíduos adultos de tamanho médio, com cerca de 45 cm de comprimento total; pré-maxilares muito alongados, correspondendo à metade do comprimento total do crânio; pré-dentário alongado, duas vezes e meia mais longo do que alto, representando um terço do comprimento do dentário; pré-maxila dentada, dentes posteriores maiores do que os anteriores; dentes maxilares e mandibulares fortes, sendo aqueles do pré-dentário maiores que os demais; ossos dérmicos e escamas pouco ornamentadas; nadadeira caudal contando dez raios principais.

O gênero *Vinctifer* é um dos mais conhecidos do Cretáceo da América do Sul. Ele foi encontrado em bacias do Cretáceo Inferior do Nordeste brasileiro (?Barremiano - Albiano), da Venezuela e da Colômbia (Aptiano - Albiano), do México (Albiano), da Argentina (final do

Campaniano) e da Austrália (Albiano). No mundo, foi encontrado no Cretáceo Inferior da América do Sul, da África e da Austrália. A família Aspidorhynchidae indica uma relação do tipo Pangeia, datando, pelo menos, do Jurássico Inferior. (BRITO, 1997).

Ichthyodectiformes são um grupo basal de Teleostei já extinto definido por Bardack e Sprinkle (1969) com uma distribuição do Jurássico Médio ao Cretáceo Superior (ARRATIA et al., 2004). Foram encontrados em estratos marinhos e estuarinos na América do Norte e na América do Sul, na Austrália, na Antártica, na África, na Europa, no Oriente Médio e na Ásia (ALVARADO-ORTEGA, 2004; BARDACK, 1965; MAISEY, 1991; TAVERNE, 1986; YABUMOTO; UYENO, 1994).

O registro mais antigo de *Vinctifer* data do Jurássico Superior (Kimmeridgiano - cerca de 157 Ma), da Bacia de Tlaxiaco, México (CANTALICE; ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2018). Todas as formas encontradas na América do Sul aparecem posteriormente no registro fóssil, em camadas do Cretáceo Inferior referidas ao Aptiano (125–113 Ma), e os últimos representantes são do Albiano (113 - 100 Ma) do México (APPLEGATE, 1996; BRITO, 1997).

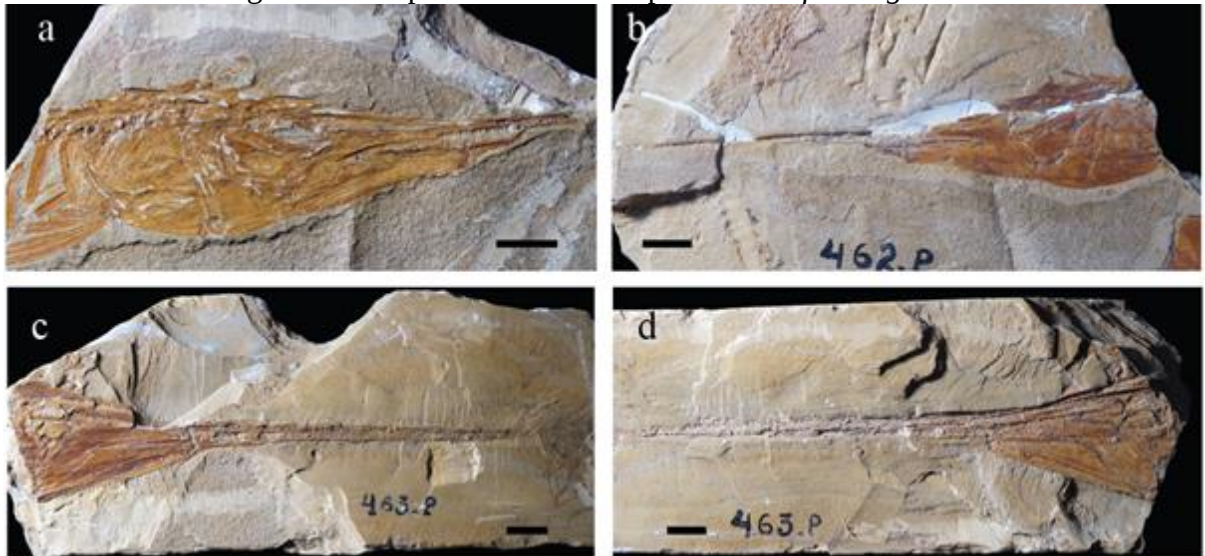
V. longirostris (Figuras 17, 18 e 19), da Bacia de Tucano, é a espécie mais antiga conhecida nos depósitos Aptianos na parte oeste de Gondwana e parece ter habitado as primeiras transgressões marinhas. A provável presença desta espécie em folhelhos associados a evaporitos da Formação Ipubi, bem como sua presença confirmada nos folhelhos betuminosos escuros do fundo da Formação Santana (Romualdo), ambos da Bacia do Araripe (BRITO, 1997; MOODY; MAISEY, 1994), indicam que esta espécie viveu nessas duas bacias e também que provavelmente foi um precursor temporal de *V. comptoni*, esta última espécie conhecida do nível dos nódulos da Formação Santana, bem como das formações Muribeca e Riachuelo da Bacia de Sergipe-Alagoas, a Formação Codó da Bacia do Parnaíba, a Formação Apon da Venezuela e a Formação Paja da Colômbia (BRITO, 1997; LINDOSO et al., 2016; MOODY; MAISEY, 1994; SANTOS, 1985b; SCHULTZE; STÖHR, 1996).

Figura 17 – Holótipo de *Vinctifer longirostris* – espécime nº 460-P, DGM-DNPM



Legenda: A barra de escala corresponde a 1cm.
Fonte: A autora, 2020.

Figura 18 – Espécimes da série-tipo de *Vinctifer longirostris*



Legenda: imagens (a) e (b) – espécime nº 462-P, DGM-DNPM; imagens (c) e (d) – espécime nº 463-P, DGM-DNPM. A barra de escala corresponde a 1cm.
Fonte: A autora, 2020.

Figura 19 – *Vinctifer longirostris*



Legenda: Espécime PMB 47. A barra de escala corresponde a 4 cm.
Fonte: A autora, 2021.

5.1.2 Ogunichthys triangularis

Ordem Ichthyodectiformes Bardack e Sprinkle, 1969

Subordem Ichthyodectoidei Romer, 1966

Família Cladocyclidae Maisey, 1991

Gênero *Ogunichthys* Alvarado-Ortega e Brito, 2010

Espécie-tipo *Ogunichthys triangularis* Alvarado-Ortega e Brito, 2010

Localidade-tipo da espécie: Proveniente de afloramentos da Formação Marizal da Bacia de Tucano Central, próximos à entrada da cidade de Cícero Dantas, Bahia, Brasil.

Estratigrafia-tipo: Camada Amargosa, Formação Marizal, Bacia de Tucano, Cretáceo Inferior (Aptiano).

Diagnose emendada de Alvarado-Ortega e Brito (2010): Gênero monoespecífico. Ictiodectiforme atingindo cerca de 350 mm de comprimento total; dentário de forma triangular tendo uma borda alveolar inclinada; dentes de tamanho irregular tanto no dentário como na pré-maxila; crista supraoccipital com borda posterior frizada; comprimento do processo coronoide três vezes o tamanho da borda alveolar do dentário; maxila com processo pré-maxilar raso; dentário com ângulo de 90 graus entre a borda posterior do coronoide e o ramo ventral; nadadeira anal longa formada por 35–37 raios; 59 vértebras, 33 abdominais, 24 caudais e 2 centros urais.

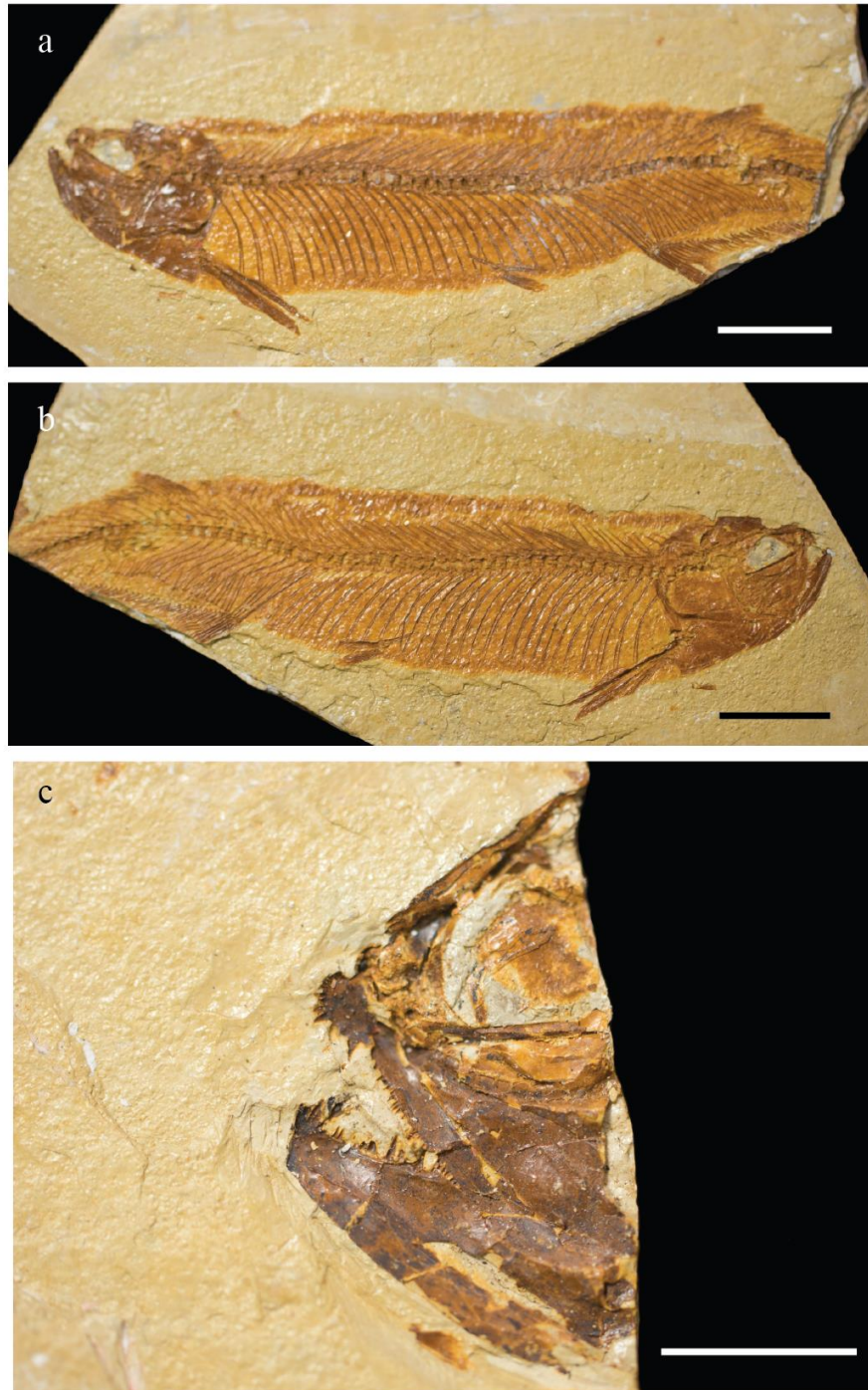
Ogunichthys triangularis (Figura 20) apresenta semelhanças com espécies do Cretáceo, mas também guarda algumas similaridades com espécies que datam do Jurássico, como *Trissops* (ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2010). Embora principalmente marinha, a história evolutiva dos ictiodectiformes parece estar intimamente relacionada à fragmentação da Pangeia. No Jurássico, os ictiodectiformes já estavam presentes no Tétis europeu e na Antártica (SCHAEFFER; PATTERSON, 1984). Do final do Jurássico ao início do Cretáceo, existem possíveis ocorrências de água doce ou salobra na Inglaterra e na China.

Cavin et al. (2013) propõem que radiação dos ictiodectiformes tenha ocorrido a partir de duas linhagens marinhas do Cretáceo Médio do Tétis Central e do México e dois gêneros irmãos do Albiano da Austrália e do México, que seriam explicados, respetivamente, por um evento de vicariância entre os dois lados do Atlântico Central e por um evento de dispersão através do Atlântico Sul ou do mar de Tétis. Diferentemente do que ocorre com a maior parte dos Actinopterygii, que sofrem grande diversificação durante o Mesozoico, os

ictiodectiformes parecem não ter sido afetados pelos fatores que desencadearam a expansão de outros teleósteos marinhos (ARRATIA, 2004; CAVIN et al., 2007).

A maioria dos Cladocyclidae apresenta uma distribuição contínua ao longo da margem norte do Gondwana Ocidental durante o Cretáceo Inferior. A família agrupa dois táxons intimamente relacionados do Hauteriviano ao Albiano do Brasil e ao Aptiano do Brasil e Cenomaniano do Marrocos: *Chiromystus* e *Cladocyclus*, ambos de água doce ou salobra. Também fazem parte dos Cladocyclidae dois gêneros marinhos do Cenomaniano do Tétis central e oriental. Uma espécie do Aptiano da África Ocidental (*Proportheus kameruni*) apresenta caracteres compartilhados com *Cladocyclus* e *Chiromystus* (CAVIN et al., 2013).

Figura 20 – Espécimes de *Ogunichthys triangularis* coletado na Formação Marizal, Bacia de Tucano



Legenda: Depositados no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os seguintes números de coleção – (a) PMB – 100 a (holótipo); (b) PMB – 100 b; (c) PMB - 93. A barra de escala corresponde a 1cm.
Fonte: A autora, 2020.

5.1.3 Britoichthys marizalensis

Supercoorte Clupeocephala Patterson e Rosen, 1977

Coorte Euteleostei Greenwood et al., 1967

Família *incertae sedis*

Gênero *Britoichthys* Figueiredo, 2004

Espécie-tipo *Britoichthys marizalensis* Figueiredo, 2004

Localidade-tipo da espécie: Proveniente de afloramentos da Formação Marizal da Bacia de Tucano Central, próximos à entrada da cidade de Cícero Dantas, Bahia, Brasil.

Diagnose emendada de Figueiredo (2004): Gênero monoespecífico. Euteleósteo pequeno e alongado, atingindo cerca de 100 mm de comprimento total; cabeça representando 1/4 do comprimento total do corpo; órbita pequena delimitada por grandes placas circunorbitais; altura máxima do corpo contida sete vezes no comprimento total; ossos dérmicos do crânio lisos; canal sensorial supraorbital superficialmente envolto em tubo ósseo e apresentando padrão tripartido posteriormente; ossos parietais em contato medialmente; duas fontanelas no teto craniano; osso supraorbital longo; maxila sinuosa com borda oral guarnecida por séries alinhadas de dentes cônicos; dentição pontiaguda na borda oral da pré-maxila; pré-maxila com processos ascendente e articular bem desenvolvidos; dois supramaxilares; dentário maciço com grande processo coronóide; retroarticular não participa da superfície de articulação mandibular; paraesfenóide, endopterigóide e ectopterigóide edentados; nadadeira caudal homocerca bifurcada; seis hipurais; três uroneurais, o primeiro não se estendendo além do primeiro centro pré-ural; centro ural autógeno; dois epurais; placa óssea associada a arco neural rudimentar no primeiro centro preural e ural em forma de folha.

Pelo que se sabe até o momento, *Britoichthys* (Figuras 21 e 22) apresenta uma combinação única caracteres, não sendo incluído em nenhuma família já conhecida (FIGUEIREDO, 2004). Euteleostei basais são conhecidos para o Cretáceo em todos os continentes, exceto pela Austrália e Antártica. No Brasil, além de *Britoichthys marizalensis* descrito para a Formação Marizal (FIGUEIREDO, 2004), um outro Euteleostei basal é descrito para as formações Santana e Crato: *Santanasalmo elegans* (GALLO; FIGUEIREDO; AZEVEDO, 2009).

Uma revisão destes táxons, acompanhada de um estudo filogenético, será importante para que se compreenda não apenas as relações de parentesco entre essas espécies, mas

também questões relacionadas à biogeografia. De toda maneira, este é mais um argumento que pode ser apresentado para uma origem tetiana de *Britoichthys*.

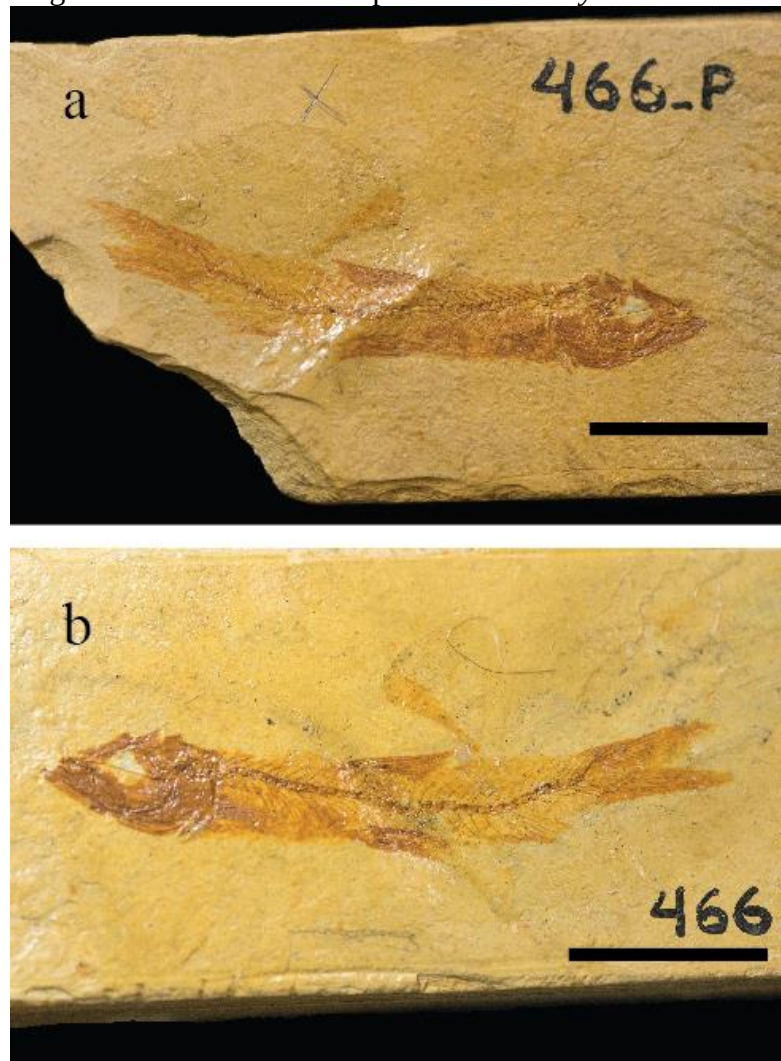
Figura 21 – Espécimes de *Britoichthys marizalensis* coletados na Formação Marizal, Bacia de Tucano



Legenda: Depositados no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os seguintes números de coleção – (a) PMB – 159 b; (b) PMB - 161. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2021.

Figura 22 – Fotos do holótipo de *Britoichthys marizalensis*



Legenda: Espécime nº DGM 466-P. A barra de escala equivale a 1 cm.
Fonte: A autora, 2021.

5.1.4 Nanaichthys longipinnus

Superordem Ostariophysi Rosen e Greenwood, 1970

Ordem Gonorynchiformes Rosen e Greenwood, 1970

Família Chanidae Poyato-Ariza, 1996

Gênero *Nanaichthys* Amaral e Brito, 2012

Espécie-tipo *Nanaichthys longipinnus* Amaral e Brito, 2012

Localidade da espécie-tipo: Proveniente de afloramentos da Formação Marizal da Bacia de Tucano Central, próximos à entrada da cidade de Cícero Dantas, Bahia, Brasil.

Diagnose emendada de Amaral e Brito (2012): Gênero monoespecífico. Chanidae de tamanho pequeno, com comprimento total de 48 mm e trinta e nove vértebras; onze raios na nadadeira anal, preopérculo com um ângulo agudo entre os processos horizontal e vertical; ângulo posteroventral do processo pré-opercular expandido e processo articular da maxila pequeno e curvo.

Os Gonorynchiformes são um clado de Teleostei representado por três famílias viventes (Chanidae, Gonorynchidae e Kneriidae) e representado em depósitos cretáceos na América do Sul somente por Chanidae. Rubiesichthyinae teve suas relações filogenéticas revistas por Poyato-Ariza, Grande e Diogo (2010), tendo sido incluído entre os Chanidae. Em 2012, Amaral e Brito concluíram que *Nanaichthys longipinnus* (Figura 23) seria o mais basal Rubiesichthyinae e o primeiro descrito para a parte oeste do Gondwana. Entre os Rubiesichthyinae, também estão *Gordichthys*, descrito para o Hauteriviano-Barremiano de Las Hoyas, Cuenca, Espanha (POYATO-ARIZA, 1994), e *Rubiesichthys*, descrito para o Berriasiano-Valanginiano de Montsec, Lérida, Espanha (WENZ, 1984), sendo também relatado no Hauteriviano-Barremiano de Las Hoyas (POYATO-ARIZA; WENZ, 1990; SANZ et al., 1988).

Ainda que atualmente a distribuição de Chanidae ocorra exclusivamente nos oceanos Índico e Pacífico, no passado parece ter estado relacionada à abertura do Tétis Caribenho/Mediterrâneo e, conseqüentemente, à entrada da fauna tetiana em diversas bacias sedimentares correlacionadas com a separação do Gondwana. Portanto, a ocorrência de *Nanaichthys longipinnus* na Formação Marizal da Bacia de Tucano aponta para a existência de um intercâmbio faunístico do Mar de Tétis com o sistema de riftes do Gondwana. Sua proximidade com Rubiesichthyinae, da Espanha, corrobora com a ideia da influência tetiana sobre o Gondwana ocidental, que teria ocorrido, provavelmente, através de drenagens tectonicamente interconectadas que se desenvolveram ao longo do eixo principal do rifte antes mesmo antes da transgressão marinha que data do Aptiano/Albiano (AMARAL; BRITO, 2012).

Figura 23 – Espécime de *Nanaichthys longipinnus* coletado na Formação Marizal, Bacia de Tucano



Legenda: A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: Amaral e Brito, 2012.

5.1.5 Clupavus brasiliensis

Superordem Ostariophysa Pfeiffer, 1963

Série Otophysi Nelson, 1994

Ordem *incertae sedis*

Família Clupavidae Bertin e Arambourg, 1958

Localidade-tipo da espécie: Proveniente de afloramentos da Formação Marizal da Bacia de Tucano Central, próximos à entrada da cidade de Cícero Dantas, Bahia, Brasil.

Diagnose emendada de Santos (1985a): Peixe clupeiforme de pequeno tamanho, comprimento total de 60mm; altura máxima do corpo igual ao comprimento da cabeça; cabeça representando quatro vezes o comprimento total; mandibéula edentada; opérculo hipertrofiado, sua altura equivale a cinco vezes a do subopérculo. Ramos vertical e horizontal do pré-opérculo subiguais. Nadadeira dorsal em posição mediana; nadadeiras pélvicas opostas à nadadeira dorsal e no meio da distância entre as nadadeiras peitorais e anal. Nadadeira caudal bifurcada.

Desde a criação da espécie † *Clupavus neocomiensis* (= † *Clupavus maroccanus*), algumas outras espécies, mal preservadas e quase todas incompletas, foram atribuídas ao gênero † *Clupavus*, tais como: † *Clupavus yamangiensis* Casier, 1961 (Bacia do Congo), † *Clupavus longicaudatus* Casier, 1961 (Bacia do Congo) e, † *Clupavus casieri* Taverne, 1969 (Bacia do Congo). Patterson (1970) relata a heterogeneidade dessas espécies e considera

apenas † *Clupavus maroccanus* (Djebel Tselfat, Marrocos) como "o único clupavídeo indubitável", e exclui a família † Clupavidae de Clupeomorpha. Taverne (1977) também considera † *Clupavus maroccanus* como a única espécie válida, mas a considerou próxima à família † Dussumieriidae (Clupeomorpha). O autor também esclareceu o status das outras espécies conhecidas apresentando suas sinonímias e taxonomia reconhecida: † *Clupavus casieri* (= † *Audenaerdia casieri* Taverne, 1973a) e † *Clupavus yamangaensis* (= † *Casieroides yamangaensis* Casier, 1961), † *Clupavus longicaudatus* (= † *Chardonius longicaudatus* Taverne, 1975), † *Clupavus formosus* (= † *Pattersonella formosa* Traquair, 1911), † *Clupavus brevis* (= † *Nybelinoides brevis* Traquair, 1911) e † *Clupavus congolensis* († *Wenzichthys congolensis* Arambourg e Schineegans, 1935).

Taverne (1977) determinou um lectótipo do gênero † *Clupavus* da Formação Marizal, posteriormente descrito por Santos (1985a) como a nova espécie † *Clupavus brasiliensis* (Figuras 24 e 25). Tal espécie estendeu a distribuição temporal (Aptiano-Albiano) e espacial do táxon, contudo, trouxe controvérsia sobre a validade do gênero. Segundo Taverne (1977), mesmo observando algumas diferenças entre as duas espécies, notadamente na posição da nadadeira dorsal e na composição do esqueleto caudal (3 epurais e 4 uroneurais em † *Clupavus brasiliensis* e 2 epurais e 3 uroneurais em † *Clupavus maroccanus*), apontou que a espécie da Formação Marizal compartilha algumas semelhanças com † *Clupavus maroccanus* principalmente na forma dos maxilares, pré-maxilar, supramaxilar, mesetmoide e pré-opérculo e essas semelhanças foram usadas como argumentos para manter o táxon brasileiro no mesmo gênero.

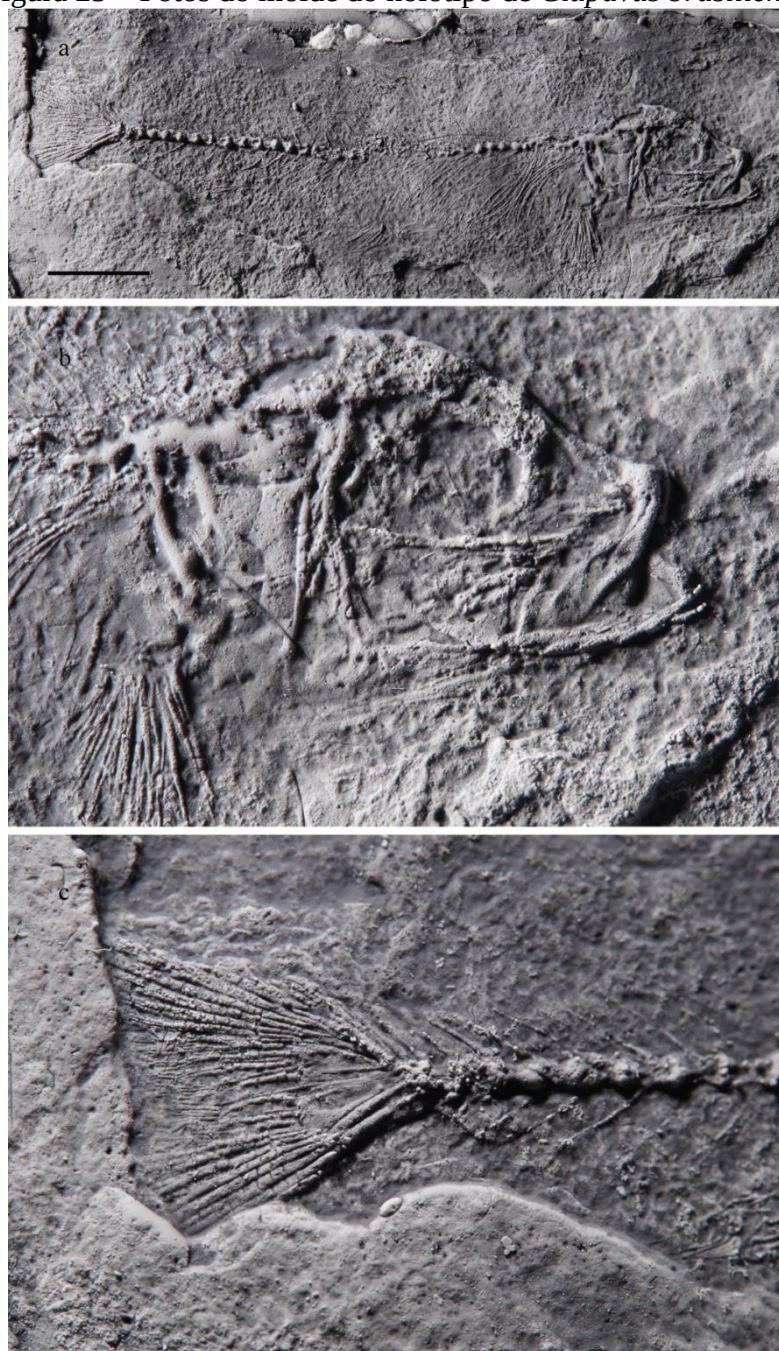
Figura 24 – Holótipo de *Clupavus brasiliensis*



Legenda: Holótipo nº DGM 1018-P. (a) espécime completo; (b) fotografia da região da cabeça; (c) fotografia da região caudal. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2021.

Figura 25 – Fotos do molde do holótipo de *Clupavus brasiliensis*



Legenda: Holótipo nº DGM 1018-P. (a) espécime completo; (b) fotografia da região da cabeça; (c) fotografia da região caudal. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: MAYRINCK, 2021.

Há muito tempo a família † Clupavidae já aparece no centro de debates sobre a origem e diversificação de Otophysi, sendo o gênero † *Clupavus* aquele de mais difícil compreensão, do ponto de vista taxonômico. Mesmo com diversos trabalhos publicados (ARAMBOURG, 1950, 1954, 1968; BERTIN; ARAMBOURG, 1958; PATTERSON, 1970; TAVERNE, 1973b, 1977, 1995), não se tem uma diagnose formal para o gênero, apenas uma combinação

de similesiomorfias listadas por Taverne (1977): Clupeoidei de tamanho pequeno sem escamas ventrais; crânio primitivo; crânio e corpo alongados; maxila bem desenvolvida, pontiaguda anteriormente e posteriormente aumentada; duas supramaxilas, sendo a segunda maior que a primeira; presença de fontanelas frontais; crânio lateroparietal; presença de crista fronto-parietal; complexo clupeóide etmovomeriano; presença de um pequeno *recessus lateralis* com quatro aberturas externas; mandíbula do tipo leptolepídeo; maxilar sem dentes; nadadeiras dorsal e anal pequenas; esqueleto caudal Clupeoide.

5.2 Presença de outros Actinopterygii na paleoictiofauna da Formação Marizal

Além dos Teleostei acima descritos, existem inúmeros restos de escamas ciclóides ainda de posição taxonômica *incertae sedis* e algumas escamas amioides, bem como dois outros Actinopterygii conhecidos para a Formação Marizal.

5.2.1 Placidichthys tucanensis

Divisão Holostei Müller, 1844

Subdivisão Halecomorphi Cope, 1872

Ordem Ionoscopiformes Grande e Bemis, 1998

Família Ophiopsidae Bartram, 1975

Gênero *Placidichthys* Brito, 2000

Espécie-tipo *Placidichthys bidorsalis* Brito, 2000.

Localidade da espécie-tipo: A localidade da espécie-tipo é do Cretáceo Inferior (? Aptiano), Formação Marizal, na Bacia do Tucano, Estado da Bahia.

Espécie *Placidichthys tucanensis* Brito e Alvarado-Ortega, 2008

Localidade-tipo da espécie: Proveniente de afloramentos da Formação Marizal da Bacia de Tucano Central, próximos à entrada da cidade de Cícero Dantas, Bahia, Brasil.

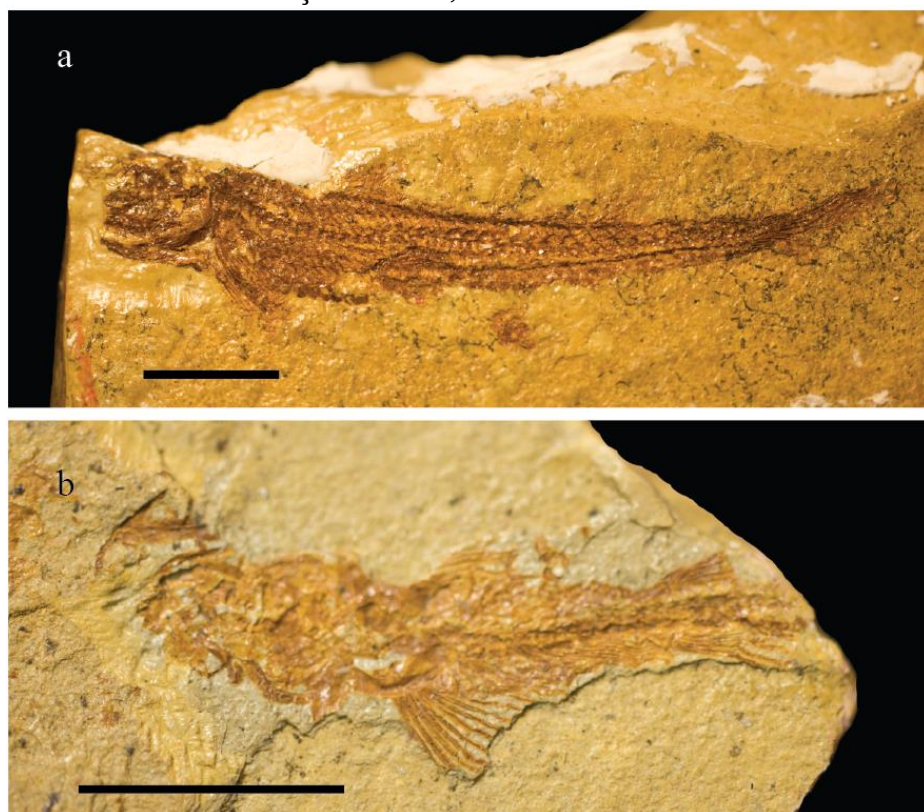
Diagnose emendada de Brito e Alvarado-Ortega (2008): *Placidichthys tucanensis* se difere da espécie-tipo *P. bidorsalis*, pela ausência de nadadeira anal; redução do número de

escamas do flanco na região caudal (4 ou 5 em *P. tucanensis* versus 8 ou 9 em *P. bidorsalis*); forma do corpo enguiforme; porção pós-pélvica do corpo mais longa e delgada.

Placidichthys tucanensis (Figura 26), da Formação Marizal, representa a primeira ocorrência conhecida para o gênero, cuja espécie-tipo, *P. bidorsalis*, ocorre nas formações Crato e Santana, da Bacia do Araripe (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008). As espécies de *Placidichthys* formam um grupo-irmão com o clado *Teoichthys* + *Macrepistius*, que é exclusivamente do Cretáceo, do Tétis Ocidental (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008).

A presença de uma nadadeira dorsal dividida é uma sinapomorfia compartilhada por *P. bidorsalis* e *P. tucanensis*. A espécie *P. tucanensis* é visivelmente distinta da espécie encontrada na Bacia do Araripe, *P. bidorsalis*, o que é evidenciado pela ausência da nadadeira anal, pelo menor número de escamas na região caudal; e a forma do corpo muito mais esguia (BRITO; YABUMOTO, 2011). Durante o início do Cretáceo, o Tétis Ocidental apresentava ao menos três de gêneros de ophiopsídeos. As espécies de *Placidichthys* são grupo-irmão do clado *Teoichthys* + *Macrepistius*. *Teoichthys* e *Macrepistius* só foram encontrados na região noroeste do Tétis (APPLEGATE 1988; SCHAEFFER 1960, 1971), enquanto que *Placidichthys* parece ter sido confinado nos mares epicontinentais do Gondwana, evoluindo em duas espécies: *P. bidorsalis* e *P. tucanensis* (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008).

