



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

THATIANY ALENCAR BATISTA

**TAFONOMIA DE VERTEBRADOS E PALEOAMBIENTE DA FORMAÇÃO BREJO
SANTO (JURÁSSICO SUPERIOR), BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL**

Recife/PE

2024

THATIANY ALENCAR BATISTA

**TAFONOMIA DE VERTEBRADOS E PALEOAMBIENTE DA FORMAÇÃO BREJO
SANTO (JURÁSSICO SUPERIOR), BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Geociências do Centro de Tecnologia e Geociências da
Universidade Federal de Pernambuco, como requisito
para a obtenção do título de Doutora em Geociências.
Área de Concentração: Geologia Sedimentar e
Ambiental.

Orientador: Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira

Coorientador: Dr. Renan Alfredo Machado Bantim

Recife/PE

2024

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Batista, Thatiany Alencar.

TAFONOMIA DE VERTEBRADOS E PALEOAMBIENTE DA FORMAÇÃO BREJO SANTO (JURÁSSICO SUPERIOR), BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL / Thatiany Alencar Batista. - Recife, 2024.
133f.: il.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO, Centro de Tecnologia em Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências.

Orientação: Gustavo Ribeiro de Oliveira.

Coorientação: Renan Alfredo Machado Bantim.

1. Bioestratinomia; 2. Peixes; 3. Crocodilyformes; 4. Jurássico Superior. I. Oliveira, Gustavo Ribeiro de. II. Bantim, Renan Alfredo Machado. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

CDD 550

THATIANY ALENCAR BATISTA

**TAFONOMIA DE VERTEBRADOS E PALEOAMBIENTE DA FORMAÇÃO BREJO
SANTO (JURÁSSICO SUPERIOR), BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Geociências do Centro de Tecnologia e Geociências
da Universidade Federal de Pernambuco, como
requisito para a obtenção do título de Doutora em
Geociências. Área de Concentração: Geologia
Sedimentar e Ambiental.

Aprovada em: 07/06/2024.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (Presidente)
Universidade Regional do Cariri

Profa. Dra. Juliana Manso Sayão (Membro interno)
Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Gelson Luís Fambrini (Membro interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Valéria Gallo (Membro externo)
Universidade Estadual do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva (Membro externo)
Universidade Regional do Cariri

Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner (Membro externo)
Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro

Dra. Mariana Valéria de Araújo Sena (Suplente externo)
Centro Nacional de Pesquisa Científica da França

Dra. Alcina Magnólia Franca Barreto (Suplente interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Este trabalho é dedicado à memória do meu avô Espedito Batista da Costa e bisavô Neutel Justino da Silva (nosso querido “pai Té”), cuja bondade, força e sabedoria foram inspiração para todos ao seu redor.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro (88887.646164/2021-00).

Aos membros da banca de doutorado que aceitaram contribuir com este trabalho mais uma vez, oferecendo valiosas sugestões.

Ao Laboratório de Paleontologia do Centro Acadêmico de Vitória – UFPE (PALEOCAV), pela disponibilização dos equipamentos para confecção das lâminas histológicas.

Ao Laboratório de Zoologia e Laboratório de Crustáceos do Semiárido da Universidade Regional do Cariri - URCA, pelo equipamento disponibilizado para análise e fotografia das lâminas histológicas.

Ao Me. Esaú Victor de Araújo, pelo grande auxílio na confecção das lâminas histológicas.

À Dra. Mariana Valéria de Araújo Sena pelo grande auxílio na confecção e descrição das lâminas histológicas, parceria que foi essencial para conclusão do trabalho.

Ao meu orientador Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira, e co-orientador Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim, por toda parceria, pela confiança depositada e por compartilhar seus conhecimentos ao longo desta jornada.

A todos meus amigos do Laboratório de Paleontologia da URCA, por todo apoio e carinho. Em especial ao professor Álamó Feitosa Saraiva, por todo incentivo e apoio incondicional, que sem dúvida foram essenciais para toda minha formação.

Agradeço a toda minha família por todo apoio, em especial a minha mãe M^a Wildeny Alencar Batista e meu pai José Edimar Freires Batista, a minha irmã e amiga Anna Thaylany Alencar Batista, minha avó Dalveniza Justino Alencar pelo amor e apoio que recebi durante toda minha vida.