Figura 26 – Espécimes de *Placidichthys tucanensis* coletados na Formação Marizal, Bacia de Tucano



Legenda: Depositados no Lab. de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os seguintes números de coleção – (a) PMB – 92 (holótipo); (b) PMB - 90. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2021

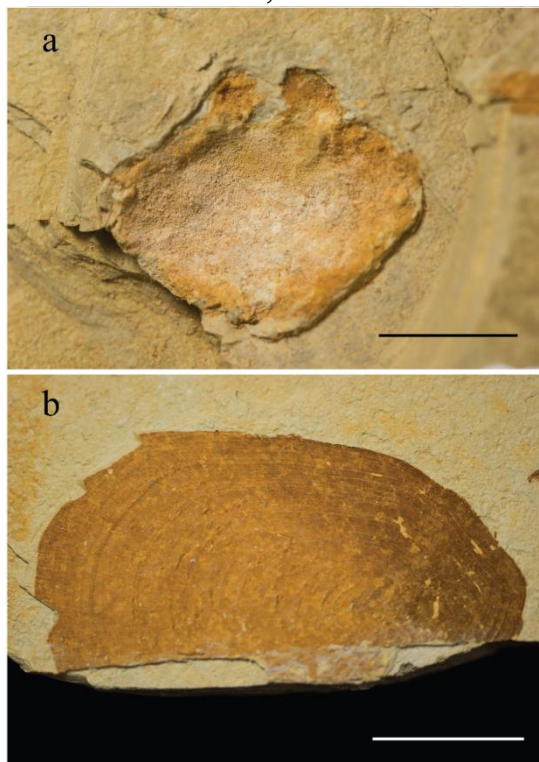
5.2.2 Amiidae

Em alguns depósitos fossilíferos onde há muita disponibilidade de material fóssil com grande qualidade de preservação, por vezes aqueles mais danificados e desarticulados não recebem a devida atenção. Porém, em alguns casos, a identificação destes materiais, ainda que com qualidade inferior de preservação, pode nos dar informações significativas tanto sobre aspectos taxonômicos quanto paleoecológicos.

Durante as coletas realizadas na Camada Amargosa, Formação Marizal, Bacia de Tucano, foram encontrados vestígios isolados de Amiidae. Esses vestígios, constituídos por uma escama isolada e um centro vertebral (Figura 27) são, até o momento, os únicos indícios da presença de amiídeos neste importante nível fossilífero, aumentando o número de táxons conhecidos e permitindo-nos, indiretamente, aprimorar nosso conhecimento sobre as relações tróficas na Lagoa Amargosa, sendo de grande importância por se tratar de uma localidade

ligeiramente mais antiga que as importantes faunas conhecidas nas formações Crato e Santana, da Bacia do Araripe.

Figura 27 – Registros fósseis de amiídeo encontrados na Formação Marizal, Bacia de Tucano



Legenda: (a) Vértebra típica de Vidalamiinae; (b) Escama elasmóide típica de amiídeo. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2021.

Trata-se de um único centro vertebral com aproximadamente 2,0 cm de largura, correspondendo a um centro vertebral abdominal característico de peixes amiídeos (GRANDE; BEMIS, 1998). O centro vertebral (Figura 27a) tem uma forma um pouco elipsoidal, ligeiramente mais larga do que alta e sua morfologia geral pode ser atribuída à subfamília Vidalamiinae. Assim como em outros Vidalamiinae, o centro vertebral carece de parapófise fundida ou autógena, caráter que distingue essa subfamília dos Amiinae e dos Solnhofenamiinae (GRANDE; BEMIS, 1998). A superfície dorsal do centro contém um par de facetas neurais para os arcos neurais.

A morfologia geral desse centro vertebral parece muito semelhante, em proporções, à de *Melvius thomasi* Bryant, 1987 (GRANDE; BEMIS, 1998) (Figura 28). No entanto, consideramos qualquer comparação taxonômica mais precisa ainda prematura, tendo em vista

que não temos uma descrição da variação entre as vértebras de outros Vidalamiinae do Gondwana, como *Callamopleurus* e *Cratoamia*.

A escama (Figura 27b) tem formato ovoide. Ela apresenta os quatro lados clássicos das escamas elasmóides: um anterior, dois laterais e um posterior. Este último está nitidamente reduzido em relação ao anterior. A superfície da escama é ornamentada por cristas radiais (Figura 28), assim como acontece em outras espécies de amiídeos (GRANDE; BEMIS, 1998; KERR, 1952; MACKINTOSH, 1878; MARTÍN-ABAD, 2017 MEUNIER; POPLIN, 1995). Essas cristas correm mais retas, quase paralelas umas às outras no campo anterior. São claramente distinguíveis em todos os lados, mas principalmente na porção anterior. A superfície da escama também apresenta linhas de crescimento (Figura 28).

Figura 28 – Detalhe da ornamentação da escama



Legenda: Detalhe evidenciando as cristas radiais e as linhas de crescimento. PMB 541.

Fonte: A autora, 2021.

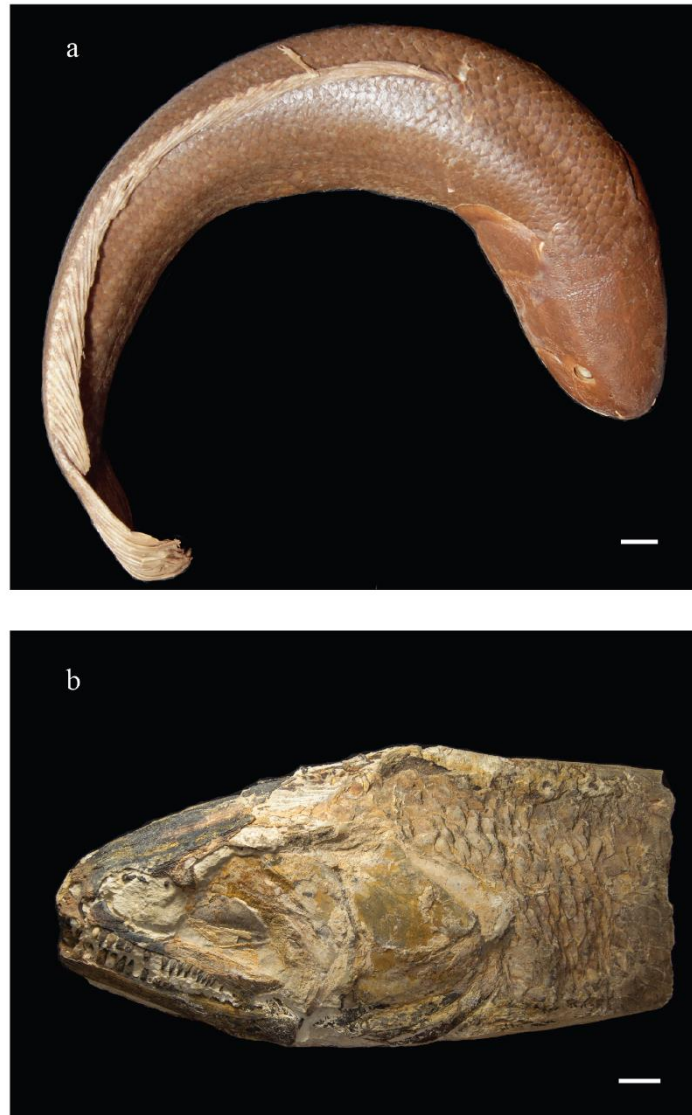
Além de apresentar os quatro lados clássicos das escamas elasmóides “do tipo amioide”, a escama também apresenta sua superfície ornamentada por cristas radiais. Atualmente, escamas elasmóides “do tipo amioide” são encontradas exclusivamente em *Amia calva* Linnaeus, 1766. No entanto, especialmente no Mesozoico, este tipo de escamas foi encontrado em vários táxons, não apenas devido à distribuição mundial de amiídeos, mas

também porque essas escamas estavam presentes em outros halecomorfos, como caturídeos e ionoscopídeos, bem como em alguns teleosteomorfos, como os paquicormídeos (ARRATIA, 2015; ARRATIA; SCHULTZE, 2007; GRANDE; BEMIS, 1998; MARTÍN-ABAD, 2017; SCHULTZE, 1966, 1977, 1996).

Grande e Bemis (1998) propuseram que, dentro dos halecomorfos, o "tipo amioide" das escamas tem pelo menos duas formas gerais: uma forma oval, de sub-retangular a alongada, que é encontrada em amiídeos e em alguns ionoscopídeos e oshunídeos, e uma forma mais arredondada, encontrada em caturídeos. Posteriormente, Martín-Abad (2017) mostrou que as escamas dos peixes amiiformes são muito mais diferentes entre si do que se interpretava anteriormente, tendo uma importância taxonômica. Comparando as escamas da Formação Marizal com as escamas conhecidas de outros táxons halecomorfos do Gondwana Ocidental, notamos uma grande semelhança entre nosso material e as escamas de *Callamopleurus cylindricus* (cf., GRANDE; BEMIS, 1998, Figura 317). Em contraste, as escamas de *Oshunia brevis*, embora tenham uma forma geral muito semelhante às das Vidalamiinae, apresentam um campo posterior maior e o foco (centro de ossificação) está disposto mais anteriormente na escama.

Devido ao formato da escama UERJ-PMB 541, supomos que pertencia à região da linha média pré-dorsal do corpo e que, sem dúvida, pertencia a um grande espécime. Para mensurar o comprimento deste espécime quando vivo, utilizamos razões de escala de dois outros taxa de amiídeos completos (*Amia calva* e *Callamopleurus cylindricus*) para comparação (Figura 29). Verificamos que o comprimento de uma escama pré-dorsal da linha média em ambos os táxons corresponde a cerca de 2,3% do comprimento total do espécime. Portanto, poderíamos estimar que o espécime ao qual pertencia a escama em análise teria um comprimento total de cerca de 1400 mm, sendo até o momento, o maior peixe da biota da Camada Amargosa. A presença de um amiídeo na Formação Marizal, bem como as análises paleoecológicas tratadas a seu respeito na presente tese foram adaptadas para a forma de um manuscrito, que se encontra em fase de submissão (APÊNDICE A).

Figura 29 – Amiídeos utilizados na comparação com a escama encontrada na Formação Marizal



Legenda: (a) *Amia Calva* e (b) *Calamopleurus cylindricus*. Depositados no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os números de coleção PNT 545 (a) e PMB 46 (b). A barra de escala corresponde a 2cm.

Fonte: A autora, 2021.

A presença desta escama, bem como a vértebra que atribuímos à mesma família, são até o momento os únicos indícios da presença de amiídeos na Formação Marizal, o que amplia nosso conhecimento relacionado aos táxons presentes na mesma e também nos auxilia no entendimento das relações ecológicas entre os organismos que viviam no que hoje corresponde à Camada Amargosa.

Superdivisão Holostei Müller, 1844 (*sensu* Grande, 2010)

Divisão Halecomorphi Cope, 1872 (*sensu* Grande e Bemis, 1998)

Ordem Amiiformes Hay, 1929

Família Amiidae Bonaparte, 1838

Subfamília Vidalamiinae Grande e Bemis, 1998

Localidade-tipo: Proveniente de afloramentos da Formação Marizal da Bacia de Tucano Central, próximos à entrada da cidade de Cícero Dantas, Bahia, Brasil.

Atualmente, os amiídeos são representados por apenas uma espécie vivente, *Amia calva*, um táxon restrito à água doce, sendo encontrado no leste da América do Norte. Contudo, no passado, tratava-se de uma família bastante diversa, estando presente em quase todos os continentes. No Cretáceo Inferior, eles são representados por alguns táxons articulados ou semiarticulados, como *Calamopleurus mawsoni* Woodward, 1902 da Formação Marfim (Pré-Aptiana; Brasil), *C. cylindricus* Agassiz, 1841 das formações Crato e Santana (Aptiano-Albiano; Brasil), e *C. africanus* Forey e Grande, 1998 da Formação Kem Kem (Albiano-Cenomaniano; Marrocos), bem como por *Cratoamia gondwanica* Brito, Yabumoto e Grande, 2008 da Formação Crato (Aptiano; Brasil).

Outros registros do Gondwana atribuídos aos Vidalamiinae incluem relatos da Formação Açu da Bacia Potiguar (Cretáceo Médio; ?Albiano-Cenomaniano; Brasil) (VEIGA; BERGQVIST; BRITO, 2019), do Vale do Benue (Cretáceo Superior; Cenomaniano; Nigéria) (VULLO; COURVILLE, 2014), da Formação Adamantina (Cretáceo Superior; Turoniano-Santoniano) (BRITO; NAVA; MARTINELLI, 2017) e da Formação Marília (Cretáceo Superior; Maastrichthiano) (MARTINELLI et al., 2013), ambas da Bacia de Bauru, Brasil, espécimes do Paleogeno do Senegal (O'LEARY et al., 2012), e *Maliamia gigas* Patterson e Longbottom (1989) do Eoceno do Mali. Além destes, a “*Amia* (?)” do Cretáceo Superior da Patagônia, Argentina (BOGAN et al., 2010), pode pertencer a esta subfamília

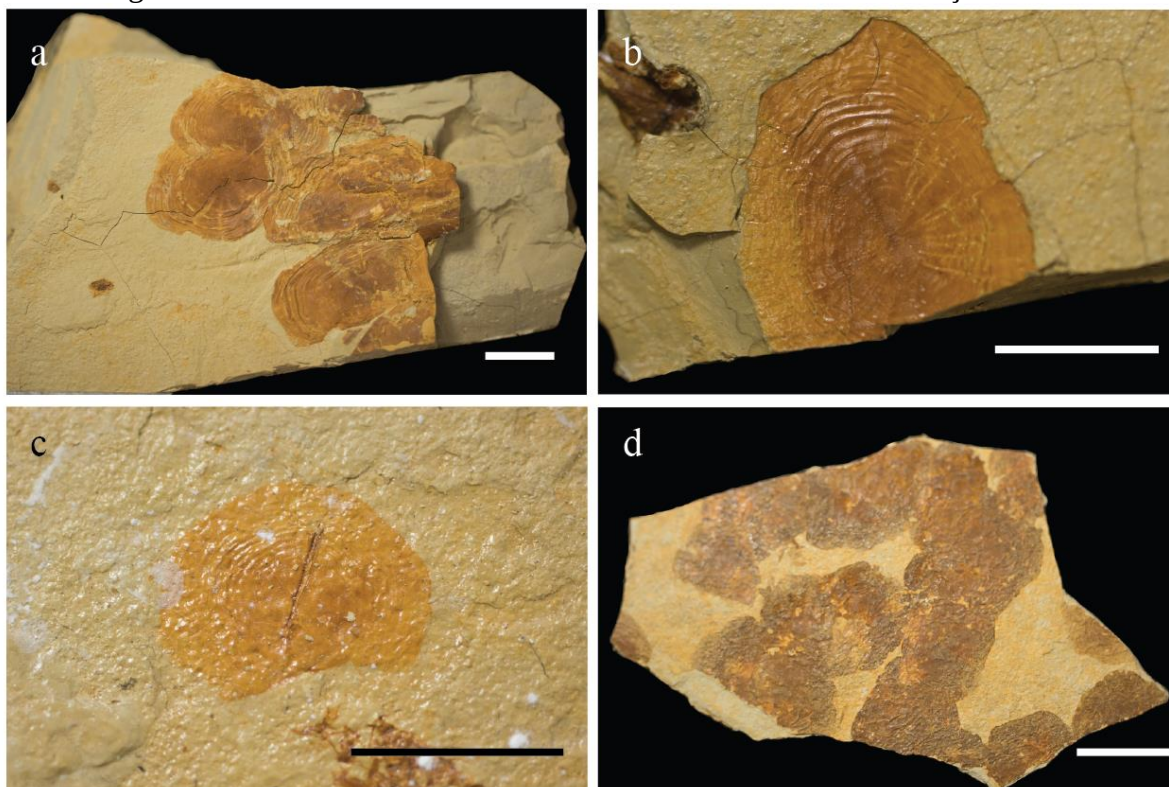
A subfamília †Vidalamiinae divide-se em duas tribos monofiléticas: †Calamopleurini e †Vidalamiini. Os †Calamopleurini são encontrados majoritariamente no Hemisfério Sul, tendo origem gondwânica enquanto que os †Vidalamiini apresentam uma biogeografia mais complexa. (GRANDE; BEMIS, 1998). Os †Vidalamiini apresentam uma distribuição que segue um padrão, mantendo-se em áreas de águas costeiras rasas da América do Norte em direção ao leste, para partes rasas da região do mar de Tétis. Os únicos registros de amiídeos do Cretáceo Superior no Brasil são referentes aos espécimes das formações Marília e Adamantina. A fauna dessas duas formações era composta basicamente por organismos de água doce, apresentando clados semelhantes entre as duas formações (BRITO et al., 2006; GAYET; BRITO, 1989; MARTINELLI; TEIXEIRA, 2015). Os †Vidalamiini parecem ter

habitado ambientes de água salgada e salobra, sendo os espécimes descritos para as formações Marília e Adamantina os primeiros a demonstrar sua presença em ambientes de água doce, o que sugere que o grupo que no Cretáceo Inferior habitava ambientes marinhos teria conquistado ambientes de água doce durante o Cretáceo Superior (GRANDE; BEMIS, 1998). A presença da *Cratoamia gondwanica* no Hemisfério Sul durante o Cretáceo Inferior reforça a existência de um mar epicontinental que ia desde as águas rasas do Tétis caribenho até o continente sul-americano (BRITO, 1997; MAISEY, 2000).

5.2.3 Diversidade de escamas

O material coletado na Formação Marizal contém uma grande diversidade de escamas fósseis encontradas na localidade (Figura 30). Ainda é necessária a realização de novas coletas de material em futuros trabalhos a fim de aprofundar o conhecimento sobre esse material, no intuito de identificar se estas escamas pertencem às espécies já descritas para a formação ou se alguma ou algumas delas pertencem a espécies ainda não descritas. Além dos diferentes formatos de escamas, estas também apresentam grande diversidade de tamanho, indicando, conseqüentemente, variação significativa no tamanho dos peixes integrantes desta paleoictiofauna.

Figura 30 – Parte da diversidade de escamas encontrada na Formação Marizal



Legenda: Depositados no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os seguintes números de coleção – (a) PMB - 553; (b) PMB - 562; (c) PMB – 576; (d) PMB - 577; (e) PMB - 537. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2020.

5.3 Análise de espécime no LNLS

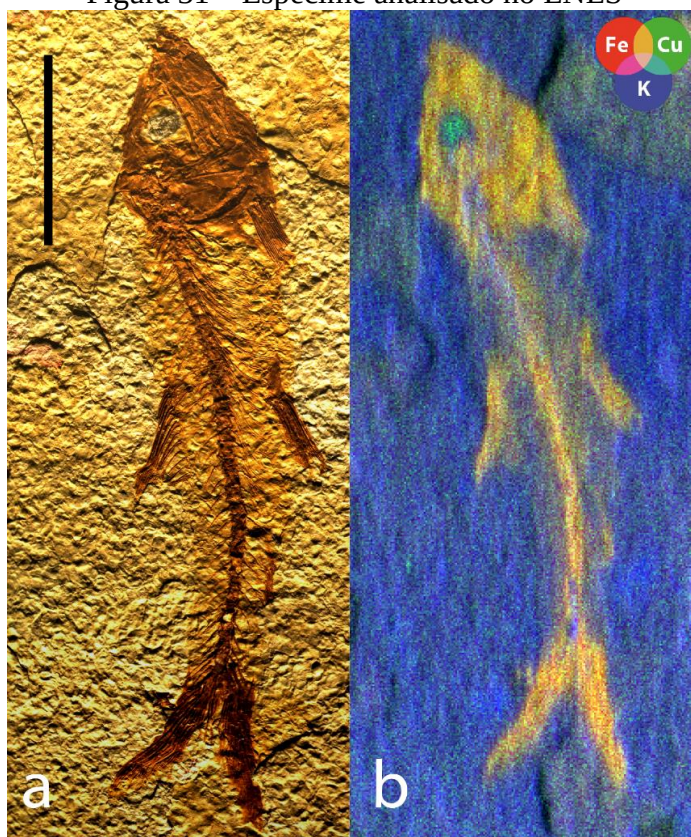
A tafonomia auxilia na compreensão de como um organismo e seus restos chegaram à rocha e por meio de que processos ocorreu a fossilização, o que facilita no entendimento do registro fóssil de modo mais amplo. A tafonomia é importante para a paleobiologia sob diversos aspectos. A análise de um material bem conservado pode ser proveitoso para a compreensão de questões ecológicas, biogeográficas e evolutivas, auxiliando no conhecimento acerca de agentes tafonômicos, processos e circunstâncias que participaram da formação de registros sedimentares e fósseis (BEHRENSMEYER; KIDWELL; GASTALDO, 2000; SIMÕES et al., 2010).

A imagem do espécime gerada no LNLS (Figura 31) nos permitiu analisar através da imagem gerada e tratada com as cores fantasia a presença de um esqueleto rico em metal,

principalmente em Fe e Cu. O sedimento é rico em argila, o que é evidenciado pela presença de K. O olho do espécime é o aspecto que mais chama atenção, apresentando uma composição química bem peculiar, tendo uma coloração esverdeada na imagem tratada, o que corresponde à significativa presença de Cu.

Pudemos então constatar a boa preservação do espécime e acreditamos que o cobre presente no olho do espécime seja remanescente de melanossomas originalmente presentes no olho do animal, que foram preservados. Como já foi evidenciado em outros estudos, é possível que haja a preservação de melanina em organismos fósseis (WOGELIUS et al., 2011). Por esse motivo, acreditamos que a presença marcante do cobre encontrada no olho do espécime analisado no presente estudo aponta para uma maior probabilidade de se tratar de eumelanossomas e, diante disso, é provável que o espécime apresentasse olhos de cor escura, podendo ser pretos ou de cor amarronzada.

Figura 31 – Espécime analisado no LNLS



Legenda: Foto do espécime analisado no LNLS (à esquerda) e imagem gerada no LNLS tratada (à direita). A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2017.

A melanina é responsável pela coloração de diferentes partes do corpo em variados seres vivos, incluindo a pigmentação dos olhos. Metais vestigiais, como o cobre, estão

presentes nos fósseis como compostos organometálicos provavelmente derivados da melanina original (WOGELIUS et al., 2011). Trata-se de um pigmento frequentemente encontrado em organismos animais e vegetais (D'ALBA; SHAWKEY, 2018), estando muito associada a mecanismos de coloração de tecidos biológicos, como pele, pelos, penas e a pigmentação dos olhos (WOGELIUS et al., 2011).

A melanina pode ser dividida em: eumelanina, de tons mais escuros, variando entre tons de marrom e preto, e a feomelanina, que apresenta coloração variável entre tons de amarelo a vermelho amarronzado (PROTA, 1988). Já se sabe que, em alguns casos, os melanossomas têm a capacidade de resistir ao processo de fossilização (CLEMENTS et al., 2016; LI et al., 2014; MCNAMARA et al., 2018; VINTHER et al., 2016) e também já é bem estabelecida a relação entre a presença de determinados tipos de metais em organismos fósseis e uma possível preservação de melanossomas originais (DI MAURO et al., 2017).

A melanina tem a capacidade de sequestrar metais que estejam presentes no organismo (GALLAS et al., 1999; HONG; SIMON, 2007) e, por esse motivo, a ocorrência de alguns metais em fósseis está relacionada à presença de melanina nestes indivíduos (ROSSI et al., 2019). Dentre estes metais, o cobre atua como um biomarcador para a distribuição de eumelanina (EGERTON et al., 2015; WOGELIUS et al., 2011). Estudos realizados com penas de aves correlacionaram a presença de cobre e zinco associados à deposição de melanina com a ocorrência de uma pigmentação de cor mais escura, ou seja, à eumelanina (FIELD et al., 2013). No momento, o manuscrito referente à esta análise realizada durante o desenvolvimento da tese de doutorado encontra-se em fase de elaboração para em breve ser submetido para publicação (APÊNDICE B).

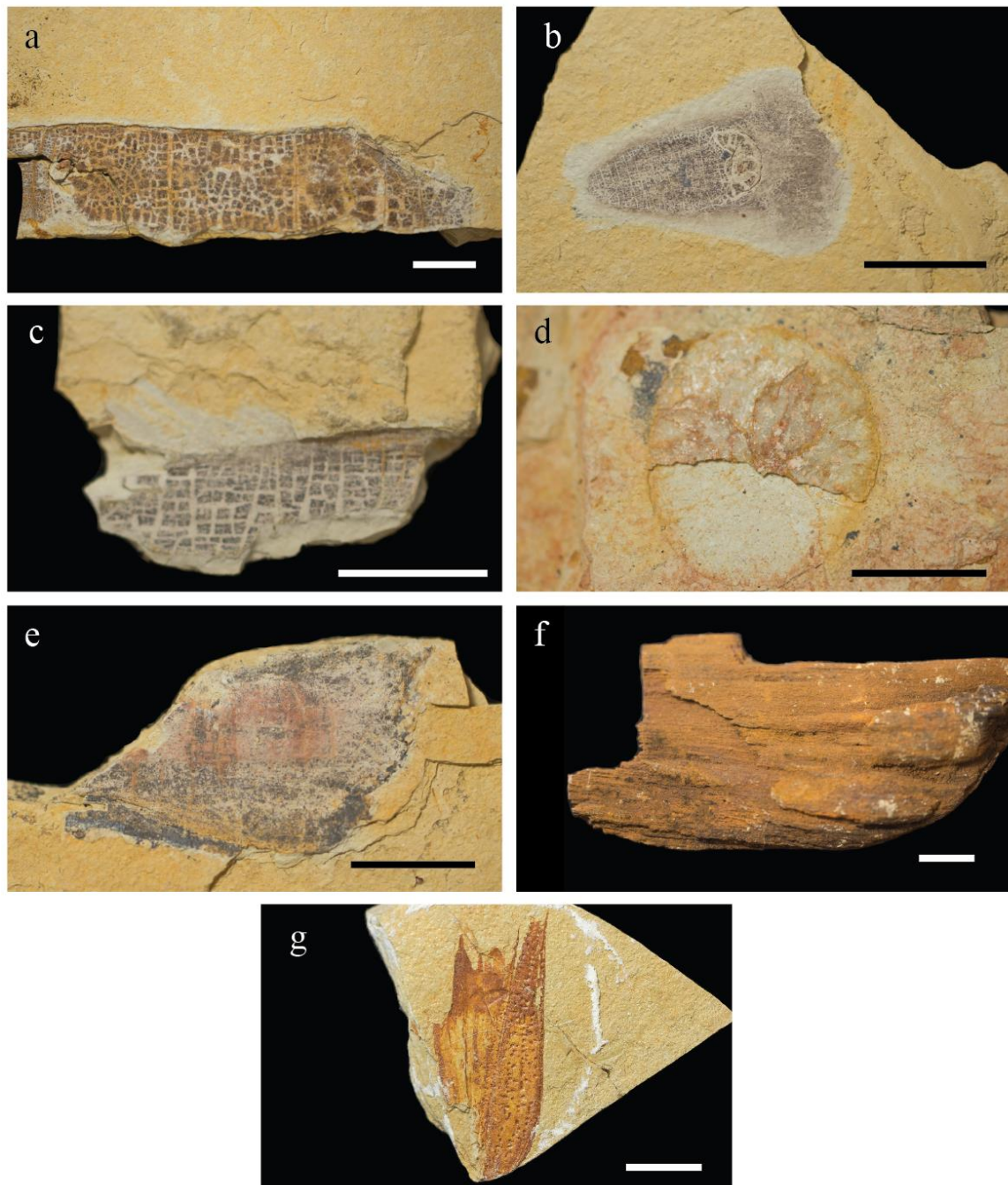
5.4 A fauna e a flora associadas da Formação Marizal

Os primeiros depósitos fossilíferos do Cretáceo encontrados na Formação Marizal foram descobertos nas décadas de 1950 e 1960, quando ocorreu na Bacia de Tucano uma pesquisa para hidrocarbonetos (ANTUNES; DE AZEVEDO; LOBO, 2019; BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008). Na fauna associada predominam os Teleostei *Clupavus brasiliensis*, *Britoichthys marizalensis*, *Vinctifer longirostris* e Ichthyodectiformes (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008). Crustáceos abundantes e raros gastrópodes também foram relatados (BEURLIN, 1950; ROXO, 1940; SANTOS, 1972; SANTOS; BRITO, 2005).

Outros Actinopterygii, incluindo Ophiopsidae, Aspidorhynchidae e Euteleostei são bem raros (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008; FIGUEIREDO, 2004; SANTOS, 1990).

Em relação à presença de vegetais fósseis (Figura 32), Barbosa (1950), relata a presença de fragmentos de folhas de plantas dos gêneros *Otozamites* (de duas espécies distintas), *Baiera*, *Sagenopteris* e talvez *Pterophyllum*, além da semente de uma gimnosperma (tipo *Samaropsis*). O autor ainda se baseia nesses achados para reafirmar a então Formação Cícero Dantas como datando do Cretáceo Inferior (à época, Barbosa questionava o trabalho de Brazil (1947), que considerava Cícero Dantas como datando do terciário). Afirmar ainda indicar um ambiente fluvial, de vale de inundação aberto em uma fossa tectônica subsidente, podendo admitir uma possível influência ocasional de marés e de certa salinidade da água do mar, que penetraria em estuário mais ao sul (BARBOSA, 1950).

Figura 32 – Exemplos de vegetais fósseis encontrados na Formação Marizal



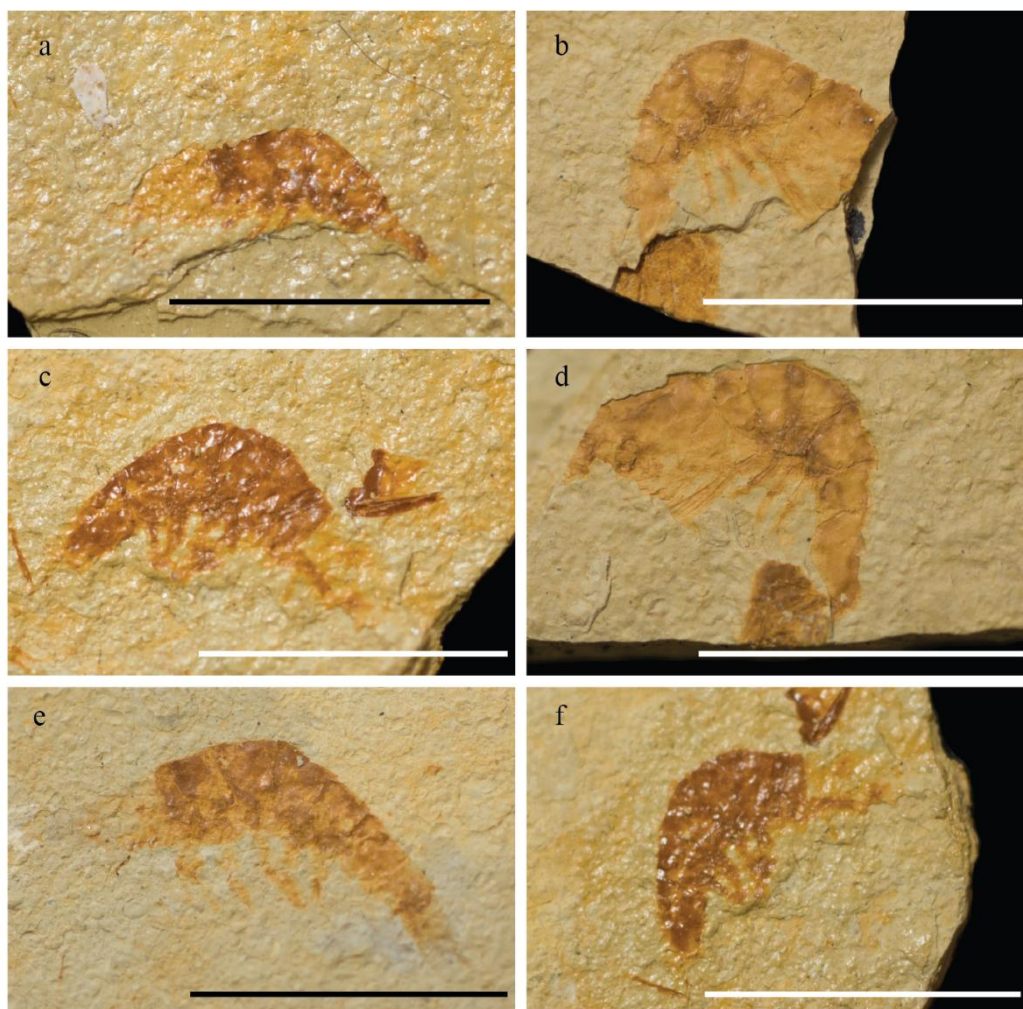
Legenda: Depositados no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os seguintes números de coleção – (a) PMB P01; (b) PMB P02; (c) PMB P03; (d) PMB P04; (e) PMB P05; (f) PMB P06; (g) PMB P07. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2021.

A fauna de invertebrados fósseis presente na Formação Marizal (Figura 33) é representada principalmente por crustáceos decápodos (REIS, 2007). Roxo (1940) descreve a presença de alguns crustáceos decápodos e conchostráceos na fazenda Quatis, Bom Conselho, Bahia. Foram encontrados crustáceos do gênero *Estheria* e também decápodos, ambos bem preservados e relativamente pequenos. Os *Estheria* são animais que tipicamente habitam

ambientes de água doce e que podem excepcionalmente viver em ambiente de água salobra, mas não em ambientes marinhos. Em relação ao decápoda encontrado, pertence à sub-ordem Natantia, Tribo Caridea, tendo representantes nas famílias Atyidae e Palaemonidae (ROXO, 1940).

Figura 33 – Exemplos de invertebrados fósseis encontrados na Formação Marizal



Legenda: Depositados no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os seguintes números de coleção – (a) PMB INV01; (b) PMB INV02; (c) PMB INV03; (d) PMB INV04; (e) PMB INV05; (f) PMB INV06. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2021.

Barbosa (1950) comenta a presença de molucos bivalves semelhantes aos gêneros *Anodonta* e *Neithea* associados ao material que foi analisado. Beurlen (1950), analisando crustáceos provenientes de camadas cretáceas de Cícero Dantas (Bahia), reanaliza os espécimes estudados por Roxo (1940) e reconhece nos espécimes, apesar de incompletos e com má conservação, características que apontam a espécie como pertencendo aos Eucyphidea e exclui uma possível filiação à família Palaemonidae com base na ausência de

dentes no rosto, ausência de tenazes fortes e ainda pelo pequeno tamanho da carapaça em relação ao abdômen e ressalta a presença de características típicas dos Atyidae. Este seria o primeiro representante dos Eucyphidea fósseis de água doce, sendo chamado *Palaemon bahiaensis* n. sp.

Martins Neto e Mezzalira (1991a, b) argumentam que a proposta de Beurlen (1950) já não se enquadra nas características conhecidas para o gênero *Palaemon* e afirmam que o espécime analisado deve ser enquadrado no gênero *Bechleja* Housa, 1956, chamando a espécie de *Bechleja bahiensis*. Já em 2007, Reis redescreve o material e verifica a ausência de preservação de sinapomorfias que permitam classificá-lo ao nível de espécie. Reis (2007) conclui que a espécie anteriormente classificada como *Bechleja bahiensis* pode apenas ser incluída na ordem Decapoda Latreille, 1803, e, provavelmente, na subordem Pleocyemata Burkenroad, 1963. Em 2018, Schweitzer et al. apontam que os espécimes encontrados na Formação Marizal parecem se enquadrar na família Palaemonidae Rafinesque, 1815, como já havia sido proposto previamente por Roxo (1940).

Santos (1972) descreve seus locais de coleta e fala brevemente sobre os espécimes que foram analisados. São citadas as jazidas de Cícero Dantas, Euclides da Cunha, Inhambupé e Olindina como parte do estudo. A descrição de todos os substratos difere entre si e algumas características e semelhanças são apontadas quanto à ictiofauna encontrada: (1) em Cícero Dantas os peixes estavam completos, na forma de impressão, associados a conchostráceos, decápodes e plantas; (2) em Euclides da Cunha os peixes também estavam completos, mas com matéria óssea afetada. São citadas 3 diferentes formas de peixes fósseis encontradas, sendo 2 comuns à Cícero Dantas (mas não especificadas); (3) em Inhambupé os peixes estavam associados a conchas de moluscos e plantas, porém muito alterados. Afirma-se apenas tratar de duas espécies de Teleostei; (4) em Olindina foram encontrados peixes completos, sendo muitos deles pequenos e jovens. A espécie encontrada é a mesma presente em Inhambupé (Teleostei).

Ordenando cronologicamente a paleoictiofauna descrita para a Formação Marizal, Santos (1985a e 1990) descreveu dois táxons: *Clupavus brasiliensis* e *Vinctifer longirostris*. Em 2004, uma nova espécie foi descrita para a Formação Marizal, *Britoichthys marizalensis* (FIGUEIREDO, 2004), em 2008 foi descrito o *Placidichthys tucanensis* (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008), em 2010, o *Ogunichthys triangularis* (ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2010) e, em 2012, o *Nanaichthys longipinnus* (AMARAL; BRITO, 2012).

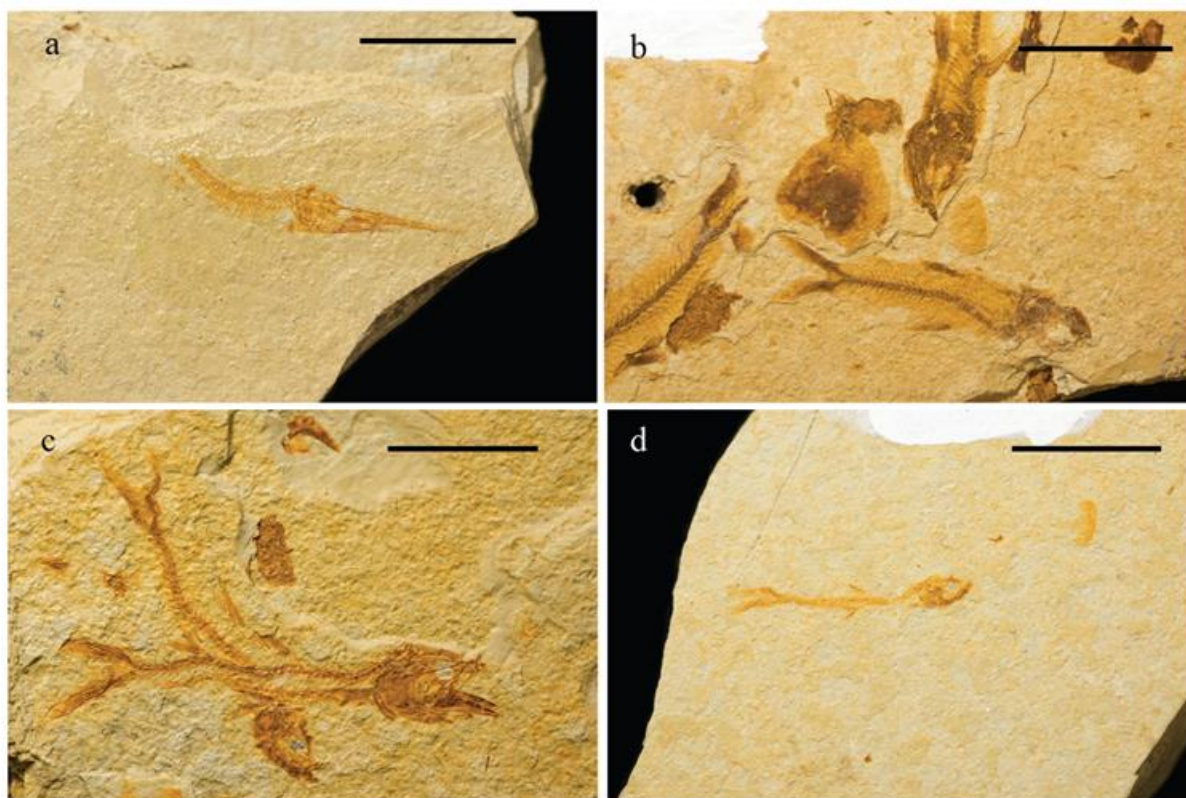
5.5 Paleoeecologia da Camada Amargosa, Formação Marizal, Bacia de Tucano

Ao analisarmos o sedimento no qual os espécimes estudados na Formação Marizal estão depositados, foi possível perceber a presença da impressão de conchostráceos e ostracodes (Figura 34d). A presença de tais organismos está sempre associada aos espécimes de peixe de menor tamanho (Figura 34), não sendo evidenciados nos sedimentos nos quais estão depositados os espécimes de peixes maiores.

Os ostracodes são pequenos crustáceos com tamanho médio de 1 mm. Possuem uma carapaça bivalve calcítica e habitam praticamente todos os tipos de ambientes aquáticos, desde o marinho ao terrestre úmido (HORNE; COHEN; MARTENS, 2002; SMITH; DELORME, 2010). Estão entre os mais diversos grupos de crustáceos vivos e possuem um rico registro fóssil devido às suas válvulas calcificadas, que são mais facilmente preservadas em sedimentos e rochas (COHEN; MARTIN; KORNICKER, 1998). Os conchostráceos, embora sejam comuns em lagoas efêmeras de água doce de águas quentes e alcalinas, podem ocorrer até mesmo em águas salobras de lagoas próximas à costa e zonas influenciadas pelas marés (LANA; CARVALHO, 2001).

Assim como pudemos analisar no presente trabalho para a Formação Marizal, a ocorrência de grande número de juvenis de várias espécies de Actinopterygii também foi relatada para os depósitos continentais do Cretáceo Inferior de Las Hoyas e Montsec, na Espanha (POYATO-ARIZA; WENZ, 1994). O que também pudemos observar foi que os indivíduos menores não parecem ocorrer nos mesmos níveis onde são encontrados os espécimes maiores, situação já relatada por Cavin (1999) para a localidade de Goulmima, no Marrocos. Tal estrutura parece ser influenciada por diferenças nas condições ambientais entre o ambiente específico no qual se dão os espécimes de maior ou menor tamanho, a começar pelo tamanho da coluna d'água.

Figura 34 – Espécimes da região de berçário na Formação Marizal



Legenda: Depositados no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço (UERJ) sob os seguintes números de coleção – (a) PMB 378; (b) PMB 379; (c) PMB 380; (d) PMB 381. A barra de escala corresponde a 1cm.

Fonte: A autora, 2021.

É possível que os ostracodes e conchostráceos tenham sido encontrados junto aos peixes juvenis por ser tratar de uma região de berçário (Figura 34). Os berçários ocorrem frequentemente em regiões marginais e estuarinas (BOEHLERT; MUNDY, 1988; GILLANDERS; KINGSFORD, 2000; ROGERS et al., 2011), onde há maior oferta de alimento e uma menor profundidade, funcionando como refúgio e oferecendo menor risco de predação aos juvenis (BOESCH; TURNER, 1984). Diante das evidências, de que o ambiente que hoje corresponde à Formação Marizal sofreu influência das águas advindas do Mar de Tétis, inferimos que a margem da lagoa existente no que hoje é a Formação Marizal deveria apresentar uma baixa salinidade, o que poderia ocorrer devido a um contato intermitente com alguma lagoa de água doce. Desta maneira, a água doce chegaria trazendo consigo os conchostráceos, os quais não conseguiam ultrapassar a margem por conta do aumento de salinidade, daí a sua ausência nas áreas onde são encontrados os espécimes de peixes maiores.

O amiídeo descrito no presente trabalho é, até o presente momento, o maior peixe conhecido para a biota da Camada Amargosa. Até então, os maiores espécimes conhecidos eram do Aspidorhynchidae *Vinctifer longirostris*, com cerca de um metro de comprimento

total, e do Ichthyodectidae *Ogunichthys triangularis*, com cerca de 60 centímetros. O fato de os amiídeos serem sabidamente grandes predadores significa que estes poderiam facilmente ter capturado a maioria dos outros peixes ou vertebrados em geral. Em outras unidades estratigráficas de idade próxima, como a Formação Santana (Bacia do Araripe), o amiídeo *Calamopleurus cylindricus* foi descrito dentre os Actinopterygii, como predador de topo da cadeia alimentar, predando animais como *Vinctifer comptoni* e *Cladocyclus gardneri* (MAISEY, 1994). Além disso, *Calamopleurus* também é conhecido por praticar canibalismo (GRANDE; BEMIS, 1998; MAISEY, 1994).

De forma semelhante, na Camada Amargosa da Formação Marizal, os maiores espécimes articulados conhecidos até o momento são de *Vinctifer longirostris*, com cerca de um metro de comprimento total, seguido por *Ogunichthys triangularis*, com um comprimento total de cerca de 60cm de comprimento total. Também cabe ressaltar que a presença de espécimes de um metro de comprimento nos indica a existência, à época, de uma bacia com profundidade considerável, não podendo ter sido uma massa d'água rasa para abrigar animais desse porte. Este peixe amiídeo foi provavelmente um dos maiores predadores da Lagoa Amargosa.

Durante o Cretáceo Inferior (Médio), os Vidalamiinae parecem ter habitado ambientes marinhos ou de água salobra. Enquanto a presença de um Vidalamiinae, *V. longirostris* e de um Cladocyclidae sejam indicativos de um provável ambiente marinho, a presença de níveis com grande concentração de conchostráceos, associados a restos de plantas, bem como a predominância de alevinos e peixes juvenis em intervalos diferentes dentro da Camada Amargosa, sugerem um ambiente lacustre predominantemente de água doce. Até o momento, nenhuma evidência definitiva comprova um ambiente marinho na Formação Marizal, mas é possível afirmar parte da fauna da Camada Amargosa apresenta afinidades tetianas, o que pode ser explicado pela influência das águas do Mar de Tétis na Lagoa Amargosa durante uma das transgressões marinhas das bacias sedimentares ao norte da Bacia do Tucano.

Ainda estamos distantes de compreender o funcionamento da teia alimentar que existiu na Camada Amargosa, pois até o momento poucos níveis apresentam peixes de grande porte. A grande maioria da diversidade taxonômica de peixes nesta unidade estratigráfica é encontrada em níveis que estão restritos à alevinos e juvenis associados a numerosos crustáceos decápodes.

5.6 Análise da ocorrência dos gêneros encontrados na Formação Marizal (Bacia de Tucano) em outras bacias sedimentares e sua origem tetiana

Os dados apresentados no Quadro abaixo foram obtidos a partir de amplo levantamento bibliográfico. Tal levantamento buscou compreender qual a abrangência da localização das espécies de ocorrência na Formação Marizal, Bacia de Tucano. Além das mesmas espécies de Marizal, também levantou-se o mesmo tipo de informação, referente à abrangência da ocorrência, sobre as demais espécies dos mesmos gêneros daquelas encontradas em Marizal.

Quadro – Presença dos gêneros encontrados na Formação Marizal em outras localidades (continua)

Gênero	Espécies	Locais de ocorrência	Artigo
<i>Brutoichthys</i>	<i>B. marizalensis</i>	Formação Marizal (Tucano)	Figueiredo, 2004
<i>Clupavus</i>	<i>C. brevis</i>	Wealdiano Inferior de Bernissat (Bélgica)	Traquair, 1911
	<i>C. formosus</i>	Wealdiano Inferior de Bernissat (Bélgica)	Traquair, 1911
	<i>C. congolensis</i>	Wealdiano Superior do Gabão	Arambourg e Schneegans, 1935
	<i>C. yamangaensis</i>	Wealdiano Superior de Yamangi Moke (Zaire/Congo)	Casier, 1961
	<i>C. longicaudatus</i>	Wealdiano Superior de Yamangi Moke (Zaire/Congo)	Casier, 1961
	<i>C. casieri</i>	Bacia do Congo	Taverne, 1969
	<i>C. maroccanus</i>	Djebel Tselfat (Marrocos)	Taverne, 1977, 1995
	<i>C. brasiliensis</i>	Formação Marizal (Tucano)	Santos, 1985 ^a

Quadro – Presença dos gêneros encontrados na Formação Marizal em outras localidades (conclusão)

<i>Placidichthys</i>	<i>P. bidorsalis</i>	Formação Santana, Romualdo e Crato, Bacia do Araripe	Brito, 2000
	<i>P. tucanensis</i>	Formação Marizal	Brito e Alvarado-Ortega, 2008
<i>Nanaichthys</i>	<i>N. longipinnus</i>	Formação Marizal	Amaral e Brito, 2012
<i>Ogunichthys</i>	<i>O. triangularis</i>	Formação Marizal	Alvarado-Ortega e Brito, 2010
<i>Vinctifer</i>	<i>V. longirostris</i>	Formação Marizal, Bacia de Tucano Formação Santana, Bacia do Araripe	Santos, 1990 Brito, 1997
	<i>V. comptoni</i>	Formação Apon, Venezuela (Cretáceo Inferior, Aptiano) Formação Muribeca e Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe-Alagoas Formação Codó, Bacia do do Parnaíba Formação Santana, Bacia do Araripe Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Pernambuco Formação Paja, Colômbia Formação Tlayúa, México	Moody e Maisey, 1994 Santos, 1985b / Brito, 1997 Lindoso et al., 2016 Nudds et al., 2005 Lopes e Barreto, 2019 Schultze e Stöhr, 1996 Applegate, 1996; Alvarado-Ortega et al., 2006
	<i>V. ferrusquiai</i>	Formação Sabinal, Llano Yosobé, Mexico	Cantalice et al., 2018

Fonte: A autora, 2021.

Diante de toda polêmica e dúvidas que ainda estão presentes em torno do gênero † *Clupavus*, os dados a seu respeito presentes no Quadro não serão considerados para a discussão sobre a distribuição dos gêneros presentes na Formação Marizal e em outras bacias sedimentares pelo mundo, mas foram apresentados apenas para ilustrar o contexto no qual a espécie † *Clupavus brasiliensis* está inserida. A redescrição da espécie e sua revisão taxonômica se fazem necessárias, mas não serão abordadas neste momento, pois tal trabalho vem sendo desenvolvido pelo colega Diogo de Mayrinck et al.

Comparando a ictiofauna encontrada na Bacia de Tucano com as demais bacias sedimentares do Nordeste do Brasil, é possível perceber que apenas a espécie *Vinctifer longirostris* está presente em outra bacia (Formação Santana, Bacia do Araripe). Levando em consideração os demais gêneros apresentados no Quadro, à exceção de *Vinctifer longirostris*, que também ocorre na Bacia do Araripe, todas as demais espécies que ocorrem em Marizal estão restritas à esta formação, se diferenciando daquelas presentes em outros lugares do Brasil e da parte oeste do Gondwana pelo menos a nível de gênero, sendo os gêneros *Britoichthys*, *Nanaichthys* e *Ogunichthys* exclusivos, até o momento, da Formação Marizal, indicando um forte padrão de endemismo.

Durante o Aptiano, a área que hoje corresponde ao Nordeste brasileiro foi atingida pelo influxo de águas marinhas, com a formação dos mares epicontinentais. A primeira transgressão da qual se tem registros é justamente referente à Camada Amargosa da Formação Marizal, sendo ausente em outras partes da Bacia de Tucano e também em outras bacias sedimentares do Nordeste brasileiro (FREITAS et al., 2017; VAREJÃO et al., 2016, 2019). Santos (1990) relata a existência de uma série de conexões marinhas durante o Cretáceo Inferior, através das quais as bacias do Recôncavo-Tucano-Jatobá, Sergipe-Alagoas, Araripe e Parnaíba estariam conectadas, o que o autor considera que explicaria a distribuição do gênero *Vinctifer* em relação à abertura do Oceano Atlântico Sul.

No entanto, a descoberta de *Vinctifer* no Jurássico do Tétis ocidental é um forte argumento para uma origem tetiana desse gênero (CANTALICE; ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2018). Essa distribuição temporal, sua posterior distribuição pelas diversas bacias brasileiras e a ausência de representantes desse gênero nas águas austrais contradiz qualquer possibilidade de dispersão a partir do Oceano Atlântico Sul via Bacia do Recôncavo. Além disso, o segmento Santos-Benguela parece ter servido de barreira impedindo a circulação e mistura das águas marinhas entre o Atlântico Sul e o Atlântico Centro-Equatorial, como se pode verificar pela distribuição dos microfósseis (ARAI, 2009; MELO et al., 2020). A

hipótese de um mar vindo do sul (Bacia do Recôncavo) (ASSINE, 1994, 2016; VAREJÃO et al., 2016, 2019) é baseada erroneamente em sedimentos fluviais colocados abaixo do nível da Camada Amargosa, e não em estratos marinhos (ARAI, 2016).

Outro dado interessante é relativo à abrangência das espécies dos mesmos gêneros presentes em Marizal. Excluindo as ocorrências em território brasileiro e desconsiderando as espécies do gênero *Clupavus*, percebemos a presença de espécies nos seguintes países: México, Colômbia e Venezuela. Tal distribuição, bem como as relações entre as espécies presentes na Formação Marizal e em outros lugares do mundo estabelecidas por meio do Quadro e também abordadas ao longo desta tese, são compatíveis com a ideia de que as águas que influenciaram a fauna contida na Formação Marizal são advindas do Mar de Tétis, e não do Atlântico Sul, hipótese apontada por alguns autores e que será discutida a seguir. A fauna encontrada na Formação Marizal da Bacia de Tucano apresenta a semelhança a nível de gênero com diversas espécies encontradas na paleoictiofauna de diferentes países os quais eram banhados pelo Mar de Tétis.

Ainda que não tenha sido possível identificar o espécime a nível de espécie, a presença de um *Vidalamiinae* na Formação Marizal, constatada a partir de uma vértebra e de escamas, as quais foram citadas anteriormente, também corrobora com a entrada do mar no continente de norte para sul, ou seja, com águas advindas do Mar de Tétis e não do Atlântico Sul; águas estas que influenciaram na Formação Marizal. Do mesmo modo, as relações estabelecidas entre *Placidichthys* com o clado *Teoichthys* + *Macrepistius*, bem como a presença de *Nanaichthys* entre os *Rubiesichthyinae* e o fato de que a maioria dos *Cladocyclidae* apresenta uma distribuição contínua ao longo da margem norte do Gondwana Ocidental durante o Cretáceo Inferior corroboram uma influência tetiana na Formação Marizal.

A compreensão da diversidade e abundância da fauna presente nas bacias sedimentares é uma ferramenta importante no entendimento dos padrões de distribuição paleobiogeográfica, da origem e da evolução de diversos táxons (ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2010). Ao analisarmos as espécies que compõem a ictiofauna da Formação Marizal evidenciamos a presença de diversas espécies endêmicas. A presença de tais espécies endêmicas é um indicativo de que, provavelmente, o que se deu foi um quadro no qual a elevação do nível do mar provocou a formação dos mares epicontinentais e uma parte dessa água que atingiu o continente ficou represada no que hoje corresponde à Formação Marizal da Bacia de Tucano. Esse confinamento levou ao processo que culminou com a origem das espécies endêmicas que são encontradas na Formação Marizal.

5.7 Considerações sobre a presença da Formação Marizal em diferentes bacias sedimentares

No Aptiano, todas as bacias passaram a receber sedimentação marinha de modo quase que concomitante, ocasionando nos primeiros registros efetivos de organismos marinhos mesozoicos das bacias brasileiras. As águas do Atlântico Sul Meridional ainda não haviam atingido de modo significativo a maioria das bacias da margem continental brasileira. Com a transgressão, houve a entrada intermitente das águas do Atlântico Central, provocando deposição de camadas com influência marinha nas bacias, tanto na margem quanto no interior do continente. No auge da transgressão, o mar interior teria possibilitado uma conexão de modo temporário entre os oceanos Atlântico Norte e Sul, até então desconectados. A fase de rifte começou em grande parte das bacias da margem continental brasileira durante o Eocretáceo. Na margem extensional e nas bacias do Recôncavo, Tucano, Jatobá, Araripe e Potiguar, formaram-se lagos de rifte no Neocomiano (ARAI, 1999, 2009; ARAI et al., 2000).

Durante a compilação de dados e levantamento bibliográfico que foram realizados ao longo deste trabalho de pesquisa, tornou-se evidente a problemática existente no que diz respeito à escassez de dados sobre a Formação Marizal. Além disso, é importante ressaltar a problemática gerada por uma unificação utilizada para se referir a formações encontradas em diferentes bacias sob o mesmo nome de Formação Marizal, entendendo que todas elas derivam de uma única e contínua entrada do mar (ou fluvial, como tratada por alguns autores), como ocorre, por exemplo, na Formação Marizal da Bacia do Recôncavo (LIMA; VILAS BOAS, 1994, 2000; TEIXEIRA NETTO; DE OLIVEIRA, 1985).

Os primeiros estudos sobre a geologia e a paleontologia das bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá datam do século XIX, tratando principalmente da Bacia do Recôncavo. Desde 1820 são realizados estudos nas bacias de Recôncavo e Tucano, mas somente no início do século XX buscou-se ter uma maior preocupação com a estratigrafia da região, com pesquisas lideradas pelo DNPM, pelo Conselho Nacional de Petróleo e pela Petróleo Brasileiro S/A (PETROBRAS), principalmente por conta do interesse econômico gerado pelo petróleo (COSTA et al., 2007; FREITAS et al., 2017; SANTOS, 1972).

Até a década de 1930 prevalecem os estudos acadêmicos, voltados para as descrições litológicas e análise do conteúdo fossilífero (COSTA et al., 2007). A partir de dados de estratigrafia e palinologia do Cretáceo Inferior brasileiro, especialmente da Formação Santana (PONS; BERTHOU; CAMPOS, 1990), as idades deposicionais de diversas bacias e

formações, que antes eram consideradas as mesmas, são hoje reconhecidas como diferentes, como é o caso das formações Codó, Santana, Marizal e Muribeca (BRITO, 1997).

Inicialmente, imaginava-se que as unidades coincidiam crono, lito e bioestratigraficamente. Unidades bioestratigráficas eram utilizadas para delimitar unidades cronoestratigráficas e estas levavam à definição das unidades litoestratigráficas. Posteriormente, foi abandonada a utilização de fósseis na definição das formações, por ter sido considerado que se tratava de uma metodologia inadequada (VIANA et al., 1971).

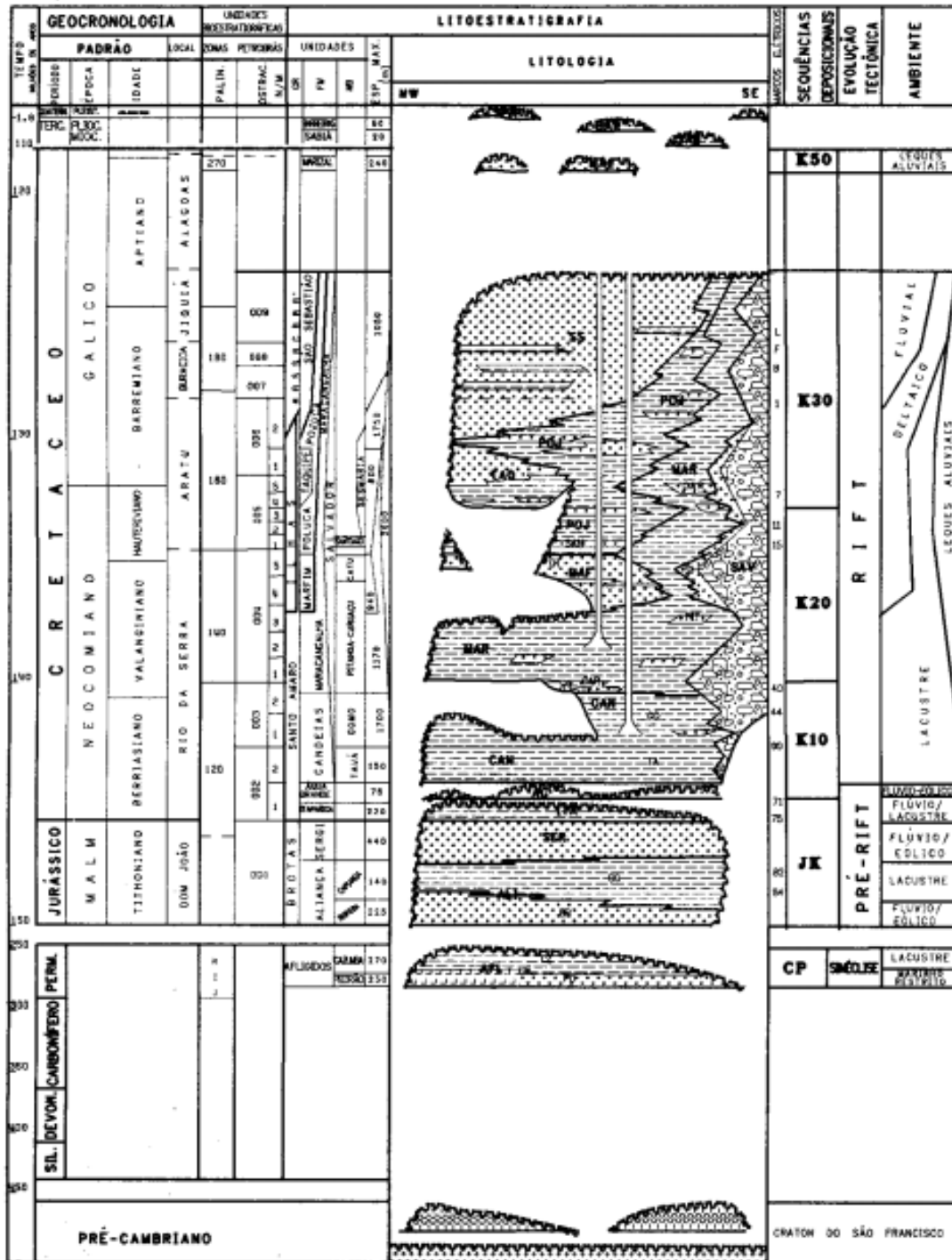
A Formação Marizal está correlacionada com sucessões pós-rifte com influência marinha (FIGUEIREDO, 2013), mas suas características sedimentológicas, estratigráficas e estruturais são mal descritas por não integrar os sistemas petrolíferos das bacias interiores do Cretáceo do Nordeste do Brasil (FREITAS et al., 2017). O registro sedimentar é composto por associações de fácies aluviais que caracterizam a Formação Marizal, representadas principalmente por conglomerados e arenitos que datam do Neo-Aptiano (COSTA et al., 2007). Santos (1972) afirma que pelo fato de a Formação Marizal ser composta por diferentes fácies, isso fez com que inicialmente os geólogos utilizassem diversos nomes para suas várias exposições, como, por exemplo, Formação Cícero Dantas (sequência superior da Formação Marizal) e Formação Olindina (localizada em Itapicuru; antes chamada de *Limonitic beds*).

De acordo com Nairn e Stehli (1973), a Formação Marizal foi depositada sobre grande parte das bacias do Recôncavo e de Tucano. A porção sul da Bacia do Recôncavo recebeu depósitos locais de espessura fina, sendo compostos de clásticos e carbonatos marinhos. Viana et al. (1971) e Santos (1972) afirmam que a Formação Marizal aflora em áreas isoladas na Bacia do Recôncavo, nas partes norte, central e sudeste, perto de Dias D'Ávila, formando morrotes arredondados facilmente reconhecíveis por fotografias aéreas. Em relação à espessura da formação, não ultrapassaria 50 m no Recôncavo.

Lima (1991) faz um estudo sobre a Formação Marizal na Bacia do Recôncavo e a caracteriza como uma sequência de sedimentos depositados por rios entrelaçados proximais. Caixeta et al. (1994) descrevem a Formação Marizal na Bacia do Recôncavo como sendo composta por conglomerados de granulação média a grossa e a espessura da formação atingiria até algumas dezenas de metros (Figura 35). Lima e Vilas Boas (1994, 2000) e Magnavita, Silva e Sanches (2005) afirmam que a Formação Marizal está presente na Bacia do Recôncavo, mas com poucas aflorações e sendo de pequena espessura (50m), fruto de processos fluviais. De acordo com Lima e Vilas Boas (2000), a principal ocorrência de Marizal no Recôncavo se dá entre os municípios de Camaçari e Dias D'Ávila, onde é descrita a presença de morrotes que chegam aos 30 metros de altura e com até 180 metros de extensão.

A Formação Marizal na Bacia do Recôncavo seria considerada como parte de uma sequência correspondente aos estágios finais de deposição das bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá (ZACCA, 2013).

Figura 35 – Coluna estratigráfica da Bacia do Recôncavo, indicando a presença da Formação Marizal

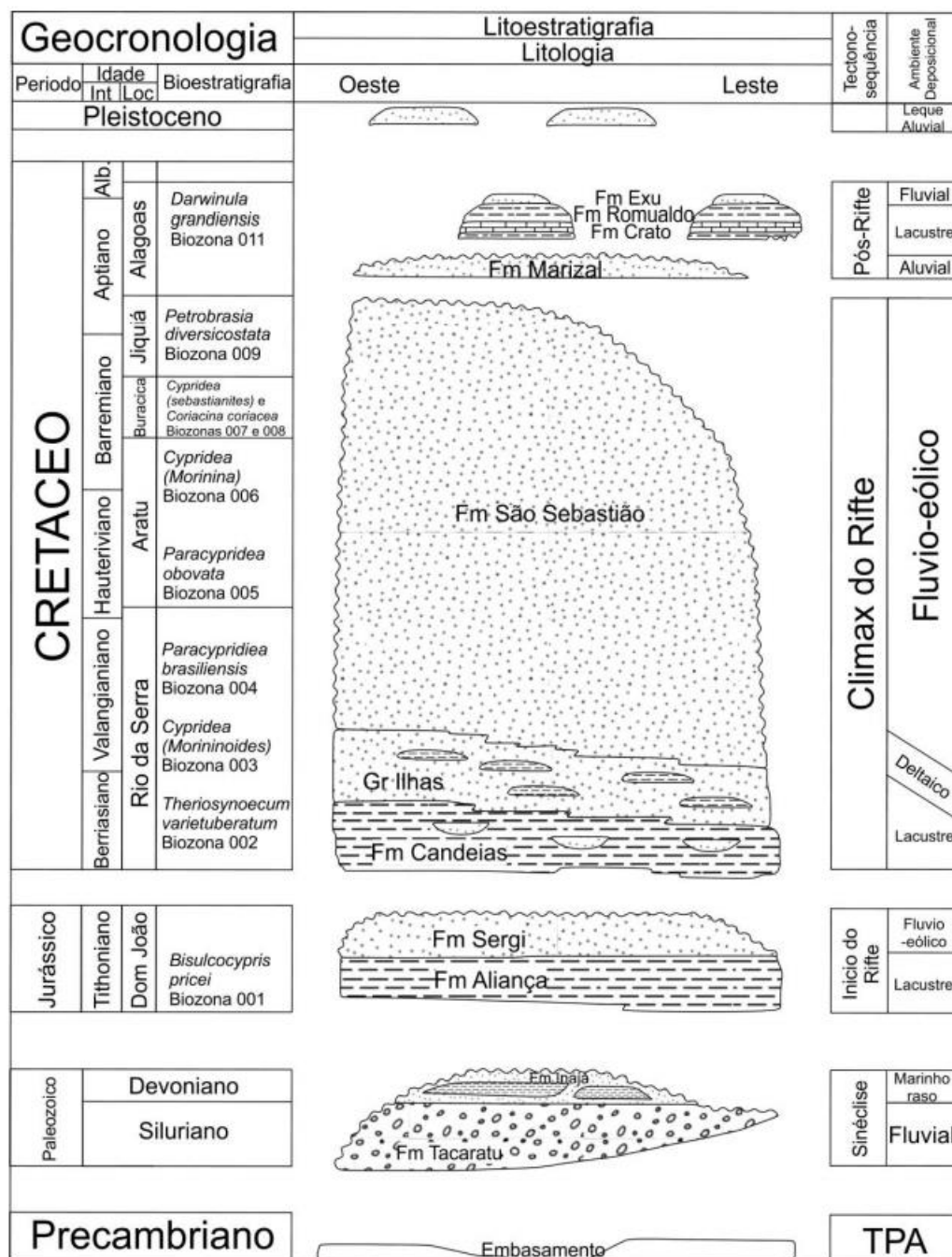


Fonte: CAIXETA et al., 1994.

Silva et al. (2007) consideram que a Formação Marizal no Recôncavo idade Neo-alagoas (Neo-aptiano) e Reis et al. (2007) consideram de idade Aptiana. Zacca (2013) considera a datação discutível, tendo em vista o hiato existente entre esta e as demais formações que compõem a Bacia do Recôncavo, dizendo ainda que a Formação Marizal no Recôncavo apresenta um "histórico controverso sobre a real idade deposicional". Ela considera tratar-se de uma história de sedimentação complexa, que conta tanto com contribuições de fontes Rhyacianas e Neoproterozóica/Cambriana, quanto com fontes associadas ao momento de pré-rifte da bacia, o que indica um processo de remobilização e tectônica posterior na Bacia do Recôncavo.

Outros autores também abordam a presença da Formação Marizal na Bacia de Jatobá, como Gúzman et al. (2015), Rocha (2011) e Viana et al. (1971) (Figura 36), que descrevem a Formação Marizal como situada em área ampla, ocupando a porção norte central a oeste de Ibimirim. Depósitos tipicamente lacustres recobrem a Formação Marizal na Bacia de Jatobá, depósitos estes que são correlatos a estratos da Bacia do Araripe, sendo caracterizados pelas formações Crato e Romualdo (Grupo Santana) e também pela Formação Exu (GUZMÁN et al., 2015).

Figura 36 – Coluna estratigráfica da Bacia de Jatobá, indicando a presença da Formação Marizal



Fonte: GUZMÁN et al., 2015.

Figueiredo (2013) aponta que a Formação Marizal se apresenta de forma contínua na borda norte da Bacia de Jatobá com espessura variável de 150 a 300m. Magnavita et al. (2005) também afirmam que a Formação Marizal está presente na Bacia de Jatobá, atingindo a espessura de 500m. De acordo com os autores, a discordância observada na base da Formação Marizal está relacionada com a discordância de ruptura continental, sendo algo comum em momentos que antecedem a fase de deriva continental. De acordo com Rocha

(2011), a Formação Marizal encontrada na Bacia de Jatobá é constituída fundamentalmente por arenitos esbranquiçados, principalmente de granulação média a grossa, associados a siltitos e argilitos. Costa, Milhomem e Carvalho (2003) destacam ainda a presença de arenitos conglomeráticos com estruturas do tipo estratificações cruzadas acanaladas de pequeno a médio porte e estruturas de sobrecarga e fluidificação. A unidade foi reconhecida ainda na Bacia de Mirandiba (PE), tendo sido correlacionada com o Membro Carmópolis da Formação Muribeca de Sergipe-Alagoas (MAISEY, 2000; SANTOS, 1972; VIANA et al., 1971) e às formações Itapecuru e Urucuia, das bacias do Parnaíba e do São Francisco, respectivamente (GHIGNONE, 1979).

Gúzman et al. (2015) relatam que o registro sedimentar da Bacia do Araripe inclui depósitos siliciclásticos aluviais (conglomerados e arenitos), que caracterizam a Formação Marizal, a qual cobre grande parte da bacia. Desta forma, a tectono-sequência pós-rifte do Andar Alagoas (Aptiano – Albiano) na Bacia de Jatobá é representada pela Formação Marizal, o Grupo Santana e a Formação Exu (GUZMÁN et al., 2015).

Varejão et al. (2019) fala ainda sobre a Camada “B” (*B bed*), situada na Bacia de Jatobá, como camada correlacionável à Camada Amargosa. De acordo com os autores, a Camada Batateira, a Camada “B” e a Camada Amargosa (Bacia do Araripe, Bacia de Jatobá e Bacia de Tucano, respectivamente) apresentam fácies, composição química e posição estratigráfica semelhantes, sugerindo a formação de sistemas lacustres contemporâneos em diferentes bacias, o que indica que um controle regional pode ter influenciado a sedimentação nas mesmas.

Não se referindo especificamente à Formação Marizal, mas tratando de correlações estratigráficas, Berthou (1990) afirma que a correlação estabelecida entre as unidades litológicas da Bacia Recôncavo-Tucano com a Bacia do Araripe foram feitas com base na suposição de que uma grande extensão de água teria atingido as bacias do Recôncavo, Tucano, Jatobá, Sergipe, Alagoas, Araripe e as pequenas bacias relacionadas a elas, o que é uma hipótese incorreta e que pode levar à erros, tendo em vista que desconsidera o conteúdo fossilífero de cada unidade e sua relação com o paleoambiente.

Reis et al. (2007) afirmam que a Formação Marizal é tida como uma unidade litoestratigráfica localizada tanto na Bacia de Tucano quanto na Bacia do Recôncavo apenas considerando o fato de que ambos os depósitos se dão de forma sobreposta ao Supergrupo Bahia, sem que haja uma correlação entre o conteúdo fossilífero das duas localidades. Após análise de amostras de conteúdo palinológico da Formação Marizal na Bacia do Recôncavo, os autores afirmam tratar-se de assembleia característica do Eocretáceo, de grande

semelhança com a idade Alagoas. Contudo, não foram obtidos palinomorfos-guia, o que não permitiu a caracterização de palinozona, sendo possível apenas associar o material encontrado à uma idade Aptiana. Por uma predominância de gimnospermas (*Cherolepidiaceae*, *Gnetaceae*, *Araucariaceae*), Reis et al. (2007) inferem que o ambiente deposicional era bem drenado, podendo corresponder a uma deposição lacustre e deltaica continental. A presença de um microforaminífero no material de análise pode indicar leve influência marinha no ambiente de sedimentação.

Mesmo diante de um amplo levantamento bibliográfico realizado, não foi possível encontrar nenhum trabalho que descreva a paleoictiofauna encontrada nas diferentes localidades da Formação Marizal. Todos os dados obtidos referem-se à ictiofauna descrita para a Camada Amargosa, situada na Bacia de Tucano. Como podemos observar, são muitas as definições encontradas referentes à Formação Marizal em diversas bacias situadas no Nordeste brasileiro, sendo necessária uma análise mais profunda de modo a verificar se realmente se trata de uma mesma entrada de mar que influenciou de forma contínua em todas estas localidades ou se a classificação de tais formações ocorre de forma equivocada apenas por correlação litoestratigráfica, uma vez que estabelece uma correlação paleontológica.

5.8 A transgressão marinha e a influência tetiana nas bacias sedimentares do Nordeste brasileiro

Ainda que inicialmente a ideia mais consolidada associada à deriva continental defendesse que, no início do Mesozoico, todas as massas continentais estivessem unidas na Pangeia, atualmente geofísicos afirmam que a Pangeia deve ter sido uma estrutura temporária que existiu durante o Paleozoico Superior e o Mesozoico Inferior. Sua metade norte foi denominada Laurásia e a metade sul, Gondwana. Durante o Carbonífero, o Gondwana começou a derivar em direção ao norte, aproximando-se do chamado “antigo continente de arenito”, formado pelas massas da América do Norte e a parte norte da Sibéria (BROWN; LOMOLINO, 2006). Durante o início do Permiano, o oeste asiático colidiu com a Europa, enquanto o leste da Ásia permanecia isolado na forma de ilhas, que dividiam os oceanos e circundavam o Mar de Tétis na margem leste da Pangeia. As bacias marinhas eram unidas (recebendo o nome de Panthalassa) e, por esse motivo, o Permiano foi um período de intensa

comunicação e trocas entre biotas, tanto terrestres quanto marinhas, muitas das quais evoluíram de forma isolada (BROWN; LOMOLINO, 2006).

Após a fragmentação da Pangeia e do Panthalassa, muitas irradiações evolutivas ocorreram. A deriva dos continentes ocasionou em mudanças de latitude e, conseqüentemente, mudanças nas condições climáticas e nas pressões de seleção, bem como na redução do fluxo gênico, o que levou a um contexto de rápida especiação e irradiação (BROWN; LOMOLINO, 2006). O Gondwana incluía o embasamento do que hoje forma a América do Sul, África, Madagascar, Arábia, Índia, Austrália, Tasmânia, Nova Guiné, Nova Zelândia, Nova Caledônia e Antártica. É considerada a massa continental mais antiga que derivou da Pangeia, há 650 milhões de anos, na Era Pré-cambriana. O Gondwana permaneceu como um supercontinente quase que contínuo até o Ordoviciano e isso diz respeito em parte à semelhança observada atualmente entre biotas isoladas do Hemisfério Sul (BROWN; LOMOLINO, 2006).

No Hemisfério Sul, o Cretáceo é marcado por mudanças físicas e biológicas promovidas pela separação do Gondwana, iniciada no Jurássico. Ainda que a passagem do Jurássico para o Cretáceo não tenha sido marcada por uma extinção em larga escala, é provável que a separação entre Gondwana e Laurásia tenha tido um impacto ainda maior do que o de uma extinção em massa no processo de diversificação dos grupos modernos da ictiofauna (LÓPEZ-ARBARELLO, 2004).

A ruptura do Gondwana na região do Atlântico Sul foi um evento tectônico de longa duração, tendo seu início ainda no Juro-Triássico, onde as placas passaram por movimentações significativas (CONCEIÇÃO et al., 1988), caracterizando-se por alguns riftes abortados na região emersa intracontinental, entre os quais destaca-se o sistema de riftes Recôncavo-Tucano-Jatobá, no Nordeste brasileiro. Já os riftes ao longo da margem continental evoluíram até formarem as bacias sedimentares da margem passiva, formando um conjunto de bacias sedimentares que vai desde a Guiana até o limite de águas territoriais do Uruguai (MOHRIAK, 2003).

No início do Cretáceo, a maior parte das bacias da margem continental do Brasil passou por um momento de rifte. No Aptiano, todas essas bacias receberam sedimentação síncrona por conta de um aumento eustático, o que ocasionou na ocorrência precoce de espécimes marinhos nas bacias sedimentares brasileiras. Diferentemente do que ocorreu nas bacias interiores, as bacias da margem continental do Nordeste do Brasil receberam sedimentos marinhos e a influência do mar de Tétis persistiu nas bacias de Potiguar e Sergipe até o fim do Cretáceo (ARAI, 2009, 2014). Análises realizadas na Bacia de Sergipe em

depósitos marinhos que datam do Aptiano Superior demonstram a presença de foraminíferos com característica afinidade tetiana, reforçando a ideia da existência de uma comunicação entre o Atlântico Norte Central e o Tétis Ocidental com troca, ao menos, de águas superficiais, podendo atingir profundidades intermediárias (KOCHHANN et al., 2013; KOUTSOUKOS, 1992, 2007; KOUTSOUKOS et al., 1991).

Os depósitos continentais que foram formados durante o sin-rifte foram cobertos por megasequências evaporíticas transicionais que datam do final do Aptiano, da mesma forma como ocorre com as bacias marginais brasileiras. Trata-se de uma fase que foi caracterizada por sucessões fluviais, lacustres e marinhas, que se distribuíram em, ao menos, três sequências deposicionais transgressivas-regressivas (ASSINE et al., 2014; VAREJÃO et al., 2019). As formações Marizal (RTJ) e Barbalha (Araripe) estão associadas à primeira sequência deposicional (ASSINE et al., 2014) e a relação entre as duas formações é estabelecida por Varejão et al. (2016) a partir de análises sedimentológicas.

Durante o Neocomiano-Aptiano, o Brasil, a África Ocidental e a África Central encontravam-se, de modo geral, submetidos a um clima quente e árido/semi-árido. Isso era provocado não apenas pelas condições climáticas planetárias naquele momento, que eram de clima quente e uniforme (BARRON, 1983), mas também pelo fato de que esses locais encontravam-se distantes do Oceano Pacífico e do Oceano Índico, o que impedia a chegada dos ventos úmidos das monções (VAKHRAMEEV, 1984 apud DIAS-BRITO, 1987).

Em grande parte do Mesozoico e no início do Cenozoico, o clima global se manteve relativamente quente e uniforme, apresentando poucas variações entre estações ou latitudes (BROWN; LOMOLINO, 2006). Foi no Cretáceo Médio que ocorreu a transgressão marinha global, provocada por uma elevação de cerca de 300m no nível do mar (ARAI, 1999; VAIL; MITCHUM; THOMPSON, 1977). A diferenciação paleobiogeográfica que data do Aptiano ocorreu como consequência direta da presença de barreiras físicas. A separação do Atlântico Sul em dois compartimentos distintos provocou a diferença encontrada entre a biota situada ao norte e ao sul da barreira (ARAI, 2009). Myers (1938) afirmava que a barreira mais formidável para a dispersão de peixes de água doce é um corpo de água salgada. Desta forma, evidências obtidas a partir de placas tectônicas são cruciais na reconstrução de possíveis rotas de migração de peixes de água doce, pois revelam o tempo de fragmentação continental e a origem das barreiras oceânicas, sendo importante enfatizar que a ingressão marinha antecede a separação dos continentes (NOVACEK; MARSHALL, 1976).

Entre o Aptiano e o Albiano a América do Sul esteve sob grande influência de eventos de transgressão marinha, momento no qual vias marítimas epicontinentais se estenderam da

área do Tétis caribenho até o sul, atingindo as bacias do Nordeste brasileiro (Araripe, Tucano e Sergipe-Alagoas) (BRITO, 1997; MAISEY, 2000), sendo os pontos mais conhecidos os nódulos e o nível equinoide do Grupo Santana (Formação Romualdo) da Bacia do Araripe (BEURLIN, 1966; BRITO; YABUMOTO, 2011; MAISEY, 1991; SANTOS; VALENÇA, 1968). Contudo, o primeiro ingresso relatado neste período é o que proporcionou a fauna encontrada na Camada Amargosa da Formação Marizal, na Bacia do Tucano. Essa transgressão está ausente em outras bacias e até no que se conhece na parte norte da Bacia do Tucano (FREITAS et al., 2017; VAREJÃO et al., 2016, 2019).

São diversas as evidências da ocorrência do mar interior mesocretáceo no território brasileiro: geomorfológicas (formação das chapadas do Araripe, Meio-Norte, São Francisco e Parecis; geometria tabular e horizontalidade), estratigráficas (sequências mesocretáceas com maiores extensões e continuidades laterais), sedimentológicas (predomínio de fácies tipicamente fluviais, mas com registros de características de ambientes transicional e marinho em algumas unidades), paleontológicas (presença de fósseis marinhos em diversas formações albo-aptianas do interior do Brasil) e geoquímicas (camadas de gipsita/anidrita com valores de razão isotópica compatíveis com origem marinha, bem como presença de biomarcadores marinhos) (ARAI, 1999).

Os mares epicontinentais se formam quando o nível do oceano aumenta, transbordando para dentro do continente. Frequentemente atuam como barreiras, à medida que separam uma massa continental em porções menores, gerando consequências importantes tanto no aumento da diversidade da biota quanto em processos de extinção. Podem influenciar ainda em mudanças nos sistemas fluviais. Na América do Sul, o Amazonas teve sua drenagem alterada diversas vezes, desde o escoamento para o oeste durante o começo do Cenozoico (anterior ao soerguimento da cordilheira dos Andes) até sua drenagem atual, para leste, em direção ao Atlântico (BROWN; LOMOLINO, 2006).

Além da elevação do nível do mar, é provável que o contexto tectônico anterior à separação entre África e América do Sul também tenha propiciado a formação do mar interior no Aptiano, por conta do estiramento e das depressões formados entre os dois continentes (ARAI, 1999). As mudanças no nível do mar também são conhecidas como fator de controle para padrões hidrográficos e climáticos, afetando inclusive em padrões de distribuição biótica. Flutuações no nível do mar tem importantes implicações na produção de matéria orgânica dos oceanos e nos padrões de distribuição de sedimentos ao longo das margens continentais e nas bacias interiores. O nível do mar também é responsável por alterações em padrões hidrográficos e climáticos, bem como padrões de distribuição biótica. Compreender essas

mudanças é de grande importância no entendimento das condições paleoceanográficas (HAQ et al., 1987).

A grande proximidade entre o Brasil e a África Ocidental durante o início do Cretáceo é refletida em seus registros fósseis (PATTERSON, 1975). O processo de rifte que culminou com a separação dos dois continentes começou na margem sul do oeste do Gondwana, seguindo em duas direções: o primeiro rifte se propagou de sul para norte (ramo sul) e depois de oeste para leste (ramo equatorial) (MAISEY, 2000). É notável a riqueza da biodiversidade encontrada no continente sul-americano quando comparada à biodiversidade do continente africano, ainda que ambos já tenham estado reunidos, formando um megacontinente. Falando especificamente a respeito da ictiofauna, sua biodiversidade na América do Sul é fruto de uma grande irradiação evolutiva, que resultou de uma série de eventos de vicariância e de dispersão, os quais ocorreram entre o início do Cretáceo Superior, mesmo antes da separação completa dos continentes, e o Mioceno Superior (BRITO et al., 2007; CAPOBIANCO; FRIEDMAN, 2018).

Darlington (1957) também se posiciona contra essa ideia de dispersão por radiação marinha com base na presença na América do Sul de outros animais de água doce que dificilmente podem ter se dispersado pelo mar. Darlington (1957) acredita que durante o Cretáceo, os Ostariophysi originaram-se, muito provavelmente, na região do mar de Tétis, e se diversificaram em caracóides e siluróides. Mais tarde, esses grupos chegaram à América do Sul por uma ponte terrestre. Chardon (1967), por outro lado, afirma que tal dispersão marinha teria sido possibilitada por uma tolerância eurialina das formas ancestrais.

Maisey (2000) afirma que o conhecimento da história tectônica das bacias no Nordeste do Brasil é fundamental para que se tenha uma compreensão da evolução espacial do Oceano Atlântico, por se tratar de uma área situada entre o ramo sul e o ramo equatorial do rifte. Para explicar a distribuição de certas faunas marinhas, foi proposto um corredor marinho (Corredor Hispânico ou Corredor Caribenho) entre o Tétis ocidental (europeu) e o Pacífico Leste (oeste da América do Sul) durante o Jurássico Superior, de modo que peixes e outros organismos marinhos poderiam se deslocar, conectando a paleoictiofauna da Europa, América Central e América do Sul. Novos corredores surgiram também com a separação entre Laurásia e Gondwana (ARRATIA, 1994; ARRATIA et al., 2004).

É consenso que a transgressão marinha eoalbiana tenha atingido o interior da região Nordeste do Brasil, entretanto, a reconstrução paleogeográfica neste intervalo de tempo é bastante controversa, já tendo sido levantadas hipóteses diversas sobre o sentido de ingresso marinha. Ainda há uma grande discussão sobre em que momento de fato se iniciou a conexão

efetiva entre as águas do Atlântico Sul e do Atlântico Norte/Central, havendo diferentes proposições e sendo um consenso que sua ocorrência foi durante o Cretáceo, mais especificamente no intervalo Aptiano – Albiano (125,0 – 99,6 Ma). Também é objeto de debate o entendimento da direção e do modo como ocorreu essa invasão marinha aptiana nas bacias continentais do Nordeste do Brasil (ARAI, 2014, 2016; ASSINE et al., 2016; FREITAS et al., 2017; VAREJÃO et al., 2016, VAREJÃO et al., 2019; RODRIGUES et al., 2020).

Houve uma grande transgressão marinha, levando à inundação de quase todas as bacias da margem continental brasileira, ocasionando na deposição de camadas de evaporitos em grande parte delas. Apesar de serem vários os dados na literatura indicando uma entrada marinha de sul para norte, acompanhando a abertura tectônica do Atlântico Sul (separando os continentes da África e América do Sul), outros dados demonstram que as águas que inundaram as bacias são advindas do norte, oriundas do mar de Tétis, atingindo as bacias do Nordeste brasileiro (Parnaíba, Araripe, Tucano e Sergipe–Alagoas) (ARAI, 2009; BRITO, 1997; MAISEY, 2000).

Contrariando uma ideia inicial de que a fauna da Bacia do Araripe seria endêmica e relacionada à abertura do Oceano Atlântico Sul, atualmente já se sabe que, na verdade, tal fauna relaciona-se ao Mar de Tétis. Tendo por base dados paleontológicos, diversos autores argumentaram que esta via marítima empírica poderia ter alcançado a Bacia do Araripe através da Bacia do Parnaíba (ARAI; LANA; PEDRÃO, 1994; BEURLIN, 1963, 1966), Bacia de Potiguar (MELO et al., 2020; VIANA, 1998), da Bacia de Sergipe-Alagoas (BEURLIN, 1971; BRITO, 1976; MABESOONE; TINOCO, 1973; RODRIGUES et al., 2020), ou através de uma entrada múltipla podendo incluir essas bacias juntas (ARAI, 2014, 2016; BERTHOU, 1990; MABESOONE; VIANA; LIMA FILHO, 1999; MOODY; MAISEY, 1994;), em todos os casos, apresentando uma influência tetiana. A conexão marinha com a Bacia do Araripe é evidenciada por conta da presença de espécies relacionadas com aquelas que ocorrem no Tétis ocidental, com o qual a Bacia do Araripe esteve conectada, provavelmente de modo intermitente, durante a transgressão marinha ocorrida no Aptiano e no Albiano (BRITO; YABUMOTO, 2011).

A presença de bivalves rudistas *Amphitriscoelus* encontrados pela primeira vez no Brasil, na Bacia do Araripe, também reforçam a ligação entre a fauna do Araripe com o Tétis caribenho, além de sua importância para a datação dos estratos subjacentes aos arenitos da Formação Exu. (MARTILL; BRITO; DONOVAN, 2021). Bivalves rudistas já haviam sido previamente relatadas em território brasileiro (FALKENHEIN; FRANKE; CAROZZI, 1981;

GRANIER; BERTHOU; POIGNANT, 1991), mas tratava-se de uma descrição equivocada, como apontado por Granier e Dias Brito (2015)

A Bacia do Araripe tem um papel importante nas reconstruções paleogeográficas tendo em vista sua localização central em relação à ingressão marinha tetiana (ASSINE et al., 2016; GOLDBERG et al., 2019), além de representar a amostra mais taxonomicamente diversa de peixes fósseis do Gondwana Ocidental, sendo considerada de interesse histórico e paleontológico (MAISEY, 2000). A formação e a evolução da Bacia do Araripe estão intimamente ligadas ao processo de rifteamento do Gondwana e à abertura do Oceano Atlântico Sul, eventos que influenciaram na forma e na estruturação das bacias interiores do Nordeste brasileiro (ASSINE, 2007; FAMBRINI et al., 2011). A Bacia do Araripe provavelmente apresentou conexões com as bacias marginais do Oceano Atlântico Central: com as bacias do Ceará e Potiguar, ou talvez com a Bacia do Parnaíba. A ictiofauna da Bacia do Araripe apresenta afinidade com as bacias sedimentares cretáceas do Parnaíba, e também com bacias situadas na Venezuela e na Colômbia (BRITO, 1997, LINDOSO et al., 2016; MOODY; MAISEY, 1994; SCHULTZE e STÖHR, 1996). Beurlen (1966), Mabesoone e Tinoco (1973) e Prado et al. (2015) defendem que a fauna de gastrópodes e equinóides encontrada na Bacia do Araripe indica a existência de uma conexão marinha durante Cretáceo Inferior entre o Araripe, a Bacia de Sergipe-Alagoas e a Bacia do Parnaíba, tendo transgressão marinha na Bacia do Araripe sido originada a partir da Bacia do Parnaíba.

A reconstituição paleogeográfica da Formação Santana ainda apresenta dúvidas, principalmente relacionadas à ocorrência e de influência marinha no intervalo Aptiano-Albiano e à forma como se deu tal influência. Teixeira et al. (2017) identificam a ocorrência de ao menos duas ingressões marinhas no período de deposição da Formação Romualdo, Bacia do Araripe. A primeira ingressão ocorreu em condições relativamente estáveis de deposição da matéria orgânica sedimentar, em contexto de mar raso epicontinental de caráter distal a intermediário, enquanto que a segunda ingressão apresenta tendência de deposição da matéria orgânica sedimentar em condições proximais, mas com elevada influência de componentes de origem marinha, indicando ambiente marinho costeiro transicional proximal-distal.

Beurlen (1971) relata a presença de fauna marinha na Formação Santana, na região de Araripina e Ipubi, com desaparecimento de fauna marinha na região de Exu-Crato-Barbalha. Buscando estabelecer uma relação paleogeográfica da Bacia do Araripe com as bacias no seu entorno, descarta relação com Recôncavo-Tucano ao sul, com Apodi, ao norte e com Sergipe-

Alagoas, à leste, restando uma ligação para oeste, com a Formação Codó, na Bacia do Paraíba, como possível rota de entrada para o mar epicontinental.

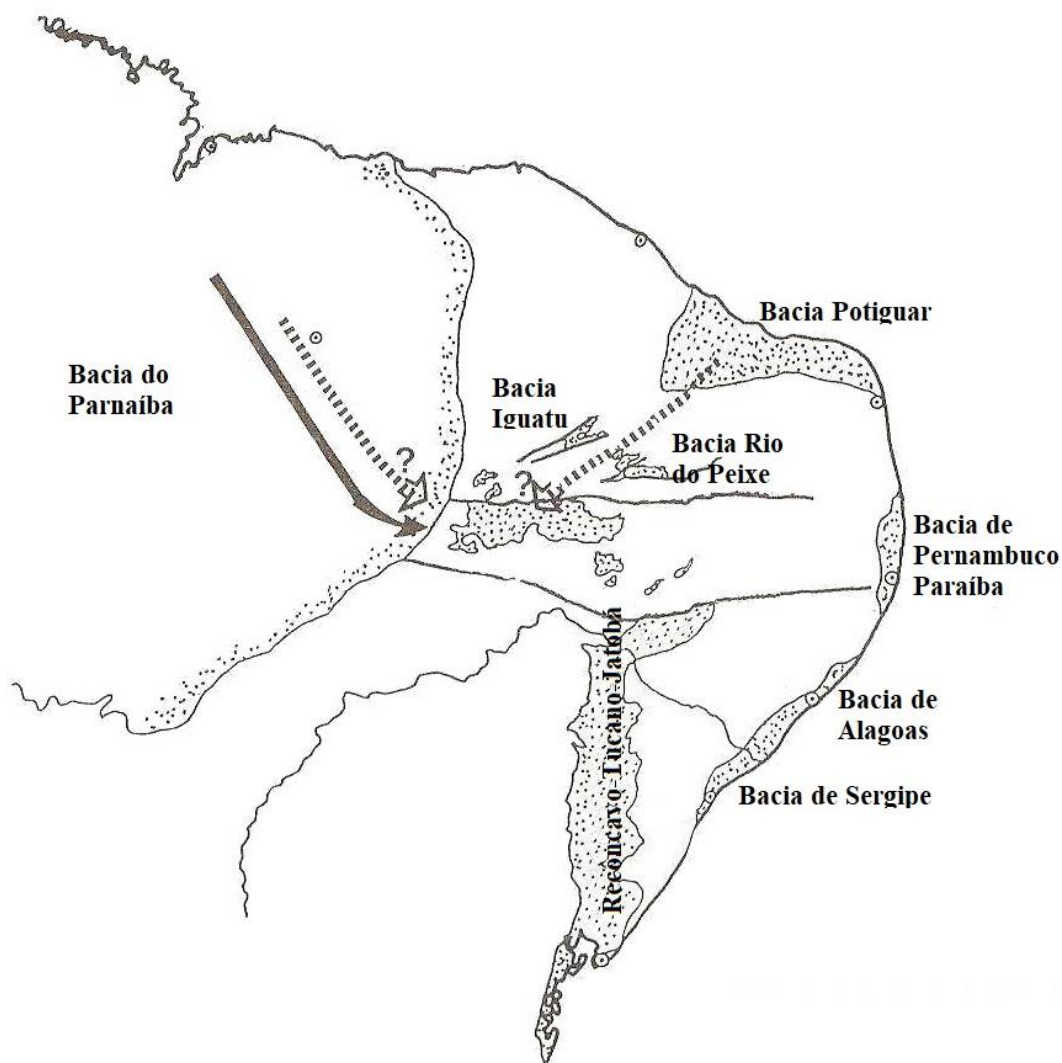
Assine (1992), em estudo acerca da Bacia do Araripe, fala que a sequência aptiano-albiana nesta bacia está representada pelas formações Barbalha e Santana e compreende um ciclo transgressivo-regressivo com ingresso marinha de curta duração como reflexo de subsidência térmica e de eventos eustáticos globais de elevação do nível do mar durante o Cretáceo. Assine (1994), analisando as paleocorrentes na Formação Barbalha, encontrou registros de paleofluxos similares aos observados por Rolim e Mabesoone (1982) na Formação Marizal (Bacia de Tucano): ambas apresentando paleocorrentes para sul. Por esse motivo, Assine (1994, 2007) considerou a Formação Marizal da Bacia de Tucano como uma unidade lito e cronologicamente correlata à Formação Barbalha, o que demonstraria que os eventos tectônicos da fase rifte não promoveram mudanças significativas na paleodrenagem continental, que a sul do Lineamento da Paraíba continuou a fluir em direção às bacias do Recôncavo-Tucano e, talvez, Sergipe-Alagoas, que apresenta sedimentos albianos marinhos. Uma vez que as paleocorrentes fluviais das formações Barbalha e Marizal teriam drenagem para sul/sudeste, o autor considera que a rota mais provável de ingresso seria indo de sul/sudeste para norte/nordeste, no sentido oposto ao da paleodrenagem continental.

Por conta da grande extensão lateral e da pequena espessura, as Camadas Batateira são consideradas um marco estratigráfico de importância regional na Bacia do Araripe, representando o registro da implantação do primeiro sistema lacustre na bacia caracterizado por condições de anoxia, o que fez com que ocorresse considerável preservação de matéria orgânica (ROLIM; MABESOONE, 1982). Hashimoto et al. (1987) afirmam, através de análise da razão entre isótopos estáveis de carbono que os valores encontrados indicam que as Camadas Batateira são fruto de um ambiente deposicional que continha água salgada. Por se tratar das primeiras evidências biológicas comprovadamente marinhas, indicariam as primeiras fases de um Atlântico equatorial primitivo na área, correspondendo à fase de transição Aptiano-Albiano. As paleocorrentes medidas na Formação Barbalha indicam paleofluxo com mergulho deposicional para SW, semelhantes ao que foi encontrado na Formação Marizal (ROLIM; MABESOONE, 1982).

Berthou (1990) acredita que o mar que chega na Camada Batateira pode ser proveniente do norte, mais precisamente, da Bacia Potiguar (Figura 37). O autor acreditava que a compreensão da estratigrafia e da evolução da Bacia do Araripe ainda apresenta problemas, mas que alguns eventos já estão bem estabelecidos à época, entre eles o deslocamento da Bacia do Araripe para oeste durante o Albiano e da Camada Batateira

durante o Aptiano Superior, coincidindo com o período de elevação eustática e permitindo os afluxos de água do mar no interior do continente.

Figura 37 – Prováveis direções de origem das influências marinhas na Bacia do Araripe no Aptiano Superior e no Albiano Médio e Superior



Direções de origem das influências marinhas:

→ **Albiano Médio e Superior**

---→ **Aptiano Superior**

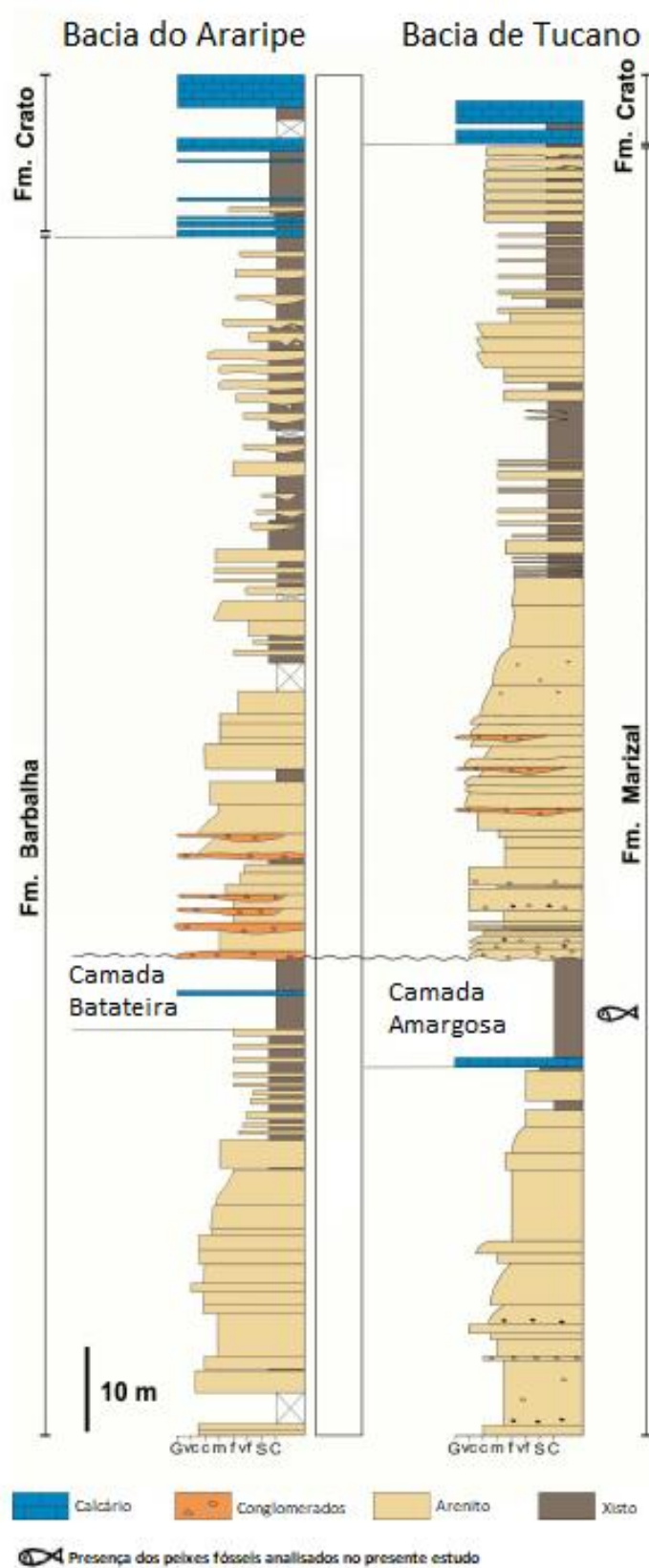
Fonte: BERTHOU, 1990.

Considerando que as paleocorrentes fluviais da Formação Barbalha, na qual estão contidas as Camadas Batateira (Bacia do Araripe), e da Formação Marizal (Bacia de Tucano) indicam paleodrenagem para sul-sudeste e que os rios correm para o mar, o caminho

comumente pensado como o mais natural para a ingressão seria no sentido oposto ao da paleodrenagem continental: de sul-sudeste para norte-noroeste. Assine (1994) sugere ainda que o mar teria ingressado na Bacia do Araripe através das áreas mais baixas, exatamente os vales fluviais, proveniente da Bacia de Sergipe-Alagoas onde os sedimentos albianos são marinhos.

Assine (2014) afirma que o registro aptiano encontrado na Bacia de Tucano se assemelha àquele encontrado na Bacia do Araripe (Figura 38). Relata-se a presença de arenitos fluviais recobertos por sucessão de materiais finos contendo calcários intercalados com folhelhos pretos. Este intervalo composto de forma mista por materiais carbonáticos e siliciclásticos corresponde à Camada Amargosa da Formação Marizal, na Bacia de Tucano, e à Camada Batateira da Formação Barbalha, na Bacia do Araripe, e mostra-se como fato convincente no estabelecimento de uma correlação do registro aptiano entre as duas bacias (DURVAL, 2017). Heimhofer e Hochuli (2010) corroboram com a idade aptiana para a Camada Batateira, bem como para a Formação Crato.

Figura 38 – Correlação do perfil estratigráfico da Bacia do Araripe e da Bacia de Tucano



Fonte: adaptada de VAREJÃO et al., 2016.

Uma palinozona Aptiana Inferior, marcada pela presença de *Sergipea variverrucata*, está presente na Camada Batateira, indo até, ao menos, a base do Membro Crato da Formação Santana (COIMBRA; ARAI; CARREÑO, 2002; PONS; BERTHOU; CAMPOS, 1990; PONS et al., 1996). Teixeira et al. (2017) também aponta a presença de *S. variverrucata* para a Formação Romualdo, Bacia do Araripe. O gênero *Sergipea* foi descrito em 1974 (REGALI; UESUGUI; SANTOS, 1974) e é representativo principalmente do Aptiano, tendo algumas ocorrências no Barremiano e no Albiano, não existindo dúvidas de que foi no espaço temporal correspondente à Palinozona *S. variverrucata* quando aconteceu a maior inundação aptiana, visto que tal biozona está presente em quase todas as bacias do Norte e Nordeste do Brasil (ARAI, 2001). Do ponto de vista bioestratigráfico, *S. variverrucata* é a espécie mais importante, estando relacionada ao Aptiano Superior (REGALI, 1987).

Durante o Aptiano/Albiano, as bacias do Nordeste brasileiro foram caracterizadas pela presença marcante de cistos de dinoflagelados pertencentes ao gênero *Subtilisphaera*, sendo *S. senegalensis* e *S. scabrata* as espécies mais comuns. O conhecimento a respeito da distribuição geográfica deste gênero sugere que ele seja endêmico das águas costeiras do Mar de Tétis, ocupando mares epicontinentais de baixa latitude. No Brasil, essa ecozona é conhecida exclusivamente em estratos que datam do Aptiano/Albiano, mas no Marrocos é sabida a sua ocorrência no intervalo Hauteriviano/Albiano (ARAI et al., 2000).

O entendimento dos *blooms*, fenômenos de proliferação muito rápida de organismos planctônicos fotossintetizantes, contribui para a análise de informações para correlações estratigráficas e também auxiliam na compreensão de processos paleoceanográficos (ARAI, 2007). O *bloom* de *Subtilisphaera* foi descrito inicialmente na Bacia do Ceará, recebendo o nome de “Ecozona *Subtilisphaera* spp.”, também conhecida como Ecozona P-270 (REGALI, 1989). Já se sabe que se tratava de um *bloom* de extensão intercontinental e no Brasil está associado a paleoambientes transicionais, que ocorreram amplamente durante a transgressão aptiana (ARAI, 1999, 2000; ARAI; LANA; PEDRÃO, 1994). A Ecozona se encontra distribuída pelo Atlântico Norte, estando presente em mares epicontinentais da zona tropical (ARAI; LANA; PEDRÃO, 1994). Recentemente foi descoberta a presença de uma assembleia monoespecífica de *Subtilisphaera* na Bacia do Espírito Santo, representando sua ocorrência mais ao sul conhecida até hoje nas bacias sedimentares marginais brasileiras (MICHELS et al., 2018).

A ocorrência da Ecozona de *Subtilisphaera* é diácrona no mundo, mas no Brasil só é encontrada no Aptiano. Sua distribuição geográfica indica uma natureza tetiana da ecozona. Sua presença é menos acentuada nas bacias Potiguar e Sergipe, o que sugere a existência de

uma rota de ingressão marinha via bacias de São Luís, Parnaíba e Araripe, onde a presença da ecozona é mais marcante (ARAI, 2009, 2014; ARAI; LANA; PEDRÃO, 1994). Antonioli (2001) relata a ocorrência da Ecozona *Subtilisphaera* na Bacia do Parnaíba, o que corrobora com a hipótese da entrada do mar na Bacia do Araripe, via bacias de São Luís e Parnaíba (ANTONIOLI; ARAI, 2002). Já a ocorrência mais antiga da Ecozona data do Aptiano Inferior e foi encontrada na Bacia de Almada (PEDRÃO; LANA, 2000). Regali (2001) relata a presença de dinoflagelados semelhantes ao gênero *Subtilisphaera* em uma amostra de superfície da Formação Marizal, localizada na parte sudeste da Bacia de Tucano. Regali (2001) afirma se tratar de um ambiente de sedimentação marinho marginal, datado como Neoaptiano, zona palinológica P-270, subzona P-270.2 (Figura 39). A Ecozona *Subtilisphaera* é encontrada ainda em outros países, estando presente em bacias sedimentares no Marrocos (BELOW, 1981), no Senegal (JAIN; MILLEPIED, 1975) e na Venezuela (COLMENARES, 1994).

Figura 39 – Carta cronoestratigráfica segundo Arai et al. (1989) para os andares locais e Gradstein et al. (1995) para os da coluna padrão

TEMPO (Ma)	PERÍODO	ANDARES	ANDARES (BRASIL)	BIOESTRATIGRAFIA		
				PÓLENS	OSTRACODES	
110	EOCRETÁCEO	ALBIANO		P360		
				P355		
				P330		
				P320		
				P280		
		APTIANO	ALAGOAS	P270	011	
				P260		
				P250		
				P240		
				P230		
120		BARREMIANO	JIQUIÁ	P220	010	
				P180	009	
		BURACICA			008	
					007	
		ARATU			006	
					005	
		HAUTERIVIANO			5	
					4	
				P140	004	3
						2
130	VALANGINIANO			1		
				2		
	BERRIASIANO			1		
				2		
				1		
				2		
				1		
				2		
				1		
				2		
140	JURÁSSICO	TITONIANO	DOM JOÃO		ESTÉRIL	
					001	

Fonte: adaptada de BUENO, 2004.

Arai e Assine (2020) e Melo et al. (2020) enfatizam a importância da determinação da idade da Formação Romualdo no estabelecimento de correlações cronoestratigráficas com as sequências sedimentares das bacias marginais do leste brasileiro, que foram formadas durante o início da abertura do Oceano Atlântico Sul, tendo assim um papel importante na compreensão da paleogeografia de Gondwana. Saber que a Formação Romualdo data do final do Aptiano corrobora com a existência de uma relação cronoestratigráfica desta com as sequências pós-evaporíticas de carbonato marinho das bacias marginais. A entrada da água do mar nas bacias provocou inundações que atingiram também interior do continente, formando um mar epicontinental significativo (ARAI; ASSINE, 2020; MELO et al., 2020).

Varejão, em 2016, de forma semelhante à Assine (1994), afirma que as paleocorrentes fluviais da Bacia do Tucano Norte, juntamente com as paleocorrentes fluviais das bacias do Tucano Central, Jatobá e Araripe (Formação Barbalha), indicariam a ocorrência de uma paleodrenagem continental formada por rios indo de norte para sul, ou seja, da Bacia do Araripe em direção à Bacia do Recôncavo (e passando pela Bacia de Tucano), em vales provavelmente originados a partir da subsidência associada à reativação de falhas de fase rifte na Bacia do Tucano. Araripe e Tucano fariam parte de um mesmo sistema de paleodrenagem fluvial fluindo para sul, onde o proto Oceano Atlântico Sul estava localizado. Neste contexto proposto pelo autor, as ingressões marinhas teriam ocorrido de sul para norte, utilizando a rota formada pelos rios, mas em sentido oposto, indo em direção à Bacia do Araripe, originando os xistos marinhos da Formação Romualdo. Em relação à presença de fauna tipicamente tetiana na Bacia de Tucano, o autor acredita na existência de uma conexão de águas superficiais entre o Oceano Atlântico Central e o Oceano Atlântico Sul através do Atlântico Equatorial, ou seja, teria ocorrido uma conexão entre as águas do Atlântico Sul e as águas oriundas do Mar de Tétis (BENGTSON et al., 2007).

Outras publicações de diferentes autores seguem a mesma linha de pensamento: Custódio (2017) afirma que os dados sobre a arquitetura estratigráfica da unidade e paleocorrentes, em conjunto com dados geológicos e paleontológicos disponíveis, sustentam que o mar atingiu a Bacia do Araripe vindo de sul, subindo pelos vales fluviais que drenavam para sul e que uma das primeiras consequências da evolução do Atlântico Sul foi uma transgressão marinha em escala regional ocorrida no interior do Nordeste do Brasil. Custódio (2017) retrata a existência de um debate que diz respeito ao caminho da ingressão marinha no Nordeste brasileiro, citando diversos trabalhos que falam sobre a conexão da Bacia do Araripe com bacias circundantes e o Mar de Tétis e afirma que, em sua maioria, negligenciaram a estratigrafia e a geometria dos depósitos, baseando-se principalmente em dados paleontológicos. É destacada ainda, ao final do trabalho, a necessidade de novos estudos da paleogeografia deposicional das bacias interiores do Nordeste do Brasil, sob aspecto do entendimento da transgressão marinha e da sucessão estratigráfica e variações espaciais de seus sistemas deposicionais. Custódio et al., (2017) e Rodrigues et al. (2020), da mesma maneira, acreditam se tratar de uma ingressão marinha atingindo a Bacia do Araripe de sul para norte, provavelmente a partir de uma rota que se desenvolveu na área da Bacia Recôncavo-Tucano (RODRIGUES et al., 2020).

Entretanto, diferentemente do que é tradicionalmente descrito na reconstrução paleogeográfica tendo por base a configuração das placas tectônicas, a entrada de água do mar

do Mesozoico nas bacias da margem continental brasileira (BCMBs) ocorre inicialmente com a incursão de águas vindas do hemisfério norte, mais especificamente, oriundas do mar de Tétis (Atlântico Central), conforme abordado por diversos autores. Foi graças à grande transgressão aptiana que ocorreu a entrada intermitente das águas do Atlântico Central, ocasionando a deposição de camadas com influência marinha em grande parte das bacias, tanto marginais quanto no interior do continente (ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 1997, 2010; ARAI, 2009, 2014, 2016; BERTHOU, 1990; BRITO et al., 2008; BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008; MABESOONE; TINOCO, 1973; MAISEY, 2000; MARTILL, 1993; MELO et al., 2020; MOODY; MAISEY, 1994), responsável pela deposição evaporítica do Andar Alagoas, comparável, grosso modo, ao Aptiano. Tal transgressão marinha apresentou tamanha extensão que foi suficiente para levar à produção de evaporitos mesmo nas bacias situadas no interior do continente: Formação Codó (Bacia do Parnaíba), Membro Ipubi da Formação Santana (Bacia do Araripe) (ARAI, 2014).

Até o início da década de 1990 acreditava-se que as bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá teriam tido uma evolução conectadas desde seu início, integrando um ramo abortado da ruptura sul-atlântica (PONTE et al., 1978). De acordo com o modelo tradicional, teria ocorrido um avanço progressivo do Atlântico Sul de sul para norte. Essa ideia foi induzida, erroneamente, pelo fato de a abertura tectônica do Atlântico Sul ter ocorrido deste modo (de sul para norte). Contudo, essa ideia deve ser desconstruída tendo em vista que a fauna marinha encontrada na maioria das bacias da margem continental brasileira data do Aptiano/Albiano, indicando sua origem tetiana (ARAI, 2014).

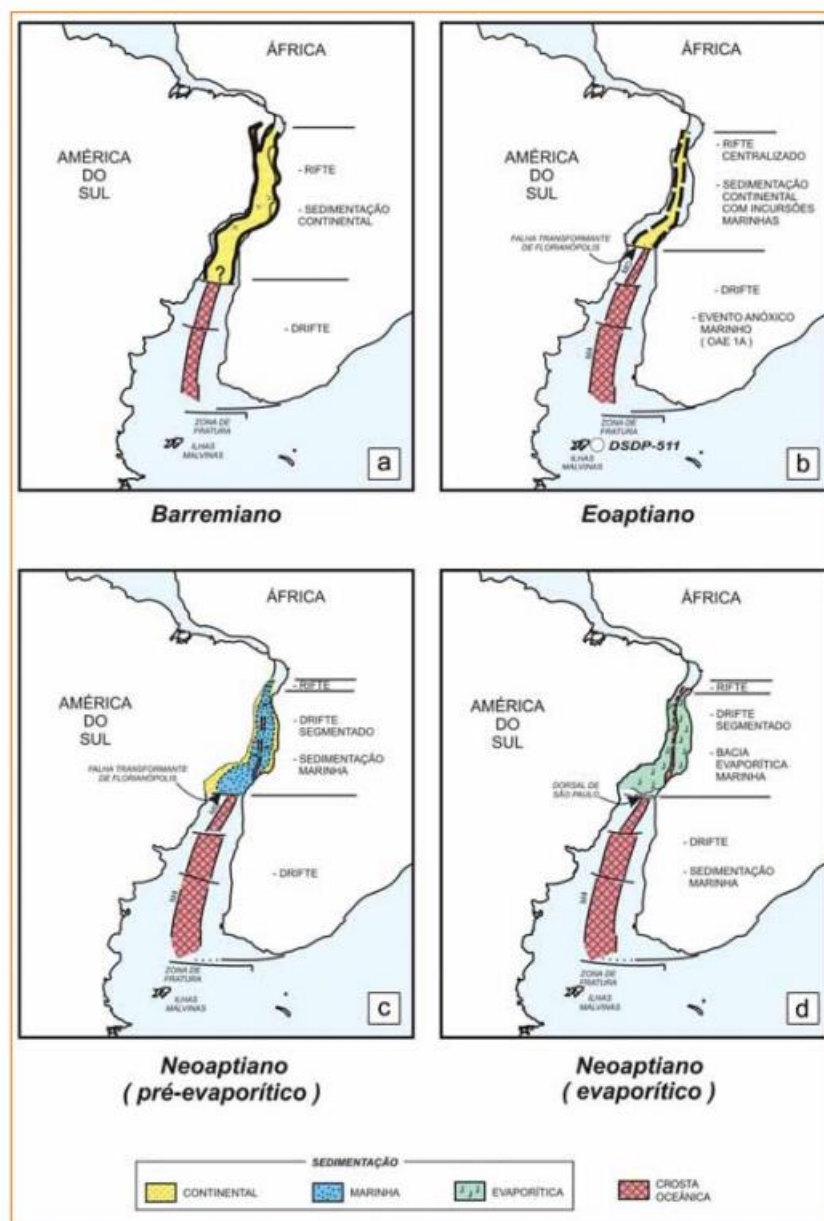
Brito (1997) e Maisey (2000) já apontavam que durante o Aptiano e o Albiano a América do Sul encontrava-se sob influência de eventos transgressivos, quando o mar epicontinental aparentemente ia da região do Tétis Caribenho para o sul, atingindo diversas bacias do Nordeste brasileiro: Parnaíba, Araripe, Tucano e Sergipe-Alagoas.

Dias-Brito (2000) em seu estudo analisa pitonélideos, organismos tethyanos oportunistas que floresciam em águas superficiais quentes, salinas e ricas em CaCO_3 de mares epicontinentais e marginais, sendo ferramentas paleoceanográficas úteis na identificação ecossistemas carbonáticos pelágicos tethyanos do Cretáceo. O autor afirma que a presença notável de pitonélideos ao longo das margens do Brasil e da África Ocidental durante o Albiano, junto a outros elementos bióticos tipicamente tethyanos, indica que ao longo deste período o norte do Atlântico Sul era um braço longo e estreito do Mar de Tétis.

Ainda que modelos tectônicos indiquem que a abertura do Oceano Atlântico Sul começou de sul para norte (HEINE et al., 2013), estudos eustáticos demonstram que o nível

do mar passou por um período de variação, permanecendo em níveis mais altos do que os atuais durante o Cretáceo, sofrendo uma variação entre 25m e 75m entre o Aptiano e o início do Albiano (HAQ, 2014). Arai (2009) afirma que as ingressões e transgressões marinhas não necessariamente estarão ligadas à separação entre continentes (Figura 40). A conexão marinha pode se formar em locais diferentes daquele onde está acontecendo o processo tectônico. O que de fato é necessário para a formação dessas conexões é a subida eustática e a presença de terra emersa sem relevo acentuado. As águas do Tétis chegaram às bacias por via marítima existente no que hoje corresponde ao Nordeste brasileiro, com o caminho mais provável passando pelas bacias de São Luís, Parnaíba, Araripe, Tucano e Sergipe, permitindo o ingresso das águas nas bacias do leste e do sudeste brasileiros. A sedimentação marinha durante o Aptiano sofreu influência das águas do mar de Tétis em todas as bacias da margem continental brasileira, exceto na Bacia de Pelotas, separada das demais pela barreira formada pelo alinhamento Dorsal de São Paulo – Alto de Florianópolis. Nesse momento, na Bacia de Pelotas já havia um ambiente francamente marinho (ARAI, 2014; ARAI; MASURE; LEMOS, 2006).

Figura 40 – Modelo paleogeográfico clássico do Atlântico Sul no Barremiano-Aptiano

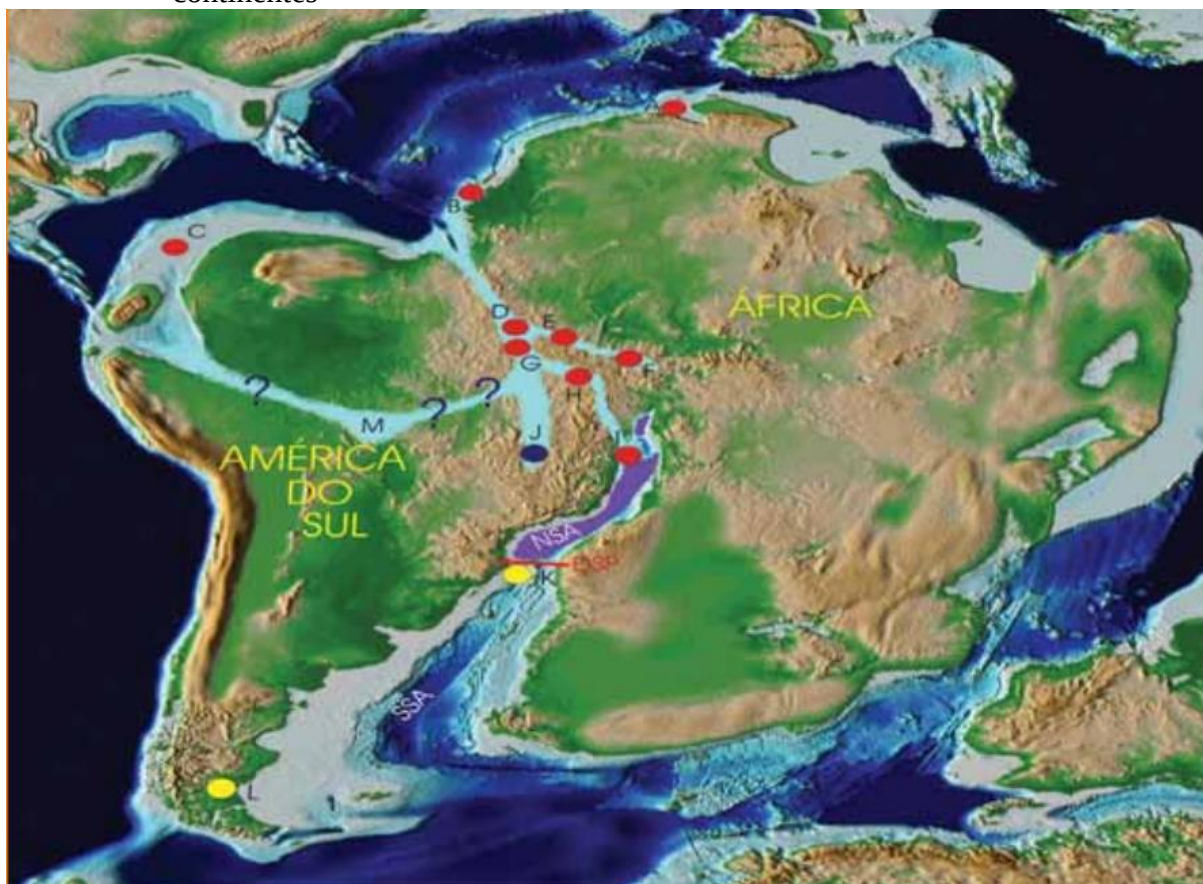


Fonte: DIAS, 2005.

Arai, Masure e Lemos (2006) afirmam que a semelhança encontrada entre a composição de dinoflagelados presente nas bacias brasileiras ao norte do Alto de Florianópolis e as bacias do noroeste da África no final do Aptiano também é um indicativo de que as águas que originaram os evaporitos aptianos de tais bacias brasileiras advêm do Mar de Tétis (Atlântico Norte/Central). Por outro lado, ao sul do Alto de Florianópolis já havia livre circulação oceânica, o que possibilitou a chegada de palinórfos marinhos austrais na Bacia de Pelotas já no início do Aptiano.

Arai (2014) acredita que a sedimentação marinha aptiana nas bacias continentais e marginais do Brasil se deu sob influência tetiana, exceto na Bacia de Pelotas, a qual estava separada por conta da barreira formada pelo microcontinente do Rio Grande. A presença da Ecozona Subtilisphaera nas bacias interiores do Nordeste brasileiro é um dos melhores argumentos para reforçar a existência de afinidade tetiana, a qual é constatada pela sua distribuição geográfica (Figura 41). Sua presença é menos marcante na Bacia de Potiguar, indicando que provavelmente a rota principal de entrada do mar se deu via bacias de São Luís, Parnaíba e Araripe. As águas do Tétis teriam atingido as bacias continentais do Nordeste brasileiro, deixando registros na Formação Codó (Bacia de São Luís e Bacia do Parnaíba), na Formação Santana (Bacia do Araripe), na Formação Marizal (Bacia de Tucano), na Formação Riachuelo (Bacia de Sergipe) e na Formação Algodões (Bacia de Camamu). Com base na presença de fósseis marinhos na Formação Areado (Bacia do São Francisco), o autor acredita que a extensão total da transgressão marinha em direção ao interior do continente possa ser bem maior do que a tradicionalmente concebida.

Figura 41 – Mapa evidenciando a presença do mar epicontinental durante a separação dos continentes



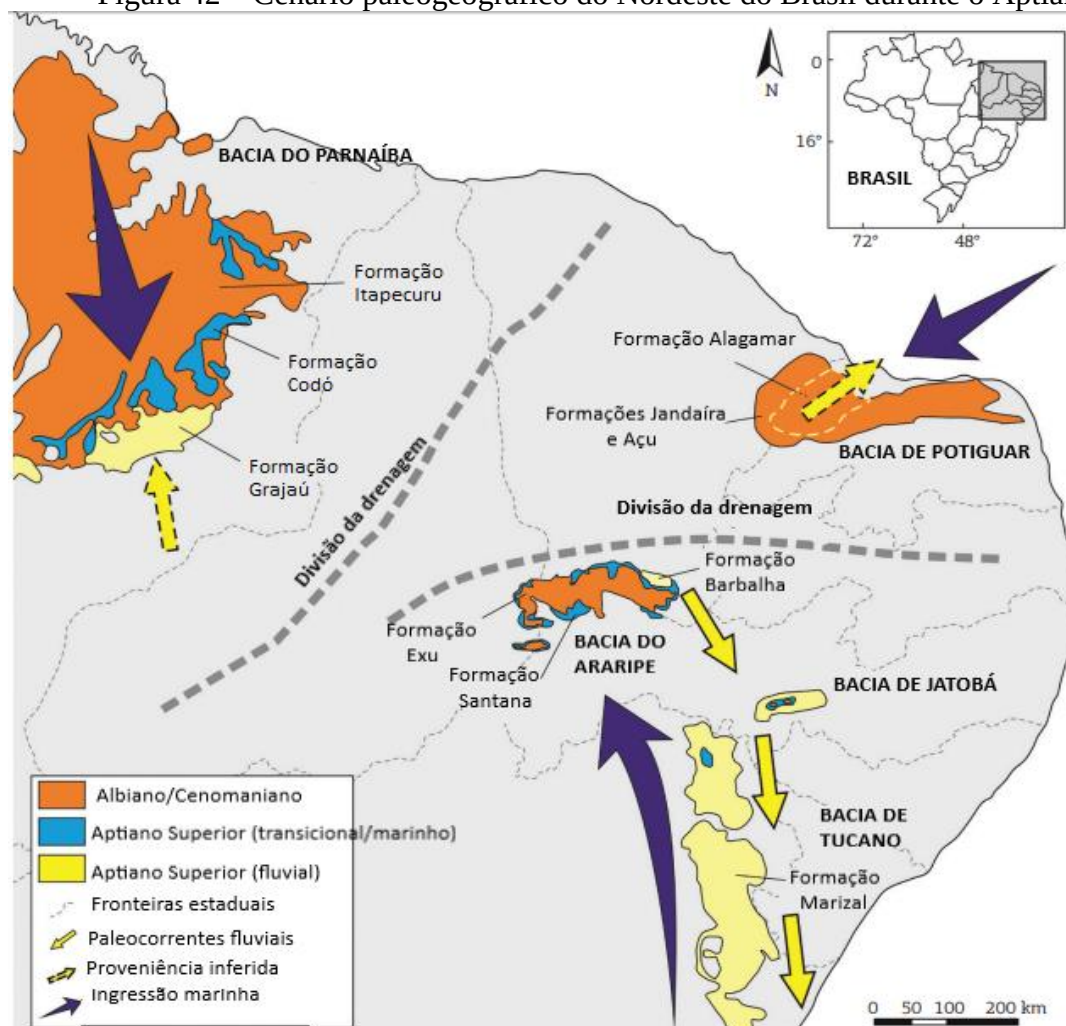
Legenda: o mapa mostra o extremo Nordeste do Brasil ainda ligado à África, mas com as águas do Atlântico Central alcançando o Atlântico Sul setentrional (NSA), através da rota do mar epicontinental que interligava as bacias de São Luís (D), Parnaíba (G), Araripe (H) e Almada (I). Os locais de ocorrência de Ecozona Subtilisphaera estão indicados em vermelho, sugerindo influência tetiana, e em amarelos estão representados os registros de microfiteofloras tipicamente austrais.

Fonte: ARAI, 2009.

Assine et al. (2016) comentam o trabalho de Arai (2014) afirmando que as rotas marítimas descritas em seu modelo não podem ser consideradas como caminhos precisos de ingresso ao interior do Brasil durante o Aptiano / Albiano. São citados dados de paleocorrentes medidos a partir de afloramentos distintos em depósitos fluviais aptianos que indicam um paleofluxo em direção ao sul e sudeste, o que sugeriria que a transgressão marinha teria seguido para o continente por meio dos vales fluviais, indo da bacia do Recôncavo-Tucano em direção às bacias do norte e noroeste (ASSINE, 1994). Assine et al. (2016) acreditam que Arai (2014) baseou-se unicamente na presença da Ecozona *Subtilisphaera* para indicar uma afinidade tetiana, sendo as demais espécies observadas tipicamente marinhas, mas não necessariamente oriundas do Mar de Tétis. A influência faunística vinda do norte parece plausível, mas, de acordo com os autores, mais dados seriam necessários para compreender de que forma as conexões marinhas se deram.

O modelo proposto por Arai (2014) sugere uma via marítima conectando a costa noroeste da América do Sul às bacias do Parnaíba e do São Francisco através da Bacia do Parecis. Assine et al. (2016) argumentam que os depósitos do Cretáceo Inferior da Bacia do Parecis são continentais, descartando essa via para a conexão marítima (ASSINE et al., 2016; BAHIA et al., 2016). Além disso, a estrutura da arquitetura estratigráfica indicaria a existência de um divisor de águas entre as bacias do Araripe e do Parnaíba e a existência de uma paleodrenagem distinta na Bacia de Potiguar, o que sugeriria um contexto paleogeográfico no qual as bacias do Parnaíba e Potiguar estariam separadas entre si e também do sistema composto pelas bacias do Araripe, Tucano e Jatobá, constituindo três paleodrenagens distintas no Nordeste brasileiro, onde os autores estimam uma ingressão marinha a montante ao longo dos vales fluviais, ocorrendo em três direções distintas (Figura 42).

Figura 42 – Cenário paleogeográfico do Nordeste do Brasil durante o Aptiano



Nota: a imagem é baseada em paleocorrentes de depósitos fluviais, bem como na arquitetura de associações de fácies de unidades estratigráficas. As divisões de drenagem e a provável trajetória de ingresso marinho rio acima ao longo dos vales fluviais é baseada em ASSINE, 1994.

Fonte: adaptada de ASSINE et al., 2016.

Arai (2016), em resposta ao trabalho de Assine et al. (2016), afirma que é necessário aceitar dados paleontológicos, mesmo que pareçam controversos, e buscar uma explicação que seja compatível com estes dados, pois modelos geológicos que desconsideram evidências paleontológicas têm grandes chances de cometer equívocos. Assim sendo, já propõe inicialmente que se rejeite a proposta de Assine et al. (2016) de que existiria uma separação na drenagem entre as bacias do Araripe e do Parnaíba durante o momento de deposição das formações Codó (Bacia do Parnaíba) e Santana (Bacia do Araripe), uma vez que há grande semelhança entre o conteúdo fóssil das duas formações em questão, o que não aconteceria caso existisse de fato uma separação entre as bacias nas quais se encontram.

Sobre o caminho de entrada do mar no continente, Arai (2016) comenta que Assine et al. (2016) baseiam-se unicamente em dados de paleocorrentes, os quais indicariam o fluxo de águas fluviais para sul e sudeste durante o Aptiano, quando, na verdade, as estratificações cruzadas analisadas indicam paleocorrentes originadas pela alta da maré, ou seja, são indicadores da transgressão marinha. Pela lógica, um mar regressivo segue uma via de modo a se afasta da bacia sedimentar pelo mesmo vale antes ocupado pelo mar durante um evento transgressivo e as evidências são claras em relação ao mar interior que regrediu pelas bacias do Parnaíba e de São Luís. Uma direção de mar noroeste-sudeste vem sendo corroborada pela descoberta de fósseis na região do Brejo muito semelhantes aos encontrados no Membro Romualdo (ARAI, 2016; LINDOSO, 2012).

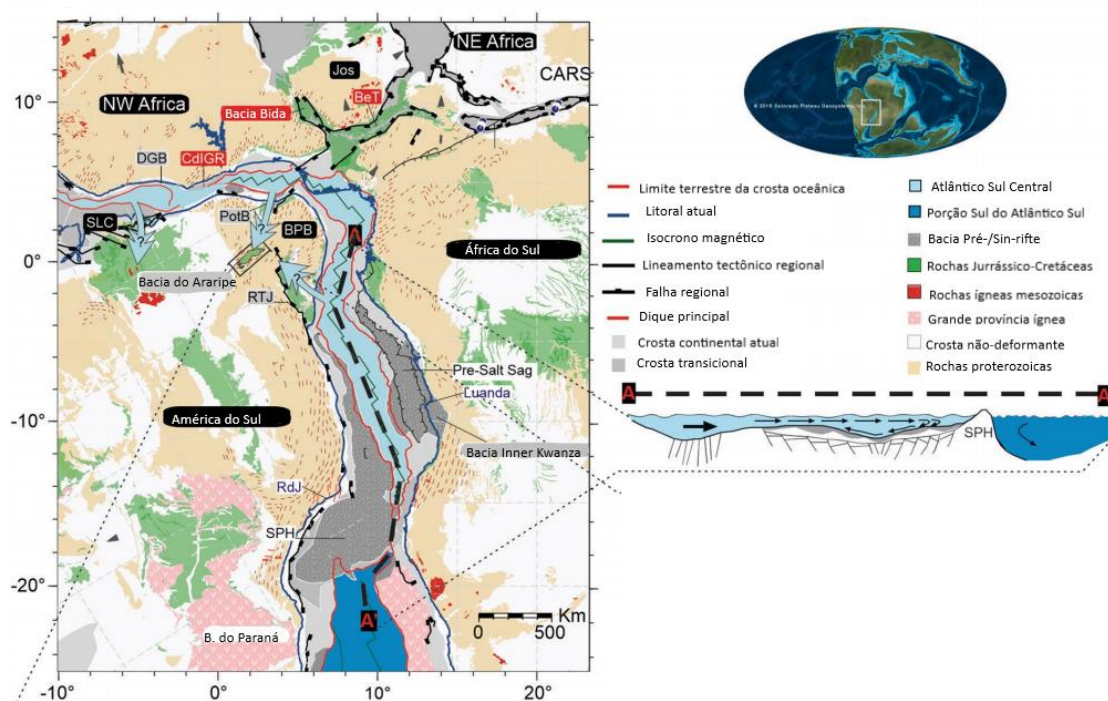
A Formação Rio Batateiras e a Formação Marizal foram depositadas no início da transgressão marinha, ou seja, não se trata de um sistema fluvial típico. Desta forma, trata-se de uma representação de sedimentos costeiros depositados sob um regime transgressivo. Além disso, a rota marítima que surge no Nordeste brasileiro durante o Aptiano não foi uma consequência direta da separação dos continentes e, portanto, não tem relação direta com a abertura do Atlântico Sul (ARAI, 2016).

Amaral et al. (2019), com base na ocorrência de gonorynchiformes tethyanos e na composição da assembléia fóssil associada às bacias brasileiras relacionadas à fase de rifte durante o período de tempo compreendendo o final do Barremiano e o final do Aptiano, argumentam sobre a existência prévia de sistemas de drenagem que se mantinham interconectados e que, provavelmente, se davam de modo intermitente. Essas drenagens existiram pelo menos desde o final do Barremiano e teriam permitido a expansão da área de distribuição de vários táxons, que se deslocavam entre as bacias marginais e as bacias internas do rifte em um momento que seria anterior às transgressões marinhas observadas no Albiano Inferior.

Melo et al. (2020) realizaram um estudo integrado de foraminíferos, ostracodes e outros dados de microfósseis da Formação Romualdo (Bacia do Araripe) e afirmam que a Formação Ipubi, evaporítica, e o conteúdo fóssil de origem marinha da Formação Romualdo evidenciam a transgressão marinha aptiana na Bacia do Araripe, estabelecendo comunicação com o Oceano Atlântico Central, o que pode estar associado ao aumento do nível do mar a nível global reportado para a época (ARAI, 2009; HAQ, 2014; KOUTSOUKOS, 1992, 2007; KOUTSOUKOS et al., 1991). De acordo com os autores, o Andar Alagoas local pode ser considerado como restrito ao Aptiano e as assembleias de foraminíferos demonstram afinidades tetianas, o que corrobora com a ocorrência de uma rota marinha chegando à Bacia do Araripe vindo do Atlântico Sul Equatorial (chamado de Atlântico Central por Arai), tendo origem na água do mar do Norte (MELO et al., 2020).

Melo et al. (2020) comentam também as afirmações de Assine et al. (2016), explicando que o arcabouço estrutural da Bacia do Araripe se trata de um gráben invertido (MARQUES et al., 2014) e que, por esse motivo, as paleocorrentes mencionadas podem ter sido alteradas de suas orientações originais, fazendo com que as interpretações em relação às direções de fluxo durante o Cretáceo com base em tais paleocorrentes precisem ser reavaliadas. Em seguida, os autores afirmam que há diferenciação paleobiogeográfica na associação de microfósseis aptianos do Atlântico Sul, sendo resultado da presença de uma barreira física, a qual impedia a livre circulação e o contato entre as águas do Atlântico Sul e Atlântico Central ao Equatorial, ou seja, inviabilizando que a entrada de mar presente no Aptiano das bacias interiores do Nordeste brasileiro fossem originadas do Atlântico Sul (Figura 43) (ARAI, 2009; MELO et al., 2020).

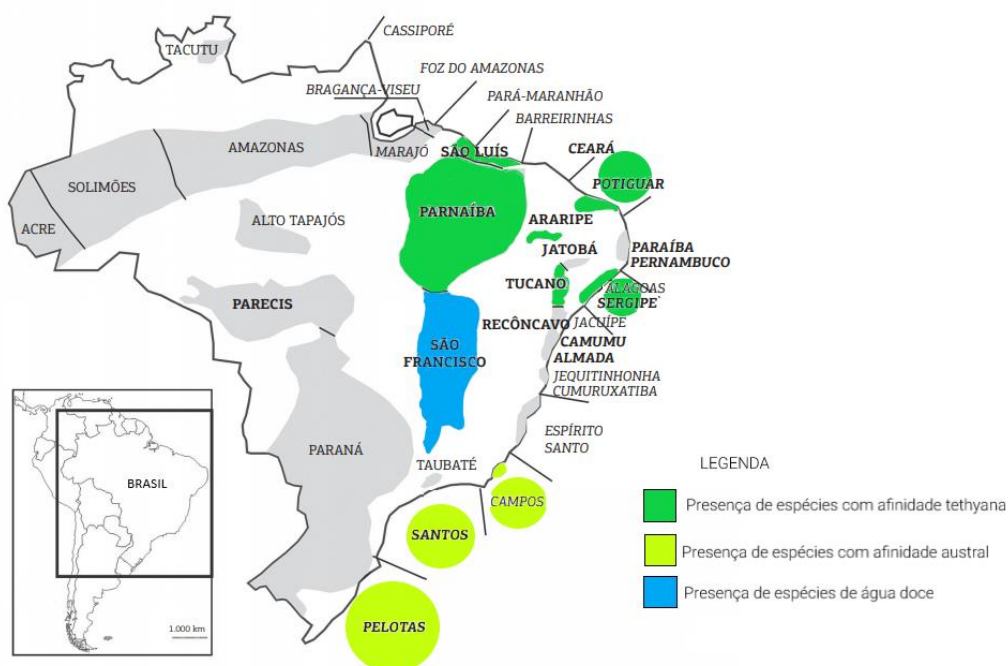
Figura 43 – Mapa paleogeográfico da América do Sul e África durante a separação do Gondwana no Aptiano Superior (~ 113 Ma)



Fonte: adaptada de MELO et al., 2020.

O mapa abaixo (Figura 44), elaborado com base em dados da literatura, ressalta dentre todas as bacias sedimentares brasileiras aquelas nas quais se verifica a presença de paleoictiofauna aptiana, sendo estas destacadas com o uso de cores. Dentre elas, foi estabelecida uma separação dentre aquelas nas quais são encontradas espécies com afinidade com o Mar de Tétis e aquelas com afinidade austral, ficando visível a diferente influência marinha sofrida pelas bacias situadas no Nordeste e no Sul do país. Não há qualquer registro de presença de espécies com afinidade austral nas bacias sedimentares do Nordeste brasileiro, as quais apresentam afinidade com espécies oriundas do Mar de Tétis. Tal análise corrobora com os dados anteriormente citados.

Figura 44 – Mapa das bacias sedimentares brasileiras



Legenda: representadas em cores estão as bacias sedimentares com representação de ictiofauna aptiana.

Fonte: adaptada de ARAI, 2014.

Durante o Cretáceo Inferior, principalmente durante o Aptiano e Albiano, as bacias continentais do Nordeste brasileiro estiveram conectadas de forma intermitente ao oceano, o que está relacionado aos eventos de transgressão marinha onde os caminhos marinhos epicontinentais se estendiam do Tétis caribenho até o sul. Tais conexões marinhas ocorreram de forma pontual, de modo que propiciaram a ocorrência de faunas localmente distintas. A Formação Marizal data do Aptiano, informação baseada em palinomorfos, peixes e ostrácodes (ALMEIDA FILHO et al., 2002; ALVARADO-ORTEGA e BRITO, 2010; BRITO, 1979; BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008;). Acredita-se tratar de um depósito de ambiente lagunar, provavelmente de água salobra em função das conexões intermitentes com a água do mar (ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2010).

Outro aspecto importante a ser destacado é que parece ser precipitado tratar a formação dos mares epicontinentais e a entrada do mar no continente como um mesmo evento transgressivo. Tanto a Formação Marizal quanto o Crato parecem ser parte de uma sequência de depósitos com influência marinha. No entanto, a Formação Marizal representa um depósito lagunar único, que foi formado sob influência marinha sobre toda a Bacia do Tucano, enquanto que a Formação Crato foi depositada durante apenas uma das várias transgressões

marinhas registradas na Bacia do Araripe (GOLDBERG et al., 2019; MARTILL, 1993). À exceção de *Victifer longirostris*, todas as espécies da ictiofauna de Tucano se diferenciam das espécies do Araripe a nível de gênero. Comparando então a ictiofauna das Formações Crato e Santana, ambas da Bacia do Araripe, encontramos diversas espécies em comum, tais como: *Araripelepidotes temnurus*, *Cladocycclus gardneri*, *Santanichthys diasii* e *Axelrodichthys araripensis* (BRITO et al. 2005).

Já se analisarmos as ictiofaunas das formações Marizal e Crato não há nenhuma espécie em comum, o que indica possivelmente que uma maior diferença entre estas duas faunas esteja relacionada à diferentes momentos de deposição (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008). Sabendo que o Crato está representado tanto na Bacia do Araripe quanto na Bacia de Tucano, como já foi indicado por alguns autores em perfis estratigráficos (VAREJÃO et al., 2019), a fauna encontrada na Formação Marizal da Bacia de Tucano parece ter sido originada a partir de uma entrada de mar anterior à entrada de mar que está representada no Crato, tendo em vista a disposição estratigráfica de tais formações.

CONCLUSÕES

O presente trabalho teve como objetivo revisar a validade das espécies de Actinopterygii encontradas no Cretáceo Inferior da Formação Marizal, Bacia de Tucano, apresentando uma diagnose emendada para cada espécie e uma nova interpretação paleoambiental, comparando a ictiofauna analisada com outras ictiofaunas da parte oeste do Gondwana. Através dos estudos realizados e da análise de estudos prévios foi possível concluir, que:

- a) a Camada Amargosa da Formação Marizal foi depositada a partir da sedimentação ocorrida em uma lagoa que apresentava profundidade variável, provavelmente relacionada a questões sazonais. Em certos níveis, os espécimes encontrados ultrapassam um metro de comprimento total, por outro lado, diversos níveis apresentam exclusivamente alevinos e juvenis, o que evidencia uma área de berçário, provavelmente associado à região marginal da mesma;
- b) a presença de níveis com grande concentração de conchostráceos, associados a restos de plantas, bem como a predominância de alevinos e peixes juvenis em intervalos diferentes dentro da Camada Amargosa, sugerem um ambiente lacustre predominantemente de água doce;
- c) a composição ictiofaunística da Formação Marizal na Bacia de Tucano, apresentando *Placidichthys*, *Vinctifer*, *Ogunichthys*, *Clupavus* e um *Vidalamiinae*, além de *Nanaichthys* e *Britoichthys*, sugere uma idade Aptiana;
- d) durante o Aptiano, a região que hoje é representada pelo Nordeste brasileiro recebeu uma série de influxos marinhos. A diferença específica da fauna da Formação Marizal em relação a outras bacias do Nordeste do Brasil e do oeste do Gondwana evidencia um padrão de endemismo, demonstrando que, muito provavelmente, a fauna encontrada na Formação Marizal da Bacia de Tucano originou-se a partir de uma entrada de mar anterior à entrada de mar que está representada em outras formações também de idade aptiana, como a Formação Santana, tendo em vista a disposição estratigráfica de tais formações;

- e) foram descritas aqui, pela primeira vez, escamas e uma vértebra atribuídas à família de Amiidae. Algumas características anatômicas, como a forma do centro vertebral e a ausência de parapófise, bem como a morfologia das escamas, confirmam que esse material pertence aos Vidalamiinae. Este peixe amiídeo é, até o momento, o maior peixe da biota da Formação Marizal, atingindo aproximadamente 1400 mm de comprimento. Este táxon foi provavelmente um dos maiores predadores da Lagoa Amargosa. Durante o Cretáceo Inferior (Médio), os Vidalamiinae parecem ter sido de hábito marinho ou de água salobra;
- f) a análise da paleoictiofauna, e a presença de algumas espécies como *Vinctifer longirostris*, *Nanaichthys longipinnus* e Vidalamiinae corrobora uma influência tetiana na Formação Marizal. A ausência de representantes desses táxons em águas austrais contradiz qualquer possibilidade de dispersão a partir do Oceano Atlântico Sul via Bacia do Recôncavo. Um excelente argumento para essa origem tetiana pode ser exemplificado pela presença de *Vinctifer* no Tétis ocidental durante o Jurássico Superior. Sua distribuição temporal e geográfica nas várias bacias brasileiras, bem como sua ausência nas águas austrais desafiam qualquer possibilidade de dispersão através do Oceano Atlântico Sul através da Bacia do Recôncavo.
- g) embora a presença de um Vidalamiinae, *V. longirostris* e de um Cladocyclidae sejam indicativos de um provável ambiente marinho, até o momento nenhuma evidência conclusiva comprova um ambiente marinho na Formação Marizal, podendo-se afirmar apenas que parte da fauna da Camada Amargosa apresenta afinidades tetianas. A presença de espécimes sabidamente marinhos na Camada Amargosa pode ser explicada pela entrada dos mesmos na Lagoa Amargosa durante uma das transgressões marinhas de origem tetiana através das bacias sedimentares ao norte da Bacia do Tucano;
- h) o segmento Santos-Benguela parece ter atuado como uma barreira, impedindo a circulação e mistura das águas marinhas entre o Atlântico Sul e o Atlântico Centro-Equatorial, o que é corroborado também pela distribuição de microfósseis. A hipótese de um mar vindo do sul, via Bacia do Recôncavo, baseia-se erroneamente em sedimentos fluviais colocados abaixo do nível da Camada Amargosa, e não em estratos marinhos;

- i) novas análises paleontológicas e sedimentológicas serão de grande valia no intuito de se compreender o paleoambiente existente de forma cada vez mais ampla e completa.

REFERÊNCIAS

AGASSIZ, L. 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.

AGASSIZ, L. **Recherches sur les poissons fossiles: une introduction à l'étude de ces animaux**. Neuchâtel: Imprimerie de Petitpierre et Prince, 1833.

AL-MAHROUKI, A. A. et al. Molecular cloning of preproinsulin cDNAs from several osteoglossomorphs and a cyprinid. **Molecular and cellular endocrinology**, v. 174, n. 1-2, p. 51-58, 2001.

ALMEIDA-FILHO, R. et al. Data integration for a geologic model of hydrocarbon microseepage areas in the Tonã Plateau region, North Tucano basin, Brazil. **Canadian journal of remote sensing**, v. 28, n. 1, p. 96-107, 2002.

ALVARADO-ORTEGA, J. Description and relationships of a new ichthyodectiform fish from the Tlayúa Formation (Early Cretaceous: Albion), Puebla, Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 4, p. 802-813, 2004.

ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M. A new ichthyodectiform (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, north-east Brazil. **Palaeontology**, v. 53, n. 2, p. 297-306, 2010.

ALVARADO-ORTEGA, J. et al. Mesozoic osteichthyans of Mexico. In: VEGA, F. J. et al. (Ed.). **Studies on Mexican Paleontology**. Dordrecht: Springer, 2006. p. 169-207.

AMARAL, C. R. L.; BRITO, P. M. A new Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with affinities to Laurasian gonorynchiforms from Spain. **PloS one**, v. 7, n. 5, p. e37247, 2012.

AMARAL, C. R. L. et al. The paleobiota of the Sanfranciscana Basin in the lower cretaceous and the paleodrainage of the São Francisco River. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 96, p. 102360, 2019.

ANTONIOLI, L.; ARAI, M. O registro da Ecozona *Subtilisphaera* na Formação Codó (Cretáceo Inferior da Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil): seu significado paleogeográfico. **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, v. 6, n. 2002, p. 25-30, 2002.

ANTUNES, R. L.; DE AZEVEDO, R. L. M.; LOBO, J. T. Reflexões Sobre a Série Recôncavo, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 41, n. 2, p. 276-296, 2019.

APPLEGATE, S. P. A new genus and species of a holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. **Revista mexicana de ciencias geológicas**, v. 7, n. 2, p. 200-205, 1988.

APPLEGATE, S. P. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. **Mesozoic Fishes**, v. 1, p. 529-538, 1996.

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

ARAI, M. A transgressão marinha mesocretácea: sua implicação no paradigma da reconstituição paleogeográfica do Cretáceo no Brasil. **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, v. 5, n. 1999, p. 577-582, 1999.

ARAI, M. 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.

ARAI, M. Palinologia de depósitos cretáceos no Norte e Meio-Norte do Brasil: histórico e estado-de-arte. **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú, Belém**, p. 175-190, 2001.

ARAI, M. Registro de florações de dinoflagelados no Cretáceo do Brasil. In: SRIVASTAVA, N.K.; CARVALHO, I.S. (Ed.). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 595-605.

ARAI, M. Reply to the comments of Assine et al. (Comments on paper by M. Arai "Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective"). **Brazilian Journal of Geology**, v. 46, n. 1, p. 9-13, 2016.

ARAI, M.; ASSINE, M. L. Chronostratigraphic constraints and paleoenvironmental interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) based on palynology. **Cretaceous Research**, v. 116, p. 104610, 2020.

ARAI, M.; COIMBRA, J. C.; TELLES JUNIOR, A. C. S. Síntese bioestratigráfica da Bacia do Araripe (Nordeste do Brasil). **Boletim do Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**, v. 1, p. 109-117, 2001.

ARAI, M. et al. Cretaceous dinoflagellate provincialism in Brazilian marginal basins. **Cretaceous Research**, v. 21, n. 2-3, p. 351-366, 2000.

ARAI, M.; HASHIMOTO, A. T.; UESUGUI, N. Significado cronoestratigráfico de associação microflorística do Cretáceo Inferior do Brasil. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 3, n. 1-2, p. 87-103, 1989.

ARAI, M.; LANA, C. C.; PEDRÃO, E. Ecozona *Subtilisphaera* spp.: Registro eocretáceo de um importante episódio ecológico do Oceano Atlântico primitivo. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 39, n. 2, p. 521-538, 1994.

ARAI, M.; MASURE, E.; LEMOS, V. B. Occurrence of a high-diversity Aptian microphytoplanktonic assemblage in Pelotas Basin (Southern Brazil): its implication for the Early Cretaceous history of the South Atlantic. **Boletim do Simpósio do Cretáceo do Brasil**, v. 7, n. 2006, p. 12, 2006.

ARAMBOURG, C. A propos du genre *Clupavus* Aramb. (Rectification de nomenclature). **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle**, p. 1236, 1968.

ARAMBOURG, C. **Les poissons crétacés du Jebel Tselfat: Maroc**. Rabat: Éditions du Service géologique du Maroc, 1954.

ARAMBOURG, C. Nouvelles observations sur les Halecostomes et l'origine des Clupeidae. **Comptes rendus hebdomadaires des Seances de l'academie des Sciences**, v. 231, n. 6, p. 416-418, 1950.

ARAMBOURG, C.; SCHNEEGANS, D. Les Poissons fossiles du Bassin sédimentaire du Gabon. **Bulletin de la Société Géologique de France**, v. 12, p. 170-171, 1935.

ARRATIA, G. Basal teleosts and teleostean phylogeny. **Palaeo Ichthyologica**, v.7, p.5-168 1997.

ARRATIA, G. Complexities of early Teleostei and the evolution of particular morphological structures through time. **Copeia**, v. 103, n. 4, p. 999-1025, 2015.

ARRATIA, G. Mesozoic halecostomes and the early radiation of teleosts. **Mesozoic fishes**, v. 3, p. 279-315, 2004.

ARRATIA, G. Otomorphs (= otocephalans or ostarioclupeomorphs) revisited. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, p. e180079, 2018.

ARRATIA, G. Phylogenetic and paleogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Late Jurassic of Central and South America. **Andean Geology**, v. 21, n. 1, p. 119-165, 1994.

ARRATIA, G. Phylogenetic relationships of Teleostei. **Estud. Oceanol**, v. 19, p. 19-51, 2000.

ARRATIA, G. Relações filogenéticas dos Teleósteos: passado e presente. In: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A.; FIGUEIREDO, F. J. (Org.). **Paleontologia de Vertebrados: grandes temas e contribuições científicas**. Rio de Janeiro: Interciência, 2006. p. 71-112.

ARRATIA, G. The caudal skeleton of Jurassic teleosts: a phylogenetic analysis. In: CHANG M. M.; LIU, Y. H.; ZHANG, G. R. (Ed.). **Early vertebrates and related problems of evolutionary biology**. Beijing: Science Press, 1991. p. 249–340

ARRATIA, G. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. **Mesozoic fishes**, v. 2, p. 265-334, 1999.

ARRATIA, G. The sister-group of Teleostei: consensus and disagreements. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 21, n. 4, p. 767-773, 2001.

ARRATIA, G.; SCASSO, R. A.; KIESSLING, W. Late Jurassic fishes from Longing Gap, Antarctic Peninsula. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 1, p. 41-55, 2004.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. *Eurycormus–Eurypoma*, two Jurassic actinopterygian genera with mixed identity. **Fossil Record**, v. 10, n. 1, p. 17-37, 2007.

ASMUS, H. E. Geologia da margem continental brasileira. **Geologia do Brasil**. Brasília: DNPM, 1984. p. 443-472.

ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 22, n. 3, p. 289-300, 1992.

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

ASSINE, M. L. Paleocorrentes e paleogeografia na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 24, n. 4, p. 223-232, 1994.

ASSINE, M. L. et al. Comments on paper by M. Arai " Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective". **Brazilian Journal of Geology**, v. 46, n. 1, p. 3-7, 2016.

ASSINE, M. L. et al. Depositional sequences of the Alagoas stage, Araripe basin, northeastern Brazil. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 22, p. 3-28, 2014.

BACON, F. **Novum organum (1620)**. Nova Iorque: PF Collier & Son, 1902. p. 45.

BAHIA, R. B. et al. Revisão estratigráfica da bacia dos Parecis–Amazônia. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 36, n. 4, p. 692-703, 2016.

BARBOSA, A. Nota sobre plantas fósseis da Formação Cícero Dantas do Cretáceo da Bahia. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** v. 1, p. 25-28, 1950.

BARDACK, D. **Anatomy and evolution of chirocentrid fishes**. 1965.

BARDACK, D.; SPRINKLE, G. Morphology and relationships of saurocephalid fishes. **Fieldiana Geology**, v. 16, n. 12, p. 297–340, 1969.

BARRON, E. J. A warm, equable Cretaceous: the nature of the problem. **Earth-Science Reviews**, v. 19, n. 4, p. 305-338, 1983.

BARTRAM, A. W. H. The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 56, n. 3, p. 183-205, 1975.

BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M.; GASTALDO, R. A. Taphonomy and paleobiology. **Paleobiology**, v. 26, n. 4, Supl., p. 103-147, 2000.

BELOW, R. Dinoflagellaten-Zysten aus dem oberen Hauterive bis unteren Cenoman Süd-West-Marokkos. **Palaeontographica Abteilung B Paläophytologie**, v. 176, n. 1-4, p. 1-145, 1981.

BENGTSON, P. et al. Ammonite and foraminiferal biogeography and the opening of the Equatorial Atlantic gateway. In: 1ER SYMPOSIUM INTERNATIONAL DE PALEOBIOGEOGRAPHIE, 2007, Paris. **Résumés du 1er symposium international de Paleobiogeographie**. Paris : CNRS, 2007. p. 12.

BENTON, M. J. **Paleontologia dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2008.

BERTHOU, P.-Y. Le Bassin d'Araripe et les petits bassins intracontinentaux voisins (NE du Brésil): Formation et évolution dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique équatorial. Comparaison avec les bassins ouest-africains situés dans le même contexte. In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1990. **Atas...** Crato, 1990. p. 113-134

BERTIN, L.; ARAMBOURG, C. Super-ordre des Téléostéens (Teleostei). In: GRASSE, P. P (Ed.). **Traité de Zoologie**. Paris: Masson, 1958. v. 13, n. 3, p. 2204–2500.

BEURLIN, K. Alguns Restos de Crustáceos Decápodes d'água doce fósseis no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 22, n. 4, p. 453-459, 1950.

BEURLIN, K. A Paleontologia na Geologia do Cretáceo no Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 43, p. 89-101, 1971.

BEURLIN, K. **Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe**. São Paulo: Sudene, 1963.

BEURLIN, K. Novos equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 38, n. 3-4, p. 455, 1966.

BIAN, C. et al. The Asian arowana (*Scleropages formosus*) genome provides new insights into the evolution of an early lineage of teleosts. **Scientific reports**, v. 6, n. 1, p. 1-17, 2016.

BLEEKER, P. **Enumeratio specierum piscium hucusque in Archipelago indico observatarum, adjectis habitationibus citationibusque, ubi descriptiones earum recentiores reperiuntur, nec non speciebus Musei Bleekeriani Bengalensibus, Japonicis, Capensis Tasmanicisque**. Missouri: Lange & Company, 1859.

BOESCH, D. F.; TURNER, R. E. Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge. **Estuaries**, v. 7, n. 4, p. 460-468, 1984.

BRAUN, O. P. G. Estratigrafia dos sedimentos da parte interior de região Nordeste do Brasil: (Bacias de Tucano-Jatobá, Mirandiba e Araripe). **Divisão de Geologia e Mineralogia**, 1966.

BRAZIL, J. J. **Resume of geologic reconnaissance of the north half of the Bahia sedimentary, embayment northeast Bahia and west edge of Sergipe**. Sergipe: PETROBRAS, 1947. 20 p. Relatório interno.

BRITO, I. M. **Bacias sedimentares e formações pós paleozóicas do Brasil**. Rio de Janeiro: Interciência, 1979.

BRITO, I. M. **Geologia e recursos minerais do Estado da Bahia**: textos básicos. Salvador: Governo do Estado da Bahia, Secretaria das Minas e Energia, Coordenação da Produção Mineral, 1986.

BRITO-NEVES, B. B. de. Tectônica de Placas, 50 anos: os adendos científicos e as teorias complementares. **Terræ Didática**, v. 16, p. e020044-e020044, 2020.

BRITO, P. M. A new halecomorph with two dorsal fins, *Placidichthys bidorsalis* ng, n. sp. (Actinopterygii: Halecomorphi) from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeast Brazil. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science**, v. 331, n. 11, p. 749-754, 2000.

BRITO, P. M. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. **Geodiversitas**, v. 19, n. 4, p. 681-772, 1997.

BRITO, P. M.; ALVARADO-ORTEGA, J. A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi: Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, northeastern Brazil, with a review of the biogeographical distribution of the Ophiopsidae. **Geological Society, Special Publications**, v. 295, n. 1, p. 145-154, 2008.

BRITO, P. M.; AMARAL, C. R. L. An overview of the specific problems of *Dastilbe* Jordan, 1910 (Gonorynchiformes: Chanidae) from the Lower Cretaceous of western Gondwana. **Mesozoic Fishes**, v. 4, p. 279-294, 2008.

BRITO, P. M. et al. An overview of the Crato Formation ichthyofauna. In: INTERNATIONAL MEETING ON MESOZOIC FISHES, 2005, México. **International meeting on mesozoic fishes**. Munique: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2005. p. 47-49.

BRITO, P. M.; FIGUEIREDO, F. J.; LEAL, M. E. C. A revision of *Laeliichthys ancestralis* Santos, 1985 (Teleostei: Osteoglossomorpha) from the Lower Cretaceous of Brazil: Phylogenetic relationships and biogeographical implications. **Plos one**, v. 15, n. 10, p. e0241009, 2020.

BRITO, P. M.; MEUNIER, F. J.; LEAL, M. E. C. Origine et diversification de l'ichtyofaune néotropicale: une revue. **Cybium**, v. 31, n. 2, p. 139-153, 2007.

BRITO, P. M.; NAVA, W. R.; MARTINELLI, A. G. A new fossil Amiidae (Holostei: Halecomorphi) from the upper cretaceous Adamantina Formation, southeastern Brazil, with comments on western Gondwana amiids. **Cretaceous Research**, v. 77, p. 39-43, 2017.

BRITO, P. M.; YABUMOTO, Y. An updated review of the fish faunas from the Crato and Santana formations in Brazil, a close relationship to the Tethys fauna. **Bulletin Kitakyushu Museum of Natural History, Serie A**, v. 9, p. 107-136, 2011.

BRITO, P. M.; YABUMOTO, Y.; GRANDE, L. New amiid fish (Halecomorphi: Amiiformes) from the Lower Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, northeast Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 4, p. 1007-1014, 2008.

BROUGHTON, R. E. et al. Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution. **PLoS currents**, v. 5, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1371/currents.tol.2ca8041495ffafd0c92756e75247483e>

BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeografia**. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006.

BOEHLERT, G. W.; MUNDY, B. C. Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. **American Fisheries Society Symposium**, p. 1-67, 1988.

BOGAN, S.; TAVERNE, L.; AGNOLIN, F. L. First fossil record of an amiid fish (Halecomorphi, Amiidae) from the Latest Cretaceous of Patagonia, Argentina, and comments on the status of *Pappichthys*. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique Sciences de la Terre**, v. 80, p. 163-170, 2010.

BONAPARTE, C. L. **Selachorum tabula analytica**: Nouvelles Annales des Sciences Naturelles. [S.l. : s.n], 1838. v. 2.

BUENO, G. V. Diacronismo de eventos no rifte Sul-Atlântico. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 12, n. 2, p. 203-229, 2004.

BURKENROAD, M. D. The evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca) in relation to the fossil record. **Tulane Studies in Geology and Paleontology**, v. 2, n. 1, p. 3-17, 1963.

CAIXETA, J. M. et al. Bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 8, n. 1, p. 163-172, 1994.

CANTALICE, K. M.; ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M. Sobre la ocurrencia de *Vinctifer ferrusquiai* sp. nov. (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) en los depósitos Kimmeridgianos (Jurásico Tardío) cercanos a Tlaxiaco, Oaxaca, sur de México. **Revista mexicana de ciencias geológicas**, v. 35, n. 2, p. 179-187, 2018.

CAPOBIANCO, A.; FRIEDMAN, M. Vicariance and dispersal in southern hemisphere freshwater fish clades: a palaeontological perspective. **Biological Reviews**, v. 94, n. 2, p. 662-699, 2018.

CARVALHO, I. S.; FREITAS, F. I.; NEUMANN, V. Chapada do Araripe. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M. A.; BARTORELLI, A. (Org.). **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012. p. 510-513

CASIER, E. Matériaux pour la faune ichthyologique Eocrétacique du Congo. **Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Sciences Géologiques**, v. 39, p. 1-12, 1961.

CASTRO JUNIOR, A. C. M. The northeastern Brazil and Gabon basins: a double rifting system associated with multiple crustal detachment surfaces. **Tectonics**, v. 6, n. 6, p. 727-738, 1987.

CATUNEANU, O. Basement control on flexural profiles and the distribution of foreland facies: the Dwyka Group of the Karoo Basin, South Africa. **Geology**, v. 32, n. 6, p. 517-520, 2004.

CAVIN, L. Occurrence of a juvenile teleost, *Enchodus* sp., in a fish gut content from the Upper Cretaceous of Goulmima (Morocco). **Special Papers in Palaeontology**, n. 60, p. 57, 1999.

CAVIN, L.; FOREY, P. L.; GIERSCHE, S. Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert,) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 11, n. 2, p. 115-177, 2013.

CAVIN, L.; FOREY, P. L.; LÉCUYER, C. Correlation between environment and Late Mesozoic ray-finned fish evolution. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 245, n. 3-4, p. 353-367, 2007.

CHANG, H. K. et al. Tectonics and stratigraphy of the East Brazil Rift system: an overview. **Tectonophysics**, v. 213, n. 1-2, p. 97-138, 1992.

CHARDON, M. Réflexions sur la dispersion des Ostariophysi à la lumière des recherches morphologiques nouvelles. **Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique**, n. 3, p. 175-186, 1967.

CLEMENTS, T. et al. The eyes of Tullimonstrum reveal a vertebrate affinity. **Nature**, v. 532, n. 7600, p. 500-503, 2016.

COHEN, A. C.; MARTIN, J. W.; KORNICKER, L. S. Homology of Holocene ostracode biramous appendages with those of other crustaceans: the protopod, epipod, exopod and endopod. **Lethaia**, v. 31, n. 3, p. 251-265, 1998.

COHEN, C. R. Role of fault rejuvenation in hydrocarbon accumulation and structural evolution of Reconcavo Basin, northeastern Brazil. **AAPG bulletin**, v. 69, n. 1, p. 65-76, 1985.

COIMBRA, J. C.; ARAI, M.; CARREÑO, A. L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. **Geobios**, v. 35, n. 6, p. 687-698, 2002.

COLMENARES, O. A. **Lower Cretaceous palynostratigraphy, organic sedimentology and evolution of the Maracaibo Basin, Western Venezuela**. 1994. 382 f. Tese (Doutorado em Geologia) – Departamento de Geologia, Universidade de Toronto, Toronto, 1994.

COPE, E. D. General notes: geology and palaeontology. IV. **The American Naturalist**, v. 21, n. 11, p. 1016-1019, 1887.

COPE, E. D. Observations on the systematic relations of the fishes. **The American Naturalist**, v. 5, n. 8-9, p. 579-593, 1872.

CORDANI, U. G. Estudo preliminar de integração do Pré-Cambriano com os eventos tectônicos das bacias sedimentares brasileiras. **Geociências PETROBRAS**, v. 15, p. 1-70, 1984.

COSTA, I. P. et al. Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 15, n. 2, p. 445-453, 2007.

COSTA, I. P.; MILHOMEM, P. S.; CARVALHO, M. S. S. **Bacias sedimentares brasileiras: Bacia de Jatobá**. Aracaju: Fundação Paleontológica Phoenix, 2003. (Série Bacias Sedimentares, n. 53).

- CONCEIÇÃO, J. C. de J.; ZALÁN, P. V.; WOLFF, S. Mecanismo, evolução e cronologia do rift Sul-Atlântico. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 2, n. 2-4, p. 255-265, 1988.
- CUPERTINO, J. A. Estágio exploratório das bacias do Tucano Central, Norte e Jatobá. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 4, n. 1, p. 45-53, 1990.
- CUSTÓDIO, M. A. **Arquitetura estratigráfica da formação Romualdo, pós-rifte da Bacia do Araripe, Brasil**. 2017. 87 f. Dissertação (Mestrado em Geociências e Meio Ambiente) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, São Paulo, 2017.
- CUSTÓDIO, M. A. et al. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingression in the interior of Northeast Brazil. **Sedimentary geology**, v. 359, p. 1-15, 2017.
- DAGET, J. **Le crâne des Téléostéens**. Paris: Éditions du Muséum, 1964.
- DARLINGTON, P. J. **Zoogeography**: the geographical distribution of animals. New York: John Wiley and Sons, 1957.
- DA SILVA, A. J. P. et al. Bacias sedimentares paleozóicas e meso-cenozóicas interiores. In: SERVIÇO GEOLÓGICO E MINERALÓGICO DO BRASIL. **Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil**, 2003. p. 55-85
- DE PINNA, M. Teleostean monophyly. In: STIASSNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON, G. D. (Ed.). **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 147-162.
- DIAS-BRITO, D. A Bacia de Campos no Mesocretáceo: uma contribuição à paleoceanografia do Atlântico Sul primitivo. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 17, n. 2, p. 162-167, 1987.
- DIAS-BRITO, D. Global stratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology of Albian–Maastrichtian pithonellid calcispheres: impact on Tethys configuration. **Cretaceous Research**, v. 21, n. 2-3, p. 315-349, 2000.
- DI MAURO, E. et al. Natural melanin pigments and their interfaces with metal ions and oxides: emerging concepts and technologies. **MRS Communications**, v. 7, n. 2, p. 141-151, 2017.
- DIOGO, R.; DOADRIO, I.; VANDEWALLE, P. Teleostean Phylogeny based on osteological and myological characters. **International Journal of Morphology**, v. 26, n. 3, p. 463-522, 2008.
- DURVAL, L. G. L. **Caracterização estratigráfica da formação Marizal (K) na Serra do Tonã, Sub-bacia do Tucano Norte, NE do Brasil**. 2017. 78 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, 2017.
- EGERTON, V. M. et al. The mapping and differentiation of biological and environmental elemental signatures in the fossil remains of a 50 million year old bird. **Journal of Analytical Atomic Spectrometry**, v. 30, n. 3, p. 627-634, 2015.

FALKENHEIN, F. U. H.; FRANKE, M. R.; CAROZZI, A. V. **Petroleum geology of the Macaé formation (Albian-Cenomanian), Campos Basin, Brazil**: carbonate microfacies, depositional and diagenetic models, natural and experimental porosity. Rio de Janeiro: Petrobrás, 1981.

FAMBRINI, G. L. et al. Estratigrafia, arquitetura deposicional e faciologia da Formação Missão Velha (Neojurássico-Eocretáceo) na área-tipo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: exemplo de sedimentação de estágio de início de rifte a clímax de rifte. **Geologia USP. Série Científica**, v. 11, n. 2, p. 55-87, 2011.

FERREIRA, J. C. Hidrogeologia das bacias sedimentares de Tucano e Jatobá. **Boletim técnico da PETROBRAS**, Rio de Janeiro, v. 8, n. 1, p. 57-75, 1965.

FERREIRA, T. S. O sistema de riftes de Jequitinhonha-Almada-Camamu: uma abordagem sobre a evolução do rifteamento na margem Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 23, n. 1-2, 2015. Disponível em: <https://www.researchgate.net/profile/Talles-Ferreira/publication/328380276_The_Jequitinhonha-Almada-Camamu_rift_system_an_approach_to_the_rifting_evolution_on_the_northeast_Brazilian_margin/links/5bc943a292851cae21b1d116/The-Jequitinhonha-Almada-Camamu-rift-system-an-approach-to-the-rifting-evolution-on-the-northeast-Brazilian-margin.pdf>. Acesso em: 31 ago. 2021.

FIELD, D. J. et al. Melanin concentration gradients in modern and fossil feathers. **PLoS One**, v. 8, n. 3, p. e59451, 2013.

FIGUEIREDO, F. T. A new euteleostean fish from the Lower Cretaceous of Tucano Basin, north-eastern Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 62, n. 3, p. 293-307, 2004.

FIGUEIREDO, F. T. **Proveniência e arquitetura de depósitos fluviais das Sub-Bacias Tucano Central e Norte, Cretáceo (BA)**. 2013. 193 f. Tese (Doutorado em Geoquímica e Geotectônica) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

FIGUEIREDO, F. T. et al. Tectonic activation, source area stratigraphy and provenance changes in a rift basin: the Early Cretaceous Tucano Basin (NE-Brazil). **Basin Research**, v. 28, n. 4, p. 433-445, 2015.

FINK, S. V.; FINK, W. L. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 72, n. 4, p. 297-353, 1981.

FINK, S. V.; FINK, W. L. Interrelationships of Ostariophysan Fishes. In: STIASSNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON G. D. (Ed.). **Interrelationships of Fishes**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 209-249.

FOREY, P. L. et al. Interrelationships of elopomorph fishes. In: STIASSNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON G. D. (Ed.). **Interrelationships of Fishes**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 175-191.

FOREY, P. L.; GRANDE, L. An African twin to the Brazilian *Calamopleurus* (Actinopterygii: Amiidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 123, n. 2, p. 179-195, 1998.

FREITAS, B. T. **A Formação Marizal (Aptiano) na Bacia do Tucano (BA):** contribuições à análise da arquitetura de depósitos fluviais e implicações paleobiogeográficas. 2014. 175 f. Tese (Doutorado em Geoquímica e Geotectônica) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2014.

FREITAS, B. T. et al. Aptian sedimentation in the Recôncavo-Tucano-Jatobá Rift System and its tectonic and paleogeographic significance. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 80, p. 460-481, 2017.

GALLAS, J. M. et al. Solution structure of copper ion-induced molecular aggregates of tyrosine melanin. **Biophysical Journal**, v. 77, n. 2, p. 1135-1142, 1999.

GALLO, V.; FIGUEIREDO, F. J.; AZEVEDO, S. A. *Santanasalmo elegans* gen. et sp. nov., a basal euteleostean fish from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 30, n. 6, p. 1357-1366, 2009.

GAYET, M.; BRITO, P. M. Ichtyofaune nouvelle du Crétacé supérieur du groupe Bauru (états de Sao Paulo et Minas Gerais, Brésil). **Geobios**, v. 22, n. 6, p. 841-847, 1989.

GHIGNONE, J. I. Geologia dos sedimentos fanerozóicos do Estado da Bahia. In: INDA, H. A. (Ed.) **Geologia e Recursos Minerais do Estado da Bahia**. Salvador: Secr. de Estado das Minas e Energia da Bahia, 1979. p. 24-117.

GILLANDERS, B. M.; KINGSFORD, M. J. Elemental fingerprints of otoliths of fish may distinguish estuarine 'nursery' habitats. **Marine Ecology Progress Series**, v. 201, p. 273-286, 2000.

GOLDBERG, K. et al. Aptian marine ingression in the Araripe Basin: implications for paleogeographic reconstruction and evaporite accumulation. **Marine and Petroleum Geology**, v. 107, p. 214-221, 2019.

GOMES JUNIOR, C. P. et al. Subseismic deformation in the Vaza-Barris transfer zone in the Cretaceous Recôncavo-Tucano-Jatobá rift system, NE Brazil. **Journal of Structural Geology**, v. 117, p. 81-95, 2018.

GRADSTEIN, F. M. et al. Triassic, Jurassic and Cretaceous time scale. In: BERGGREN, W. A. et al. (Ed.). **Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation**. Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 1995. p. 95-126.

GRANDE, L. **An Empirical Synthetic Pattern Study of Gars (Lepisosteiformes) and Closely Related Species, Based Mostly on Skeletal Anatomy:** The Resurrection of Holostei. Nova Iorque: American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 2010.

GRANDE, L.; BEMIS, W. E. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. sup. 1, p. 1-696, 1998.

GRANIER, B.; BERTHOU, P.; POIGNANT, A. Constructions bio-sédimentaires laminées, Lithothamnium et Parachaetetes de la Formation Riachuelo (Albien) du bassin de Sergipe (Nord-Est du Brésil). **Geociências**, v. 10, p. 169-181, 1991.

GRANIER, B.; DIAS-BRITO, D. End of a modern geological myth: There are no rudists in Brazil! Paleobiogeographic implications. **Carnets de Géologie**, v. 15., n. 11, p. 123-136, 2015.

GREENWOOD, P. H. et al. Named main divisions of teleostean fishes. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 80, p. 227–228, 1967.

GUZMÁN, J. et al. Estratigrafia da Bacia de Jatobá: estado da arte. **Estudos Geológicos**, v. 25, n. 1, p. 53-76, 2015.

HAQ, B. U. Cretaceous eustasy revisited. **Global and Planetary change**, v. 113, p. 44-58, 2014.

HAQ, B. U.; HARDENBOL, J. A. N.; VAIL, P. R. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. **Science**, v. 235, n. 4793, p. 1156-1167, 1987.

HASHIMOTO, A. T. et al. O neo-Alagoas nas bacias do Ceará, Araripe e Potiguar (Brasil): caracterização estratigráfica e paleoambiental. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 17, n. 2, p. 118-122, 1987.

HAY, O. P. **Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrates of North America**. Washington: Carnegie institution of Washington, 1929.

HEIMHOFER, U.; HOCHULI, P. Early Cretaceous angiosperm pollen from a low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 161, n. 3-4, p. 105-126, 2010.

HEINE, C.; ZOETHOUT, J.; MÜLLER, R. D. Kinematics of the South Atlantic rift. **Solid Earth**, n. 4, p. 215–253, 2013.

HILTON, E. J.; LAVOUÉ, S. A review of the systematic biology of fossil and living bony-tongue fishes, Osteoglossomorpha (Actinopterygii: Teleostei). **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, p. e180031, 2018.

HINEGARDNER, R.; ROSEN, D. E. Cellular DNA content and the evolution of teleostean fishes. **The American Naturalist**, v. 106, n. 951, p. 621-644, 1972.

HONG, L.; SIMON, J. D. Current understanding of the binding sites, capacity, affinity, and biological significance of metals in melanin. **The Journal of Physical Chemistry B**, v. 111, n. 28, p. 7938–7947, 2007.

HORNE, D. J.; COHEN, A.; MARTENS, K. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda. **The Ostracoda: applications in Quaternary research**, v. 131, p. 5-36, 2002.

HOUŠA, V. *Bechleja inopinata* ng, n. sp. ein neuer Krebs aus dem bohmischen Tertiar (Decapoda, Palaemonidae). **Ustred Ustavu Geologische**, v. 23, p. 365-377, 1956.

INOUE, J. G. et al. A mitogenomic perspective on the basal teleostean phylogeny: resolving higher-level relationships with longer DNA sequences. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 20, n. 2, p. 275-285, 2001.

JAIN, K. P.; MILLEPIED, P. Cretaceous microplankton from Senegal basin, West Africa. II. systematics and biostratigraphy. **Geophytology**, v. 5, n. 2, p. 126-171, 1975.

JANVIER, P. **Early vertebrates**. Oxford: Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 1996.

JOHNSON, G. D.; PATTERSON, C. Relationships of lower euteleostean fishes. In: STIASSNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON, G. D. (Ed.). **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 251-332.

JORDAN, D. S. New genera of fossil fishes from Brazil. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 71, n. 3, p. 208-210, 1919.

KAZMIN, V. G. Collision and rifting in the Tethys Ocean: geodynamic implication. **Tectonophysics**, v. 196, n. 3-4, p. 371-384, 1991.

KERR, T. The scales of primitive living actinopterygians. **Proceedings of the Zoological Society of London**, n. 122, p. 55-78, 1952.

KOCHHANN, K. G. et al. Aptian-Albian Planktic Foraminifera from DSDP Site 364 (Offshore Angola): Biostratigraphy, Paleoecology, and Paleoceanographic Significance. **Journal of Foraminiferal Research**, v. 43, n. 4, p. 443-463, 2013.

KOSIN, M. D. O embasamento das bacias do Recôncavo, de Tucano e de Jatobá: uma visão a partir das cartas geológicas do Brasil ao milionésimo. **Boletim de Geociência da PETROBRAS**, v. 17, p. 89-108, 2009.

KOUTSOUKOS, E. A. M. Evaluating the evidence on the opening of the Equatorial Atlantic gateway and its global impact. **GSA Annual Meeting. Denver, GSA Abstracts with Programs**. v. 39, n. 6, p. 445, 2007.

KOUTSOUKOS, E. A. M. Late Aptian to Maastrichtian foraminiferal biogeography and palaeoceanography of the Sergipe Basin, Brazil. **Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology**, v. 92, n. 3-4, p. 295-324, 1992.

KOUTSOUKOS, E. A. M. et al. The upper Aptian-Albian succession of the Sergipe Basin, Brazil: an integrated paleoenvironmental assessment. **AAPG bulletin**, v. 75, n. 3, p. 479-498, 1991.

LAMBIASE, J. J.; BOSWORTH, W. Structural controls on sedimentation in continental rifts. **Geological Society London Special Publications**, v. 80, n. 1, p. 117-144, 1995.

LANA, C. C.; CARVALHO, I. S. Cretaceous brackish water Conchostraca from Potiguar Basin, northeastern Brazil. **Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina**, v. 7, n. 1, p. 71-75, 2001.

LAUDER, G. V. Prey capture hydrodynamics in fishes: experimental tests of two models. **Journal of Experimental Biology**, v. 104, n. 1, p. 1-13, 1983.

LAUDER, G. V.; LIEM, K. F. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 3, n. 150, p. 95–197, 1983.

LATREILLE, P. A. **Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes**: ouvrage faisant suite aux ouvrages de Leclerc de Buffon, et partie du cours complet d'histoire naturelle rédigé par CS Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes. Paris : Dufart, 1803.

LECOINTRE, G. Gonorynchiformes in the teleostean phylogeny: molecules and morphology used to investigate interrelationships of the Ostariophysi. In: LECOINTRE, G. **Gonorynchiformes and ostariophysan relationships: a comprehensive review**. Washington: Science Publishers, 2010.

LECOINTRE, G. Molecular and morphological evidence for a Clupeomorpha-Ostariophysi sister-group relationship (Teleostei). **Geobios**, v. 28, p. 205-210, 1995.

LECOINTRE, G. **Savoirs, opinions, croyances: Une réponse laïque et didactique aux contestations de la science en classe**. Paris: Belin éducation, 2018.

LI, Q. et al. Melanosome evolution indicates a key physiological shift within feathered dinosaurs. **Nature**, v. 507, n. 7492, p. 350-353, 2014.

LI, G. Q.; WILSON, M. V. H. Early divergence of Hiodontiformes sensu stricto in East Asia and phylogeny of some Mesozoic teleosts from China. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. (Ed.) **Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record**. Munich: Dr F. Pfeil, 1999. p. 369–384.

LI, G.Q.; WILSON, M. V. H. Phylogeny of Osteoglossomorpha. In: STIASNY, M.L., PARENTI, JOHNSON, G.D. (Ed.). **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 163–174.

LIMA, C. C. U. **Reconstrução arquitetural da Formação Marizal na Bacia do Recôncavo, Bahia, Brasil**. 115 f. Dissertação (Mestrado em Geologia) - Universidade Federal da Bahia, Bahia, 1991.

LIMA, C. C. U.; VILAS BOAS, G. C. V. A arquitetura deposicional da Formação Marizal (Cretáceo Inferior) na Bacia do recôncavo, Bahia. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 4, p. 729-736, 2000.

LIMA, C. C. U.; VILAS BOAS, G. C. V. Mecanismos de transporte e deposição dos conglomerados da Formação Marizal (Cretáceo Inferior) na Bacia do Recôncavo, Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 24, n. 4, p. 240-246, 1994.

LIMA, M. R.; PERINOTTO, J. A. J. Palinologia de sedimentos da parte superior da Formação Missão Velha, Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 57, n. 1, p. 117-118, 1985.

LINDOSO, R. M. **Paleobiota dos depósitos calcários de Brejo, Maranhão (Formação Codó, Bacia do Parnaíba), Nordeste do Brasil**. 2012. 88 f. Dissertação (Mestrado em Geologia) - Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 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.

LINNAEUS, C. *Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, twelfth ed. **Laurentii Salvii, Holmiae**, v. 1, p. 1- 532, 1766.

LIVERMORE, R. A.; SMITH, A. G.; VINE, F. J. Late Palaeozoic to early Mesozoic evolution of Pangaea. **Nature**, v. 322, n. 6075, p. 162, 1986.

LOPES, G. L. B.; BARRETO, A. M. F. A Paleoiçtiofauna da Formação Romualdo, Cretáceo Inferior, da Bacia Sedimentar do Araripe, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 42, n. 4, p. 396-409, 2019.

LÓPEZ-ARBARELLO, A. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). **Mesozoic fishes**, v. 3, p. 597-624, 2004.

MABESOONE, J. M.; TINOCO, I. M. Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 14, n. 2, p. 97-118, 1973.

MABESOONE, J. M.; VIANA, M. S. S.; LIMA FILHO, M. F. **Late Mesozoic history of sedimentary basins in NE Brazilian Borborema Province before the final separation of South America and Africa: paleogeography**. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 5., 1996, Rio Claro. **Anais...** Rio Claro: UNESP, 1999. p. 621-626.

MACKINTOSH, H.W. Note on the microscopic structure of the scale of *Amia calva*. **The Scientific proceedings of the Royal Dublin Society**, v. 1, p. 93-95, 1878.

MAGNAVITA, L. P. Estruturas e tectônica do rift do Recôncavo-Tucano-Jatobá. **Mapa Geológico do Estado da Bahia**, p. 239-259, 1996.

MAGNAVITA, L. P. Geometria e cinemática do rift Recôncavo-Tucano-Jatobá, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v.8, n.2, p. 419-420, 1994.

MAGNAVITA, L. P. **Geometry and kinematics of the Reconcavo-Tucano-Jatobá Rift, NE Brazil**. 1992. 493 f. Tese (Doutorado em Geologia) - Universidade de Oxford, Oxford, 1992.

MAGNAVITA, L. P., CUPERTINO, J. A. A new approach to the geological configuration of the Lower Cretaceous Tucano and Jatobá basins, Northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 18, n. 2, p. 222-230, 1988.

- MAGNAVITA, L. P.; CUPERTINO, J. A. Conceção atual sobre as bacias de Tucano e Jatobá, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 1, n. 2, p. 119-134, 1987.
- MAGNAVITA, L. P.; DAVISON, I.; KUSZNIR, N. J. Rifting, erosion, and uplift history of the Recôncavo-Tucano-Jatobá Rift, northeast Brazil. **Tectonics**, v. 13, n. 2, p. 367-388, 1994.
- MAGNAVITA, L. P. et al. Bacia de Tucano. **Fundação paleontológica PHOENI**, v. 5, p. 52, 2003.
- MAGNAVITA, L. P.; SILVA, R. R.; SANCHES, C. P. Roteiros Geológicos. **Guia de Campo, Bacia de Recôncavo, NE do Brasil: Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 13, p. 301-334, 2005.
- MAISEY, J. G. *Cladocycclus* Agassiz, 1841. In: MONES, A. **Santana fossils: an illustrated atlas**. Netuno: THF Pub, 1991. p. 190-207.
- MAISEY, J. G. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. **Cretaceous Research**, v. 21, n. 2-3, p. 281-314, 2000.
- MAISEY, J. G. Northeastern Brazil: out of Africa. In: SRIVASTAVA, N.K.; CARVALHO, I.S. (Ed.). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2011. p. 515-529.
- MAISEY, J. G. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. **Environmental Biology of fishes**, v. 40, n. 1, p. 1-22, 1994.
- MARQUES, F. O. et al. The Araripe Basin in NE Brazil: An intracontinental graben inverted to a high-standing horst. **Tectonophysics**, v. 630, p. 251-264, 2014.
- MARTILL, D. M. Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. In: BATTEN, D. J. **Field guide to fossils**. Londres: The Palaeontological Association, 1993.
- MARTILL, D. M.; BRITO, P. M.; DONOVAN, S. K. There are rudists in Brazil! Derived examples of cf. *Amphitriscoelus* Harris and Hodson, 1922, in the Araripe Basin, northeast Brazil: implications for dating of the fossil Lagerstätten of the Santana and Crato formations. **Cretaceous Research**, n. 120, p. 104718, 2021.
- MARTÍN-ABAD, H. Anatomical differentiation of isolated scales of amiiform fishes (Amiiformes, Actinopterygii) from the Early Cretaceous of Las Hoyas (Cuenca, Spain). **Comptes Rendus Palevol**, v. 16, n. 3, p. 257-265, 2017.
- MARTINELLI, A. G. et al. First fossil record of amiid fishes (Halecomorphi, Amiiformes, Amiidae) from the late Cretaceous of Uberaba, Minas Gerais state, Brazil. **Alcheringa: an Australasian Journal of Palaeontology**, v. 37, n. 1, p. 105-113, 2013.
- MARTINELLI, A. G.; TEIXEIRA, V. P. A. The late Cretaceous vertebrate record from the Bauru group in the Triângulo Mineiro, southeastern Brazil. **Boletín Geológico y Minero**, v. 126, n. 1, p. 129-158, 2015.

MARTINS-NETO, M. A. Classificação de bacias sedimentares: uma revisão comentada. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 36, n. 1, p. 165-176, 2006.

MARTINS-NETO, R. G.; MEZZALIRA, S. Descrição de novos crustáceos (Caridea) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 63, n. 2, p. 155-160, 1991a.

MARTINS-NETO, R. G.; MEZZALIRA, S. Revisão dos Palemonídeos Terciários Brasileiros (Crustacea, Caridea) com descrição de novos taxa. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 63, n. 4, p. 361-367, 1991b.

MATOS, R. M. D. The northeast Brazilian rift system. **Tectonics**, v. 11, n. 4, p. 766-791, 1992.

MCNAMARA, M. E. et al. Non-integumentary melanosomes can bias reconstructions of the colours of fossil vertebrates. **Nature communications**, v. 9, n. 1, p. 1-9, 2018.

MELO, R. M. et al. New marine data and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-15, 2020.

MEUNIER, F. J.; POPLIN, C. Paleohistological study of the scales of *Amia robusta* Prime, 1901, Amiidae from the Thanetian (Paleocene) of Cernay (France). **Geobios**, v. 19, p. 39-43, 1995.

MICHELS, F. H.; DE SOUZA, P. A.; PREMAOR, E. Aptian-Albian palynologic assemblages interbedded within salt deposits in the Espírito Santo Basin, eastern Brazil: Biostratigraphical and paleoenvironmental analysis. **Marine and Petroleum Geology**, v. 91, p. 785-799, 2018.

MILANI, E. J. Tectônica cisalhante na evolução do rift do Recôncavo-Tucano-Jatobá. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 15, n. 4, p. 287-292, 1985.

MILANI, E. J.; DAVISON, I. Basement control and transfer tectonics in the Recôncavo-Tucano-Jatobá rift, Northeast Brazil. **Tectonophysics**, v. 154, n. 1-2, p. 41-70, 1988.

MILANI, E. J. et al. Bacias sedimentares brasileiras: cartas estratigráficas. **Anexo ao Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 15, n. 1, p. 183-205, 2007.

MOHRIAK, W. U. Bacias sedimentares da margem continental Brasileira. **Geologia, tectônica e recursos minerais do Brasil**, v. 3, p. 87-165, 2003.

MOODY, J. M.; MAISEY, J. G. New Cretaceous marine vertebrate assemblages from North-Western Venezuela and their significance. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 14, n. 1, p. 1-8, 1994.

MÜLLER, J. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden, and über das natürliche System der Fische. **Physikalisch-Mathematische Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1845**, p. 117-216, 1844.

MYERS, G. S. **Fresh water fishes and West Indian zoogeography**. Washington: US Government Printing Office, 1938.

NAIRN, A. E. M.; STEHLI, F. G. (Ed.). **The Ocean Basins and Margins: The South Atlantic**. Berlin: Springer Science & Business Media, 1973.

NELSON, G. J. **Notes on the structure and relationships of certain Cretaceous and Eocene teleostean fishes**. Nova Iorque: American Museum of Natural History, 1973.

NELSON, J. S. **Fishes of the World**. Nova Iorque: John Wiley & Sons, 1994.

NELSON, J. S.; GRANDE, T. C.; WILSON, M. V. H. **Fishes of the World**. Nova Iorque: John Wiley & Sons, 2016.

NEUMANN, V. H.; ROCHA, D. Stratigraphy of the Post-Rift Sequences of the Jatobá Basin, Northeastern Brazil. In: ROGOV, M. **STRATI 2013**. Berlin: Springer, 2013. p. 553-557.

NICHOLSON, H.A.; LYDEKKER, R. **A manual of palaeontology**. Londres: Edinburgh & London, 1889. p. 1-1624

NOVACEK, M. J.; MARSHALL, L. G. Early biogeographic history of ostariophysan fishes. **Copeia**, p. 1-12, 1976.

NUDDS, J. R.; BRITO, P. M.; EVANS, J. W. The original syntypes of *Vinctifer comptoni* and *Notelops brama* from the Santana Formation (Cretaceous) of northeast Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 3, p. 716-719, 2005.

O'LEARY, M. A. et al. A new fossil amiid from the Eocene of Senegal and the persistence of extinct marine amiids after the Cretaceous–Paleogene boundary. **Copeia**, v. 2012, n. 4, p. 603-608, 2012.

PATTERSON, C. Interrelationships of holosteans. In: GREENWOOD, P. H.; MILES, R. S.; PATTERSON, C. (Ed.). **Interrelationships of fishes**. Londres: Zoological Journal of the Linnean Society, 1973. p. 233-305.

PATTERSON, C. Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. **American Zoologist**, v. 22, n. 2, p. 241-259, 1982.

PATTERSON, C. The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. In: HETCH, M. **Major patterns in vertebrate evolution**. Boston: Springer, 1977. p. 579-643.

PATTERSON, C. The distribution of Mesozoic freshwater fishes. **Mémoires du Museum national d'histoire naturelle**, v. 88, p. 155-174, 1975.

PATTERSON, C. Two Upper Cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon. **Trustees of the British Museum**, 1970.

PATTERSON, C.; LONGBOTTOM, A. E. An Eocene amiid fish from Mali, West Africa. **Copeia**, v. 1989, n. 4, p. 827-836, 1989.

PATTERSON, C.; ROSEN, D. E. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 158, p. 81-172, 1977.

PEDRÃO, E.; LANA, C. C. Ecozona *Subtilisphaera* e seu registro nas bacias brasileiras. **Revista Universidade de Guarulhos, Geociências V**, p. 81-85, 2000. Número especial.

PETRI, S. Cretaceous paleogeographic maps of Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 59, p. 117-168, 1987.

PETRI, S. et al. Guia de Nomenclatura estratigráfica. **Revista Brasileira de Geociências**. v. 16, p. 376-415, 1986.

PFEIFFER, W. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion und den Schreckstoff der Ostariophysen. **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie**, v. 47, p. 111-147, 1963.

PONS, D.; BERTHOU, P. Y.; CAMPOS, D. A. Quelques observations sur la palynologie de l'Aptien supérieur et de l'Albien du Bassin d'Araripe (N.E. du Brésil). In: CAMPOS, D. A.; BRITO, P. M.; VIANA, M. S.; BEURLIN, K. (Ed.) **I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias interiores do Nordeste**. Crato: Departamento Nacional de Produção Mineral, 1990. p. 241-252.

PONS, D. et al. Palynologie des unités lithostratigraphiques Fundão, Crato et Ipubi (Aptien supérieur à Albien inférieur-moyen, Bassin d'Araripe, NE du Brésil): Enseignements paléoécologiques, stratigraphiques et climatologiques. **Bulletin des Centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine. Mémoire**, n. 16, p. 383-401, 1996.

PONTE, F. C.; DAUZACHER, M. V.; PORTO, R. **Origem e acumulação de petróleo nas bacias sedimentares do Brasil**. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PETRÓLEO, 1., 1978, Rio de Janeiro. **Anais...** Rio de Janeiro: IBP, 1978. p. 121-146.

POYATO-ARIZA, F. J. A new Early Cretaceous gonorynchiform fish (Teleostei: Ostariophysi) from Las Hoyas (Cuenca, Spain). **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, v. 164, p. 1-37, 1994.

POYATO-ARIZA, F. J.; GRANDE, T.; DIOGO, R. Gonorynchiform interrelationships: historic overview, analysis, and revised systematics of the group. **Gonorynchiformes and Ostariophysan Relationships**, v. 338, p. 227, 2010.

POYATO-ARIZA, F. J.; WENZ, S. La ictiofauna española del Cretácico inferior. **Actas Paleontológicas**, v. 68, p. 299-311, 1990.

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

PROTA, G. Progress in the chemistry of melanins and related metabolites. **Medicinal research reviews**, v. 8, n. 4, p. 525-556, 1988.

RABINOWITZ, P. D.; LABRECQUE, J. The Mesozoic South Atlantic Ocean and evolution of its continental margins. **Journal of Geophysical Research: Solid Earth**, v. 84, n. B11, p. 5973-6002, 1979.

RAFINESQUE, C. S. **Analyse de la nature, ou tableau de l'univers et des corps organisés**. [S.I.]: O autor, 1815.

REGALI, M. S. P. Indicação de Ambiente Marinho Marginal na Bacia de Tucano: Formação Marizal, Neoaptiano, Bahia-Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 2, p. 141, 2001.

REGALI, M. S. P. O gênero *Sergipea* e a sua estratigrafia no Eocretáceo do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10., 1987, Rio de Janeiro. **Anais...** Rio de Janeiro: *Proceedings*, 1987. p. 615-623.

REGALI, M. S. P. Primeiros registros da transgressão neo-aptiana na margem equatorial brasileira. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 1989, Curitiba. **Anais...** Curitiba: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1989. p. 275-293.

REGALI, M. S. P.; UESUGUI, N.; SANTOS, A. S. Palinologia dos sedimentos meso-cenozoicos do Brasil (II). **Boletim Técnico da PETROBRAS**, v. 17, n. 4 p. 263-301, 1974.

REGAN, C. T. The classification of the stomiatoid fishes. **The Annals and magazine of natural history**, vol. 11, p. 612-614, 1923.

REIS, M. A. F. A fauna de invertebrados fósseis da Formação Marizal da Bacia de Tucano, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil: Considerações Sistemáticas. In: SRIVASTAVA, N.K.; CARVALHO, I.S. (Ed.). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 425-432.

REIS, M. A. F. et al. Dados palinológicos da Formação Marizal da Bacia do Recôncavo, Nordeste do Brasil. In: SRIVASTAVA, N.K.; CARVALHO, I.S. (Ed.). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 229-573.

RICHETTI, P. C.; SCHMITT, R. S.; REEVES, C. Dividing the South American continent to fit a Gondwana reconstruction: A model based on continental geology. **Tectonophysics**, v. 747, p. 79-98, 2018.

RICHTER, M. Agnatos e peixes. In: CARVALHO, I. de S. (Ed.) **Paleontologia: paleovertebrados, paleobotânica**. Rio de Janeiro: Interciência, 2011. p. 37-81.

ROCHA, D. E. G. A. **Caracterização do intervalo carbonático do sistema lacustre aptiano da Bacia do Jatobá, NE do Brasil**. 2011. 124 f. Tese (Doutorado em Geociências) - Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, 2011.

RODRIGUES, M. G. et al. Short-lived “Bakevelliid-Sea” in the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 115, p. 104555, 2020.

ROLIM, J. L.; MABESOONE, J. M. Um modelo de grande rio para as bacias rift do Recôncavo-Tucano-Jatobá (Purbeckiano-Aptiano, Nordeste do Brasil). **Anais do Congresso Brasileiro de Geologia**, v. 4, p. 1406-1412, 1982.

ROMER, A. S. **Vertebrate Paleontology**. Chicago: University of Chicago Press, 1966.

ROSEN, D. E. Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference. **American Zoologist**, v. 22, n. 2, p. 261-273, 1982.

ROSEN, D. E., GREENWOOD, P. H. Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. **American Museum novitates**, n. 2428, p. 1-25, 1970.

ROSSI, V. et al. Tissue-specific geometry and chemistry of modern and fossilized melanosomes reveal internal anatomy of extinct vertebrates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 36, p. 17880-17889, 2019.

ROXO, M. G. O. Preliminary note on fossil crustacea from Bahia, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 22, n. 4, p. 279-280, 1940.

SALLAN, L. C. Major issues in the origins of ray-finned fish (Actinopterygii) biodiversity. **Biological Reviews**, v. 89, n. 4, p. 950-971, 2014.

SALMAN, G.; ABDULA, I. Development of the Mozambique and Ruvuma sedimentary basins, offshore Mozambique. **Sedimentary Geology**, v. 96, n. 1-2, p. 7-41, 1995.

SANTOS, R. S. *Clupavus brasiliensis* n. sp. (Teleostei, Clupeiformes) do Cretáceo inferior, Formação Marizal, Estado da Bahia. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. Departamento Nacional de Produção Mineral**, p. 155-159, 1985a.

SANTOS, R. S. **Peixes da Formação Marizal, Estado da Bahia**. 1972. 104 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1972.

SANTOS, R. S. Sobre a presença do *Vinctifer Jordan*, Pisces, Aspidorhynchiformes, na formação Muribeca, Estado de Alagoas. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, p.147-150, 1985b.

SANTOS, R. S. *Vinctifer longirostris*, do Cretáceo inferior da Formação Marizal, Estado da Bahia, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 62, n. 3, p. 251-260, 1990.

SANTOS, F. N.; BRITO, P. M. Primeira ocorrência do filo Mollusca na Formação Marizal, Cretáceo Inferior de Tucano, Bahia. **Livro de Resumos do Encontro Brasileiro de Malacologia**, v. 19, p. 279, 2005.

SANTOS, R. S.; VALENÇA, J. G. A Formação Santana e sua paleoictiofauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 40, n. 3, p. 339-360, 1968.

SANZ, J. L. et al. An Early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fossil site (Cuenca, Spain). **Geobios**, v. 21, n. 5, p. 611-635, 1988.

SCHAEFFER, B. The Cretaceous holostean fish *Macrepistius*. **American Museum novitates**, n. 2011, p. 1-18, 1960.

SCHAEFFER, B.; PATTERSON, C. Jurassic fishes from the western United States, with comments on Jurassic fish distribution. **American Museum novitates**, n. 2796, p. 1-86, 1984.

SCHRANK, E.; MAHMOUD, M. S. Barremian angiosperm pollen and associated palynomorphs from the Dakhla Oasis area, Egypt. **Palaeontology**, v. 45, n. 1, p. 33-56, 2002.

SCHULTZE, H.-P. Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). **Paläontol**, v. 51, n. 3/4, p. 152-168, 1977.

SCHULTZE, H.-P. Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschnitten). **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, v. 126, p. 232-314, 1966.

SCHULTZE, H.-P. The scales of Mesozoic actinopterygians. **Mesozoic Fishes**, v. 1, p. 83-94, 1996.

SCHULTZE, H.-P.; STÖHR, D. *Vinctifer* (Pisces, Aspidorhynchidae) from the Early Cretaceous (late Aptian) of Colombia. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 199, p. 395-415, 1996.

SCHWEITZER, C. E. et al. Redescription and illustration of caridean shrimp from the Cretaceous (Aptian) of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 90, p. 70-75, 2018.

SCOTese, R. J. **Late Cretaceous**. In: PALEOMAP Project. Arlington: CR Scotese, 2001. Disponível em: <<http://www.scotese.com/cretaceo.htm>>. Acesso em: 29 ago. 2021.

SCOTese, R. J. **Late Jurassic**. In: PALEOMAP Project. Arlington: CR Scotese, 2001. Disponível em: <<http://www.scotese.com/late1.htm>>. Acesso em: 29 ago. 2021.

SILVA, O. B.; CAIXETA, J. M.; MILHOMEM, P. S.; KOSIN, M. D. Bacia do Recôncavo. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 15, n. 2, p. 423-431, 2007.

SIMÕES, M. G. et al. Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. In: CARVALHO, I. de S. (Ed). **Paleontologia: conceitos e métodos**. Rio de Janeiro: Interciência, 2010. p. 37-81.

SIRE, J.-Y.; AKIMENKO, M.-A. Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). **International Journal of Developmental Biology**, v. 48, n. 2-3, p. 233-247, 2004.

SKELTON, P.W. et al.. **The Cretaceous World**. Londres: Cambridge University Press, 2003.

SMITH, A. J.; DELORME, L. D. Ostracoda. In: THORP, J. H.; COVICH, A. P. (Ed.). **Ecology and classification of North American freshwater invertebrates**. Londres: Academic Press, 2010. p. 725-771.

SNIDER-PELLEGRINI, A. **La création et ses mystères dévoilés**: ouvrage où l'on expose clairement la nature de tous les êtres, les éléments dont ils sont composés et leurs rapports avec le globe et les astres, la nature et la situation du feu du soleil, l'origine de l'Amérique, et de ses habitants primitifs, la formation forcée de nouvelles planètes, l'origine des langues et les causes de la variété des physionomies, le compte courant de l'homme avec la terre, etc. Paris: A. Franck, 1858.

SZATMARI, P. et al.. How South Atlantic rifting affects Brazilian oil reserves distribution. **Oil & gas journal**, v. 83, n. 2, p. 107-113, 1985.

SZATMARI, P.; MILANI, E. J. Microplate rotation in northeast Brazil during South Atlantic rifting: Analogies with the Sinai microplate. **Geology**, v. 27, n. 12, p. 1115-1118, 1999.

TAVERNE, L. P. A propos de *Audenaerdia casieri* gen. nov., Clupéidé Crétacé du Zaïre, précédemment décrit dans le genre *Clupavus*. **Revue de zoologie et de botanique africaines**, v. 87, n. 4, p. 808-814, 1973a.

TAVERNE, L. P. Considérations sur la position systématique des genres fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des téléostéens primitifs et sur l'origine et le polyphylétisme des poissons téléostéens. **Bulletins de l'Académie Royale de Belgique**, v. 61, n. 1, p. 336-371, 1975.

TAVERNE, L. P. Description de l'appareil de Weber du téléostéen crétacé marin *Clupavus maroccanus* et ses implications phylogénétiques. **Belgian Journal of Zoology**, v. 125, p. 267-282, 1995.

TAVERNE, L. P. Etude complémentaire du Téléostéen fossile *Clupavus maroccanus* (Cénomanien inférieur du Maroc) et considérations sur la position systématique du genre *Clupavus* au sein des Téléostéens primitifs. **Revue de zoologie et de botanique africaines**, v. 87, n. 3, p. 567-575, 1973b.

TAVERNE, L. P. Ostéologie de *Clupavus maroccanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considérations sur la position systématique et les relations des Clupavidae au sein de l'ordre des Clupéiformes sensu stricto (Pisces, Teleostei). **Géobios**, v.10, n. 5, p. 697-722, 1977.

TAVERNE, L. P. Ostéologie et affinités systématiques de Chirocentrites vexillifer de la Mésogée Eurafricaine. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, poissons Téléostéens du Jurassique et du Crétacé. **Annales de la Société royale zoologique de Belgique**, n. 1, p. 33-54, 1986.

TAVERNE, L. P. Sur une nouvelle espèce de Clupavidae (Pisces Leptolépiformes) dans le Crétacé supérieur de Vonso (Bas-Congo): *Clupavus casieri* sp. nov. **Revue de zoologie et de botanique africaines**, v. 80, n. 3-4, p. 352-358, 1969.

TEIXEIRA, M. C. et al. Faciologia orgânica da Formação Romualdo (Grupo Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe): caracterização da matéria orgânica sedimentar e interpretação paleoambiental. **Geologia USP. Série Científica**, v. 17, n. 4, p. 19-44, 2017.

TEIXEIRA NETTO, A. S. T.; DE OLIVEIRA, J. J. O preenchimento do rift-valley na Bacia do Recôncavo. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 15, n. 2, p. 97-102, 1985.

TOMÉ, M. E. T. R.; LIMA FILHO, M. F.; NEUMANN, V. H. M. L. Taxonomic studies of non-marine ostracods in the Lower Cretaceous (Aptian–lower Albian) of post-rift sequence from Jatobá and Araripe basins (Northeast Brazil): stratigraphic implications. **Cretaceous Research**, v. 48, p. 153-176, 2014.

TRAQUAIR, R. H. The Ganoid Fishes of the British Carboniferous Formations: Part I, No. 5. Palæoniscidæ. **Monographs of the Palaeontographical Society**, v. 64, n. 312, p. 123-158, 1911.

USSAMI, N.; KARNER, G. D.; BOTT, M. H. P. Crustal detachment during South Atlantic rifting and formation of Tucano—Gabon basin system. **Nature**, v. 322, n. 6080, p. 629-632, 1986.

VAIL, P. R.; MITCHUM JUNIOR, R. M.; THOMPSON, S. Seismic stratigraphy and global changes of sea level, part 4: global cycles of relative changes of sea level. In: PAYTON, C. E. (Ed.) **Seismic stratigraphy - applications to hydrocarbon exploration**. Londres: Cambridge, 1977. p. 83-97.

VAKHRAMEEV, V. A. O clima do Cinturão Tropical da África e América do Sul no Cretáceo Inferior. **Doklady Akademii Nauk SSSR**, v. 274 n.4, p. 894 -897, 1984 apud DIAS-BRITO, D. A Bacia de Campos no Mesocretáceo: uma contribuição à paleoceanografia do Atlântico Sul primitivo. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 17, n. 2, p. 162-167, 1987.

VAREJÃO, F. G. **Estratigrafia do Andar Alagoas na sub-bacia do Tucano Norte**. 2016. 96 f. , Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, São Paulo, 2016.

VAREJÃO, F. G. et al. Saline lake development in the Aptian post-rift phase of the Tucano Basin: Tectonic and paleogeographic implications. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 92, p. 282-297, 2019.

VAREJÃO, F. G. et al. Upper Aptian mixed carbonate-siliciclastic sequences from Tucano Basin, Northeastern Brazil: Implications for paleogeographic reconstructions following Gondwana break-up. **Cretaceous Research**, v. 67, p. 44-58, 2016.

VASCONCELOS, D. L. et al. Basement fabric controls rift nucleation and postrift basin inversion in the continental margin of NE Brazil. **Tectonophysics**, n. 751, p. 23-40, 2019.

VEIGA, I. M. M. G.; BERGQVIST, L. P.; BRITO, P. M. The fish assemblage of the Cretaceous (? Albian-Cenomanian) Açú Formation, Potiguar Basin, northeastern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 93, p. 162-173, 2019.

VIANA, C. F. et al. Revisão estratigráfica da bacia Recôncavo/Tucano. **Boletim técnico da PETROBRAS**, v. 14, n. 3-4, p. 157-192, 1971.

VIANA, M. S. S. From the Santana Formation (Lower Cretaceous of the Araripe Basin, NE-Brazil). **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 21, n. 46/47, p. 91-100, 1998.

VINTHER, J. et al. 3D camouflage in an ornithischian dinosaur. **Current Biology**, v. 26, n. 18, p. 2456-2462, 2016.

VULLO, R.; COURVILLE, P. Fish remains (Elasmobranchii, Actinopterygii) from the Late Cretaceous of the Benue Trough, Nigeria. **Journal of African Earth Sciences**, v. 97, p. 194-206, 2014.

WATKEYS, M. K.; SOKOUTIS, D. Transtension in southeastern Africa associated with Gondwana break-up. **Geological Society London Special Publications**, v. 135, n. 1, p. 203-214, 1998.

WEGENER, A. Die entstehung der kontinente. **Geologische Rundschau**, v. 3, n. 4, p. 276-292, 1912.

WENZ, S. *Rubiesichthys gregalis* ng, n. sp., Pisces Goniorhynchiformes, du Crétacé inférieur du Montsech (Province de Lérida, Espagne). **Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle**, v. 6, n. 3, p. 275-285, 1984.

WILEY, E. O.; JOHNSON, G. D. A teleost classification based on monophyletic groups. In: NELSON, J. S.; SCHULTZE, H. –P.; WILSON, M. V. H. (Ed.). **Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts**. Munique: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010.

WOGELIUS, R. A. et al. Trace metals as biomarkers for eumelanin pigment in the fossil record. **Science**, v. 333, n. 6049, p. 1622-1626, 2011.

WOODWARD, A. S. On an amioid fish (*Megalurus mawsoni* sp. n.) from the Cretaceous of Bahia, Brazil. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 9, p. 87- 89, 1902.

YABUMOTO, Y.; UYENO, T. Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan. **Island Arc**, v. 3, n. 4, p. 255-269, 1994.

ZACCA, P. L. A. ⁴⁰Ar-³⁹Ar em overgrowths de feldspatos potássicos e U-Pb em zircão–aplicação conjunta para o entendimento da Formação Marizal-Bacia do Recôncavo. 2013. 69 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, 2013.

ZHANG, J.-Y. Morphology and phylogenetic relationships of †Kuntulunia (Teleostei: Osteoglossomorpha). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. 2, p. 280-300, 1998.

APÊNDICE A – Artigo em fase de submissão**Amiid remains (Actinopterygii, Amiiformes) from the Early Cretaceous
Marizal Formation (Tucano Basin) of Northeastern Brazil**

Paulo M. BRITO*(1), Beatriz M. NASCIMENTO (1) & François J. MEUNIER (2)

Departamento de Zoologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rua São Francisco Xavier 524, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Cep 20550-900, Brazil.
[pbritopaleo@yahoo.com.br], [biamiguez@yahoo.com.br]

UMR 8067 BOREA (CNRS-IRD-MNHN-UPMC), Département Adaptations du Vivant, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 026, 43 rue Cuvier, 75231 Paris CEDEX 05, France. [francois.meunier@mnhn.fr]

* Corresponding author

Abstract. – Fossil remains, including a vertebral centrum and some scales, from the Lower Cretaceous Marizal Formation of the Tucano Basin are described as belonging to an amiid fish likely of the subfamily Vidalamiinae. A comparison made from the largest midline predorsal scale with scales in several species of amiids suggests a standard length of approximately 1400 mm for the Marizal Formation's species. This amiid represents the largest fossil fish known from the Marizal ichthyofauna in the palaeobiota and likely was an apex predator.

Résumé. – Des restes fossiles (un centre vertébral et quelques écailles) du Crétacé inférieur de la Formation Marizal, bassin de Tucano, sont décrits comme appartenant aux Amiidae de la sous-famille des Vidalamiinae. Une comparaison faite à partir de la plus grande écaille pré-dorsale médiane avec les écailles de plusieurs espèces d'amiidés suggère une longueur standard d'environ 1400 mm pour les espèces de la Formation de Marizal. Cet amiidé représente le plus grand poisson fossile connu dans la paléobiote et devrait se situer au sommet de la chaîne trophique.

Key words. – Amiidae, Vidalamiinae, Marizal Formation, Tucano Basin, Brazil, Lower Cretaceous.

Introduction

Currently, actinopterygian fish family Amiidae is represented by the unique extant species, *Amia calva* Linnaeus 1766, restricted to freshwaters of eastern North America. However, in the geological past, this family was more diverse and present on almost all continents (Grande and Bemis, 1998).

Amiids are represented in the western Gondwana, by the subfamily Vidalamiinae, a group adapted to inhabit marine environments (Grande and Bemis, 1998; Brito et al., 2008; O'Leary et al., 2012). In the Lower Cretaceous they are represented by some articulated, or semi-articulated taxa such as *Calamopleurus mawsoni* Woodward, 1902 from the pre-Aptian Marfim Formation of Brazil, *C. cylindricus* Agassiz, 1841 from the Aptian Crato and Santana formations of Brazil, and *C. africanus* Forey and Grande, 1998 from the Albian-Cenomanian Kem Kem Formation of Morocco, as well as by *Cratoamia gondwanica* Brito, Yabumoto, and Grande, 2008 from the Aptian Crato Formation.

Other Gondwanan records attributed to vidalamiins include remains from the Mid Cretaceous (?Albian- Cenomanian) Açú Formation of the Potiguar Basin, Brazil (Veiga et al., 2019), the Late Cretaceous (Cenomanian) of the Benue Trough, Nigeria (Vullo and Courville, 2014), the Late Cretaceous (Turonian-Santonian) Adamantina Formation (Bruto et al., 2017) and (Maastrichtian) Marília Formation (Martinelli et al., 2013), both from the Bauru Basin, Brazil. Specimens from the Paleogene of Senegal (O'Leary et al., 2012), and *Maliamia gigas* Patterson and Longbottom (1989) from the Eocene of Mali are also regarded as vidalamiins. Besides these, the “*Amia* (?)” from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina (Bogan et al., 2010), may belong to this subfamily.

In the present note we describe the presence of isolated Amiidae remains, found in the Amargosa Bed of the Marizal Formation, Lower Cretaceous (?Aptian) of the Tucano Basin, Bahia State, Northeastern Brazil. These remains, represented only by isolated scales and a vertebral centrum are, to date, the only evidence for the presence of amiids in this important fossiliferous formation, increasing the number of known taxa and enhancing our knowledge of the trophic relationships in the Amargosa Lagoon. The Amargosa Bed of the Marizal Formation assemblage is of significance for being slightly older than the important Brazilian ichthyofaunas of the Crato and Santana formations of the Araripe Basin and coeval basins. To date, the

Marizal Formation fish fauna is composed of endemic species of ophiopsiids, aspidorhynchids, ichthyodectiforms, goniorhynchiforms, clupavids, and an eoteleost (Santos, 1985, 1990, Figueiredo, 2004, Brito and Alvarado-Ortega, 2008, Alvarado-Ortega and Brito, 2010, Amaral & Brito, 2012); the only species common to another basin is *Vinctifer longirostris* Santos, 1990, which is also found in the Santana Formation (Bruto, 1997).

MATERIAL AND METHODS

Material

The specimens described here were collected in the field by the laboratory's team from the Universidade do Estado do Rio de Janeiro. All the specimens described here (specimen numbers: UERJ-PMB 371, UERJ-PMB 513, UERJ-PMB 541, are permanently housed in a public collection in Brazil (Universidade do Estado do Rio de Janeiro).

Comparative materials: *Amia calva* Linnaeus, 1766: UERJ-PNT XXX; *Calamopleurus cylindricus* Agassiz, 1841: UERJ-PMB XXX; *Cratoamia gondwanica* Brito, Yabumoto, and Grande, 2008: UERJ-PMB 89; *Oshunia brevis* Wenz and Kellner, 1986: UERJ-PMB XXX.

No specific permits are required for the described field work. The Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM–The Brazilian Geological Survey) was informed of the fieldwork, as is obligatory practice in Brazil. The studied specimens are deposited in the collection of the Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Methods

Vertebral anatomical terminology follows Grande and Bemis (1998); scale terminology follows Martin-Abad (2017).

RESULTS

Superdivision HOLOSTEI Muller, 1844 (*sensu* Grande, 2010)

Division HALECOMORPHI Cope, 1872 (*sensu* Grande and Bemis, 1998)

Order AMIIFORMES Hay, 1929

Family AMIIDAE Bonaparte, 1838

Subfamily VIDALAMIINAE Grande and Bemis, 1998

Description of the vertebra

A unique vertebral centrum with approximately 2.0 cm wide, corresponds to an abdominal centrum characteristic of amiid fishes (Grande and Bemis, 1998). The centrum (Fig. XX) has a somewhat ellipsoidal shape, slightly broader than high and its general morphology can be attributed to the subfamily Vidalamiinae.

As in other vidalamiins, the centrum lacks fused or autogenous parapophysis, a character that distinguishes this subfamily respectively from the amiins and the solnhofenamiins (Grande and Bemis, 1998). The dorsal surface of the centrum bears a pair of neural facets for the neural arches (Fig. XX).

Description of the scale.

The scales have an elongated-ovoid outline, displaying the classical four fields of elasmoid “amioid” scales: an anterior, two lateral and a posterior (Fig. XX). The posterior field is reduced in area relatively to the anterior field. The surface of the scales are ornamented with radial ridges (Fig. XX) as in other amiid species (see Mackintosh, 1878; Kerr, 1952; Meunier et al., 1978; Meunier and Poplin, 1995; Grande and Bemis, 1998; Martin-Abad, 2017), that are straighter and nearly parallel to each other in the anterior field. Crests are clearly distinguishable in all the fields, but are especially conspicuous in the anterior field. The scale surface also shows growth marks (Fig. XX).

The shape of scale UERJ-PMB 541, shows that it belongs to the predorsal midline region of the body and undoubtedly belonged to a large specimen. To quantify the standard length of this specimen, we used scaling ratios of two well-known complete amiid taxa: *Amia calva* and *Callamopleurus cylindricus*.

We verified that the length of a predorsal midline scales in both taxa correspond to about 2.3% of the total length of the specimen. Therefore, we estimated that the specimen from which the scale under analysis belonged would have a total length of about 1400 mm SL.

DISCUSSION

The overall morphology of the vertebral centrum, presenting among other aspects the absence of fused or autogenous paraphophysis, perfectly corresponds with the characteristics of a typical vidalamiin vertebra; this centrum is similar in shape and proportions to that of *Melvius thomasi* Bryant, 1987 (see Grande and Bemis, fig. 286d). However, any more accurate taxonomic comparison would be premature, as long as we do not have a description of the variations between the vertebrae of other Gondwanan vidalamiins, such as *Callamopleurus* and *Cratoamia*.

Similarly, the scales described here have an ovoid outline, with the classical four fields of the elasmoid “amioid- type” scales as well as a surface ornamented by radial crests. Currently, elasmoid, “amioid-type” scales are found exclusively in the extant *Amia calva*. However, especially in the Mesozoic this type of scales occurred in several taxa of Amiids and in other halecomorphs including caturids and ionoscopiforms as well as in some teleosteomorphs such as pachycormids (Schultze, 1966, 1977, 1996; Grande and Bemis, 1998; Arratia and Schultze, 2007; Arratia, 2015; Martins-Abad, 2016).

Grande and Bemis, 1998 proposed that, within halecomorphs, the “amioid-type” of scales has at least two general shapes: A subrectangular to elongate oval, which is found in amiids, and some ionoscopids and oshuniids and a rounder shape found in *Caturus*. Later, Martin-Abad (2017) showed that the scales of amiiform fishes are much more different from each other than previously interpreted, having a taxonomic importance.

Comparing the scales from the Marizal Formation with some of the known scales of other halecomorph taxa from western Gondwana, we note a great similarity between our material and the scales of *Calamopleurus cylindricus* (cf., Grande and Bemis, fig. 317) and *Cratoamia gondwanica*. In contrast, the scales of *Oshunia brevis*, although having a general shape that is very similar to those of vidalamiins, show a larger posterior field, and the focus (centre of ossification) is placed more anteriorly in the scale. Additionally, the crests seem to be much more striking in this taxon. Therefore we consider the material here studied as amiid - vandeliin remains.

The amiid described here is, to date, the largest fish in the Amargosa Bed biota, reaching approximately 1400 mm SL. The fact that amiids are predators means that they could easily have predated on most of the other fish or aquatic

vertebrates in general. In other stratigraphic units of similar age such as the slightly younger Santana Formation of the Araripe Basin, the amiid *Calamopleurus cylindricus* was described, among the Actinopterygii, as in the top of the trophic chain, being a common predator of the aspidorhynchid, *Vinctifer comptoni* (Agassiz 1841), and the ichthyodectid, *Cladocycclus gardneri* Agassiz 1841 (Maisey, 1994). In addition, *Calamopleurus* is also known for practicing cannibalism (Maisey 1994; Grande and Bemis, 1998). Coincidentally, in the Amargosa Bed of the Marizal Formation, the largest articulated specimens known to date are the aspidorhynchid *Vinctifer longirostris* Santos, 1990, with nearly 1 meter TL, and the ichthyodectid *Ogunichthys triangularis* Alvarado-Ortega and Brito 2010, with a total length of about 600mm TL.

We are still far from understanding the trophic structure of the Amargosa Bed fossil assemblage, as to date few levels have yielded large fish specimens. The vast majority of the fish are represented by alevins or juveniles, associated with numerous decapod crustaceans, conchostraceans, and ostracodes.

CONCLUSIONS

- The material described here represents the first occurrence of the halecomorph fish family Amiidae in the Amargosa Bed of the Marizal Formation. Some anatomical features such as the shape of the vertebral centrum and the absence of parapophysis, as well as the morphology of the scales confirm these material as belonging to the Vidalamiinae.
- This amiid fish is, to date, the largest fish in the Marizal Formation's biota, reaching approximately 1400 mm SL. This taxon was likely the apex predator of the Amargosa lagoon.
- During the Lower mid Cretaceous, vidalamiins appear to have been of marine, or brackish water, habit (Grande and Bemis, 1998; Brito et al., 2008; Brito et al., 2017). Although there is little evidence for a marine environment, part of the Amargosa Bed's fauna has Tethyan affinities that suggest marine connections.

Acknowledgements. – We are grateful to David Martill for commenting the manuscript. We also thank _____ and _____ for their critical reading and valuable comments, and Olga Otero for editing this article. We are deeply indebted to Camila

Cupello, Giselle Machado, Kleyton Cantalice, Diogo Mayrinck, Jesús Alvarado-Ortega, Cesar Amaral, Ney Mello, and Lúcio Machado for all their help during numerous field works between october, 2004 and january, 2021. PMB wishes to thank the financially supported by the CNPq [grant #310101/2017-4], 601 FAPERJ [grant #E-26/ 202.890/2018], and a Prociência fellowship. BMN was supported by a PhD CNPq fellowship [#141150/2017-3].

REFERENCES

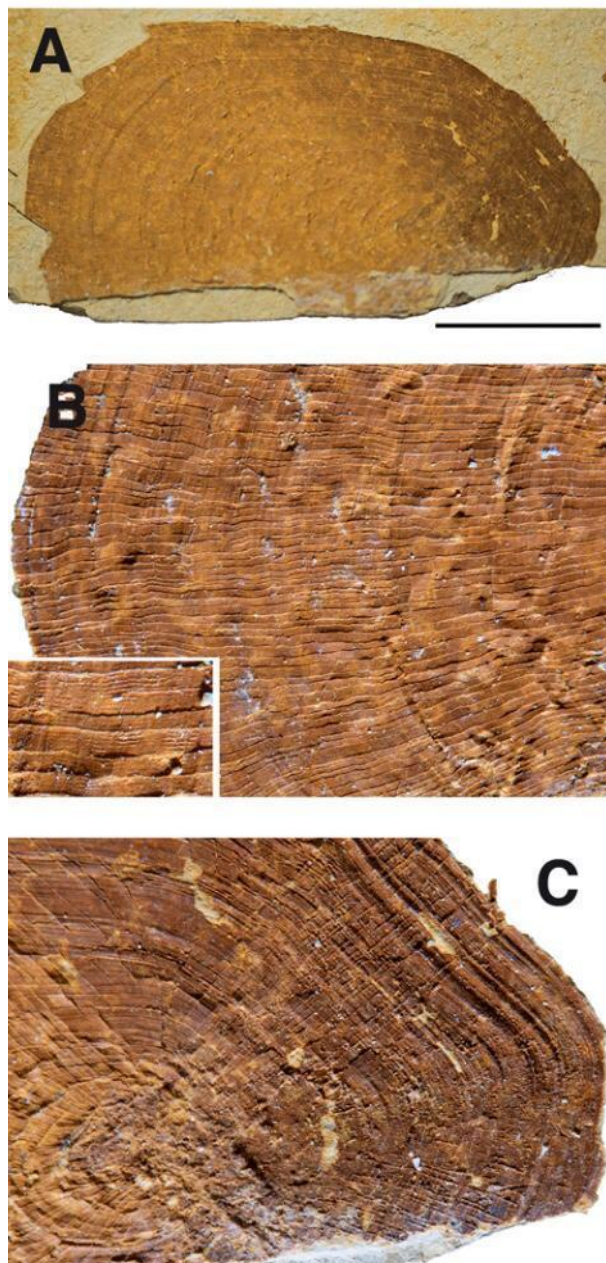
- AGASSIZ, L., 1841. – On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceara , in the north of Brazil. *Edinb. New Phil. Journ.*, 30: 82-84.
- ALVARADO-ORTEGA J. & BRITO, P.M., 2010. – A new ichthyodectiform fish (Teleostei) from the early cretaceous (?Aptian) Marizal Formation, Northeast Brazil. *Palaeontology*, 53(2): 297-306.
- AMARAL, C.R.L. & BRITO, P.M., 2012. – A New Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with Affinities to Laurasian Gonorynchiforms from Spain. *PLOS ONE*, 7(5): 1-9.
- ARRATIA, G., 2015. – Complexities of Early Teleostei and the evolution of particular morphological structures through time. *Copeia*, 103(4): 999–1025.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 2007. – *Eurycormus–Eurypoma*, two Jurassic actinopterygian genera with mixed identity. *Foss. Rec.* 10 (1), 17–37.
- BOGAN, S., TAVERNE, L. & AGNOLIN, F., 2010. – First record of an amid fish (Halecomorphi, Amiidae) from the Latest Cretaceous of Patagonia, Argentina, and comments on the status of *Pappichthys patagonica* Ameguiño, 1906 (Teleostei, Osteoglossidae). *Bull. L'Inst. Roy. Sci. Nat Belgique, Sciences de la Terre*, 80: 163- 160.
- BONAPARTE, C.L., 1838. – *Selachorum tabula analytica*. *Nouv. Ann. Sci. Nat.*, 2: 195–214.
- BRITO, P.M., 1997. – Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas*, 19: 681-772.
- BRITO, P.M. & ALVARADO-ORTEGA J., 2008. – A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, northeastern Brazil, with a revision of the biogeographical

- distribution of the Ophiopsidae. Pag. 145-154. *In*: Cavin, L., Longbottom A. & Richter, M. (Eds.). *Fishes and the Break-up of Pangea*. Geological Society. London.
- BRITO, P.M., NAVA, W.R. & MARTINELLI, A.G., 2017. – A new fossil Amiidae (Holostei: Halecomorphi) from the upper Cretaceous Adamantina Formation, southeastern Brazil, with comments on western Gondwana amiids. *Cretac. Res.*, 77: 39- 43.
- BRITO, P.M., YABUMOTO, Y. & GRANDE, L., 2008. – New amiid fish (Halecomorphi: Amii- formes) from the Lower Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. *J. Vert. Pal.*, 28 (4): 1007- 1014.
- BRYANT, L.J., 1987. – A new genus and species of Amiidae (Holostei; Osteichthyes) from the Late Cretaceous of North America, with comments on the phylogeny of the Amiidae. *J. Vert. Pal.*, 7: 349–361.
- COPE, E.D., 1872. – Observations on the systematics of the fishes. *Proc. Am. Assoc. Adv. Sci.*, 20: 317–343.
- FIGUEIREDO, F.J., 2004. – A New Euteleostean fish from the Lower Cretaceous of Tucano Basin, North-Eastern Brazil. *Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro*, 62(3): 293-307.
- FOREY, P. & GRANDE, L., 1998. – An African twin to the Brazilian *Calamopleurus* (Actino- pterygii: Amiidae). *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 123: 179- 195.
- GRANDE, L., 2010. – An Empirical Synthetic Pattern Study of Gars (Lepisosteiformes) and Closely Related Species, Based Mostly on Skeletal Anatomy. The Resurrection of Holostei. *Amer. Soc. Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication*, pp. 871.
- GRANDE, L. & BEMIS, W.E., 1998. – A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *J. Vert. Pal., Memoir*, 4: 1- 690.
- HAY, O.P., 1929. – Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. *Publ. Carnegie Inst. Washington*, 390: 1–2003.
- KERR, T., 1952. – The scales of primitive living actinopterygians. *Proc. Zool. Soc. Lon.*, 122: 55–78.
- LINNAEUS, C., 1766. – *Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, twelfth ed. Laurentii Salvii, Holmiae, pp. 1- 532.

- MACKINTOSH, H.W., 1878. – Note on the microscopic structure of the scale of *Amia calva*. *Sci. Proc. R. Dublin Soc. New Series*, 1: 93–95.
- MAISEY, J.G., 1994. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environ. Biol. of Fishes*, 40: 1-22.
- MARTIN-ABAD, H., 2017. – Anatomical differentiation of isolated scales of amiiform fishes (Amiiformes, Actinopterygii) from the Early Cretaceous of Las Hoyas (Cuenca, Spain). *C. R. Palevol.*, 16: 257–265.
- MARTINELLI, A.G., BOGAN, S., AGNOLIN, F.L., RIBEIRO, L.C.B., CAVELLANI, C.L., FERRAZ, M.L.F. & TEIXEIRA, V.P.A., 2013. – First article. First fossil record of amiid fishes (Halecomorphi, Amiiformes, Amiidae) from the Late Cretaceous of Uberaba, Minas Gerais State, Brazil. *Alcheringa* 37(1), 105- 113.
- MEUNIER, F.J., FRANÇOIS, Y. & CASTENET, J., 1978. – Étude histologique et micropraidiographique des écailles de quelques Actinopteérygiens primitifs actuels. *Bull. Soc. Cool. Fr.*, 103: 309-318.
- MEUNIER, F.J. & POPLIN, C., 1995. – Paleohistological study of the scales of *Amia robusta* Prime, 1901, Amiidae from the Thanetian (Paleocene) of Cernay (France). *Geobios*, 19: 39- 43.
- O'LEARY, M.A., SARR, R., MALOU, R., SOW, E.H., LEPRE, C. & HILL, R.V., 2012. – A New Fossil Amiid from the Eocene of Senegal and the Persistence of Extinct Marine Amiids after the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Copeia* 2012(4): 603- 608.
- PATTERSON, C. & LONGBOTTOM, A.E., 1989. – An Eocene amiid fish from Mali, West Africa. *Copeia*, 1989: 827- 836.
- SANTOS, R.S., 1985. – *Clupavus brasiliensis* n. sp. (Teleostei, Clupeiformes) do Cretáceo inferior - Formação Marizal, Estado da Bahia. In: Coletânea de trabalhos paleontológicos. Departamento Nacional de Produção Mineral, Brasília. 155- 159.
- SANTOS, R.S., 1990. – *Vinctifer longirostris*, do Cretáceo inferior da Formação Marizal, Estado da Bahia, Brasil. *An. Acad. brasil. Ciênc.*, 62(3): 251- 260.
- SCHULTZE, H.-P., 1966. – Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *Neues Jahrb. Geol. P.-A.*, 126: 232–314.
- SCHULTZE, H.-P., 1977. – Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). *Paläontol. Z.*, 51(3/4): 152–168.

- SCHULTZE, H.-P., 1996. – The scales of Mesozoic actinopterygians. In: Arratia, G., Viohl, G. (Eds.), *Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Germany, pp. 83–93.
- VEIGA, I.M.G.; BERGQVIST, L.P. & BRITO, P.M., 2019. – The Fish assemblage of the Cretaceous (?Albian- Cenomanian) Açu Formation, Potiguar Basin, Northeastern Brazil. *J. South Amer. Earth Sci.*, 93: 162- 173.
- VULLO, R. & COURVILLE, P., 2014. – Fish remains (Elasmobranchii, Actinopterygii) from the Late Cretaceous of the Benue Trough, Nigeria. *J. Afr. Earth Sci.*, 97(2014): 194–206.
- WENZ, S. & Kellner, A.W., 1986. – Découverte du premier Ionoscopidae (Pisces: Halecomorphi) sud-américain, *Oshunia brevis* n. g., n. sp., dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (nord-est du Brésil). *Bull. Mus. d'Hist Nat. Paris*, 8(1): 77–88.
- WOODWARD, A.S., 1902. – On an amioid fish (*Megalurus mawsoni* sp. n.) from the Cretaceous of Bahia, Brazil. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9(Ser. 7): 87- 89

Figure 1. – Amiidae - Vidalaminae from the Amargosa Bed of the Marizal Formation
Scale bar = 1cm.



APÊNDICE B – Artigo em preparação**Eyewitness of the time: the color of a Cretaceous fish eyes****INTRODUCTION**

Since the beginning of paleontological studies, researchers have tried to obtain as much information as possible from the fossil record for a better anatomical, morpho-functional, systematic, and taphonomical understanding. This led to the evolution from mechanical preparations to chemical preparation, when possible, and classical taphonomic studies, until we reached non-destructive techniques such as computed tomography, X-ray fluorescence, and X-ray diffraction analysis (Abel et al., 2012).

Synchrotron x-ray techniques, have allowed a qualitative gain, in the access of chemical elements of a Marizal specimen, resulting both from the knowledge of taphonomic process and biological organism details *in vitae*. Yet of of high-quality preservation and abundance, the fossil record from the Marizal Formation (Lower Cretaceous, Tucano Basin) is represented mainly by impressions, and interpreting the taphonomy of mineralization processes is challenging in most of specimens. Thanks to the mineralogical maps collected in The Brazilian Synchrotron Light Laboratory (LNLS, CNPEM), and the exceptional preservation of fossil fishes from Marizal Formation, it was possible to describe a very rare information in fossil records: the possible color of the eyes, here described for the first time.

METHODOLOGY

Scan #20171130094439

Map flyscan x 14; y 33; scan step 70 um; dwell time 120 ms

Scan #20171130140831

Map flyscan x 2,7 mm; y 2,7 mm; scan step 30 um; dwell time 120 ms.

RESULTS

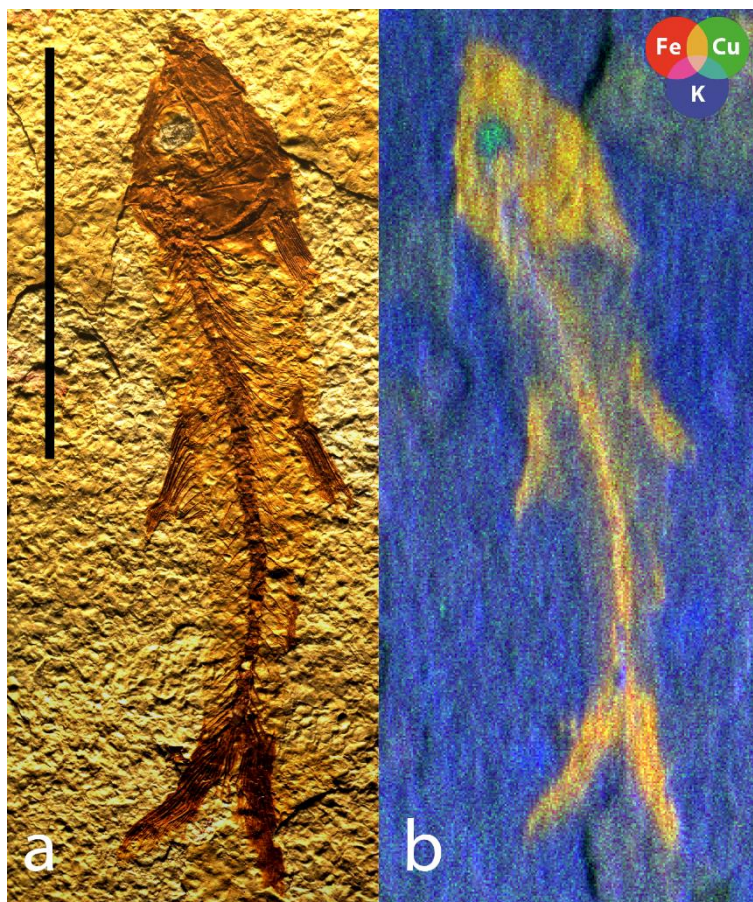


Fig. 1 | (a) Specimen PMB 497 scanned at the XRF Beamline.(b) False color image overlapping the distributions of iron (Fe) in red, copper (Cu) in green and potassium (K) in blue. Scale bar corresponds to 1 cm.

Specimen PMB 497 was entirely scanned at the XRF Beamline of the National Laboratory of Light Synchrotron, LNLS. Synchrotron chemical spectra evidence the presence of a skeleton rich in metals, mainly iron (Fe) and copper (Cu). The sediment contains clay, as shown by the presence of potassium (K). The eye presents a quite peculiar chemical composition, presenting the greenish coloring in the treated image, which corresponds to a significant presence of Cu.

DISCUSSION

Melanin is a pigment frequently found in extant organisms, and is strongly associated with mechanisms of biological tissues coloring, such as skin, hairs and feathers. This pigment is responsible for the coloring of different parts of the body in various living taxa, the pigmentation of the eyes included (Wogelius et al., 2011).

Melanin takes part not only in the coloring of the tissue itself, but can also act in physiological processes, such as the protection against solar radiation and, in a broader way, acting in processes such as thermoregulation, photoprotection, intraspecific recognition, sexual display and camouflage (Riley, 1997; Slominski et al., 2004; McGraw, 2008; Schweitzer et al., 2015; Vinther et al., 2016). Melanin can be divided into two categories: the eumelanin, of darker tones, varying between tones of brown and black, and the pheomelanin, which presents coloring variable between tones of yellow and reddish brown (Prota, 1988; Roy et al., 2020). Both are produced by the melanocytes and are stored in the melanosomes (Dubey and Roulin, 2014; Liu et al., 2014), vesicles with the shapes of stem or of sphere, which derive from lysosomes and are linked by membrane (Pinheiro et al., 2019).

Melanin is also often preserved in fossils (Pinheiro et al., 2019), allowing the understanding of its chemical composition. Melanosomes can resist the process of fossilization (Li et al., 2010; Clements et al., 2016; Vinther et al., 2016; McNamara et al., 2018) and the relationship between the presence of determined types of metals in fossil organisms and a possible preservation of original melanosomes is also well established (Di Mauro et al., 2017). For extant vertebrates, it is possible to establish a correlation between the shape of the melanosome and the pigment contained in it, which is employed in the reconstruction of color pattern of fossil animals. Nevertheless, in the fossil record,

melanosome morphology only may not be effective to describe the presence of eumelanin or phaeomelanin (Pinheiro et al., 2019), but only point to the presence of melanin in these individuals (Rossi et al., 2019).

Melanin has the capacity to sequester metals that are present in the organism (Gallas et al., 1999; Hong e Simon, 2007). Among these metals, we highlight copper, which acts as a biomarker for the distribution of eumelanin (Wogelius et al., 2011; Egerton et al., 2015). Studies made with bird feathers correlated the presence of copper and zinc associated to the deposition of melanin, with the occurrence of a pigmentation of a darker color, that is to the eumelanin (Field et al., 2013). In different taxa it has been seen that copper is part of the structural composition of the tyrosinase enzyme, which catalyzes the synthesis reaction of the pigment, converting tyrosine into melanin (Prota, 1988; Van Holde et al., 2001). The striking presence of copper found in the eye of the specimen analyzed in the present study points to a biggest probability that they were eumelanosomes and, in face of that, it is probable that the specimen had dark colored eyes, either brownish or black.

The new technologies that have been developed fastly in the past years have shown to be promising for the advancement of science. In the case of fossil record, the utilization of these tools is of great value, considering the scarcity and frailty of many materials. The use of the synchrotron presents many positive aspects, among which we highlight the bigger spacial resolution and spectral quality achieved, which makes possible the bigger detailment of the analyzed material (Dumas e Miller, 2003), with a non-invasive and non-destructive analysis.

CONCLUSION

BIBLIOGRAPHICAL REFERENCES

ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M. A new ichthyodectiform (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, north-east Brazil. **Palaeontology**, v. 53, n. 2, p. 297-306, 2010.

AMARAL, C. R. L.; BRITO, P. M. A new Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with affinities to Laurasian gonorynchiforms from Spain. **PLoS One**, v. 7, n. 5, p. e37247, 2012.

BERGMANN, U.; MANNING, P. L.; WOGELIUS, R. A. Chemical mapping of paleontological and archeological artifacts with synchrotron X-rays. **Annual Review of Analytical Chemistry**, v. 5, p. 361-389, 2012.

BRITO, I. M. **Geologia e recursos minerais do Estado da Bahia: textos básicos (vol. 7)**. Governo do Estado da Bahia, Secretaria das Minas e Energia, Coordenação da Produção Mineral, 1986.

BRITO, P. M.; ALVARADO-ORTEGA, J. A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi: Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, northeastern Brazil, with a review of the biogeographical distribution of the Ophiopsidae. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 295, n. 1, p. 145-154, 2008.

CLEMENTS, T. et al. The eyes of *Tullimonstrum* reveal a vertebrate affinity. **Nature**, v. 532, n. 7600, p. 500-503, 2016.

D'ALBA, L.; SHAWKEY, M. D. Melanosomes: biogenesis, properties, and evolution of an ancient organelle. **Physiological reviews**, v. 99, n. 1, p. 1-19, 2019.

DI MAURO, E. et al. Natural melanin pigments and their interfaces with metal ions and oxides: emerging concepts and technologies. **MRS Communications**, v. 7, n. 2, p. 141-151, 2017.

DUMAS, P.; MILLER, L. The use of synchrotron infrared microspectroscopy in biological and biomedical investigations. **Vibrational spectroscopy**, v. 32, n. 1, p. 3-21, 2003.

EGERTON, V. M. et al. The mapping and differentiation of biological and environmental elemental signatures in the fossil remains of a 50 million year old bird. **Journal of Analytical Atomic Spectrometry**, v. 30, n. 3, p. 627-634, 2015.

FIELD, D. J. et al. Melanin concentration gradients in modern and fossil feathers. **PLoS One**, v. 8, n. 3, p. e59451, 2013.

FIGUEIREDO, F. J. A new euteleostean fish from the Lower Cretaceous of Tucano Basin, north-eastern Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 62, n. 3, p. 293-307, 2004.

FREITAS, B. T. **A Formação Marizal (Aptiano) na Bacia do Tucano (BA): contribuições à análise da arquitetura de depósitos fluviais e implicações paleobiogeográficas**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, 2014.

GALLAS, J. M. et al. Solution structure of copper ion-induced molecular aggregates of tyrosine melanin. **Biophysical Journal**, v. 77, n. 2, p. 1135-1142, 1999.

HONG, L.; SIMON, J. D. Current understanding of the binding sites, capacity, affinity, and biological significance of metals in melanin. 2007.

INIESTO, M. et al. Involvement of microbial mats in early fossilization by decay delay and formation of impressions and replicas of vertebrates and invertebrates. **Scientific Reports**, v. 6, p. 25716, 2016.

INIESTO, M. et al. The effect of microbial mats in the decay of anurans with implications for understanding taphonomic processes in the fossil record. **Scientific Reports**, v. 7, p. 45160, 2017.

LI, Q. et al. Melanosome evolution indicates a key physiological shift within feathered dinosaurs. **Nature**, v. 507, n. 7492, p. 350-353, 2014.

LIU, S. Y. et al. Elucidation of the chemical composition of avian melanin. **RSC Advances**, v. 4, n. 76, p. 40396-40399, 2014.

MCGRAW, K. J. An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. **Pigment Cell & Melanoma Research**, v. 21, n. 2, p. 133-138, 2008.

MCNAMARA, M. E. et al. Non-integumentary melanosomes can bias reconstructions of the colours of fossil vertebrates. **Nature communications**, v. 9, n. 1, p. 1-9, 2018.

PINHEIRO, F. L. et al. Chemical characterization of pterosaur melanin challenges color inferences in extinct animals. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 1-8, 2019.

PROTA, G. Progress in the chemistry of melanins and related metabolites. **Medicinal research reviews**, v. 8, n. 4, p. 525-556, 1988.

RILEY, P. A. Melanin. **The international journal of biochemistry & cell biology**, v. 29, n. 11, p. 1235-1239, 1997.

ROSSI, V. et al. Tissue-specific geometry and chemistry of modern and fossilized melanosomes reveal internal anatomy of extinct vertebrates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 36, p. 17880-17889, 2019.

ROY, A. et al. Recent advances in amniote palaeocolour reconstruction and a framework for future research. **Biological Reviews**, v. 95, n. 1, p. 22-50, 2020.

SANTOS, R. S. *Vinctifer longirostris*, do Cretáceo inferior da formação Marizal, Estado da Bahia, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 62, n. 3, p. 251-260, 1990.

SCHWEITZER, M. H.; LINDGREN, J.; MOYER, A. E. Melanosomes and ancient coloration re-examined: A response to Vinther 2015 (DOI 10.1002/bies. 201500018). **BioEssays**, v. 37, n. 11, p. 1174-1183, 2015.

SLOMINSKI, A. et al. Melanin pigmentation in mammalian skin and its hormonal regulation. **Physiological reviews**, v. 84, n. 4, p. 1155-1228, 2004.

VAN HOLDE, K. E.; MILLER, K. I.; DECKER, H. Hemocyanins and invertebrate evolution. **Journal of Biological Chemistry**, v. 276, n. 19, p. 15563-15566, 2001.

VINTHER, J. et al. 3D camouflage in an ornithischian dinosaur. **Current Biology**, v. 26, n. 18, p. 2456-2462, 2016.

WOGELIUS, R. A.; MANNING, P. L.; BARDEN, H. E.; EDWARDS, N. P.; WEBB, S. M.; SELLERS, W. I.; TAYLOR, K. G.; LARSON, P. L.; DODSON, P.; YOU, H.; DA-QING, L.; BERGMANN, U. Trace metals as biomarkers for eumelanin pigment in the fossil record. **Science**, v. 333, n. 6049, p. 1622-1626, 2011.