Ao meu marido Edilson Bezerra dos Santos Filho, pela parceria, incentivo, apoio constante, compartilhados durante todos esses anos.

À prof. Dra. Flaviana Jorge de Lima pela amizade, apoio, incentivo e toda ajuda durante toda carreira acadêmica.

À prof. Dra. Naiara Cipriano pela amizade, incentivo e parceria que foi essencial para conclusão do trabalho.

A todos que contribuíram para a realização deste trabalho, meu mais sincero obrigada.

RESUMO

Na presente tese buscou-se a identificação de padrões preservacionais, com base em análises sedimentológicas e tafonômicas de vertebrados da Formação Brejo Santo, Jurássico Superior da Bacia do Araripe. Estas análises possibilitaram a inferência de possíveis padrões de preservação para os vertebrados fósseis depositados no paleoambiente lacustre da Formação Brejo Santo. Com base nos resultados obtidos, foram delimitadas três tafofácies (TF1, TF2 e TF3), e a partir dessas pode-se observar um alto nível de desarticulação e intemperismo desses fósseis. São encontrados isolados, por vezes, em pequenas e raras aglomerações, tendo sofrido transporte dos rios para o lago, que pode ter ocorrido durante os períodos de inundações. Também foram analisados padrões de abrasão, quebra, intemperismo e corrosão, bem como a relação entre o ambiente e o processo de preservação. Além disso, também foi possível a identificação do tipo de fossilização por recristalização desses bioclastos a partir da análise composicional infravermelho, e presença de hidroxiapatita inorgânica original dos ossos, que promovem resistência aos bioclastos, além de serem indicativo de soterramento rápido. Adicionalmente, este trabalho apresenta um compilado taxonômico dos vertebrados analisados, o qual inclui quatro grupos distintos são representados por peixes (Hybodontiformes; Lepisosteiformes; Actinistia; e Dipnoiformes) e Crocodilyformes.

Palavras chaves: Bioestratinomia; Peixes; Crocodilyformes; Jurássico Superior.

ABSTRACT

In the present thesis, we sought to identify preservation patterns based on sedimentological and taphonomic analyses of vertebrates from the Brejo Santo Formation, Upper Jurassic of the Araripe Basin. These analyses allowed for the inference of possible preservation patterns for the fossil vertebrates deposited in the lacustrine paleoenvironment of the Brejo Santo Formation. Based on the results obtained, three taphofacies (TF1, TF2, and TF3) were delimited, revealing a high level of disarticulation and weathering of these fossils. They are found isolated, at times in small and rare aggregations, having undergone transportation from rivers to the lake, which may have occurred during flood periods. Additionally, patterns of abrasion, breakage, weathering, and corrosion were analyzed in this thesis, as well as the relationship between the environment and the taphonomic mode of preservation. Moreover, the identification of the type of fossilization by recrystallization of these bioclasts was possible through infrared compositional analysis, along with the presence of original inorganic hydroxyapatite in the bones, which provide resistance to the bioclasts and are indicative of rapid burial. Furthermore, this work presents a taxonomic compilation of the analyzed vertebrates, including four distinct groups represented by fish (Hybodontiformes; Lepisosteiformes; Actinistia; and Dipnoiformes) and Crocodyliformes.

Keywords: Biostratinomy; Fishes; Crocodyliformes; Upper Jurassic.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 01 –	Mapa destacando a posição geográfica da Formação Brejo Santo na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. a: ampliação do mapa da Bacia do Araripe, indicando localização do ponto de coletas. b: Afloramento do ponto de coleta (07°14'20.1" S / 39°06'05" W), com seta amarela indicando os <i>bone beds</i> , ao lado um esquema da coluna estratigráfica da Bacia do Araripe destacando a Formação Brejo Santo. A Estrela preta indica a localização da coleta no Município de Missão Velha.....	18
Figura 02 –	Metodologia de coleta em campo. a: numeração dos fósseis; b: orientação azimutal; c: níveis dos <i>bone beds</i> ; d: aplicação de escala detalhada.....	24
Figura 03 –	Processo de separação total do fóssil da matriz rochosa. a: preparação mecânica. b: osso na matriz; c: osso isolado após a preparação. Exemplo com espécime MPSC P 7681.....	26
Quadro 01 –	Exemplares de vertebrados fósseis, procedentes da Formação Brejo Santo, depositados no Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens da Universidade Regional do Cariri/Santana do Cariri-CE. MPSC: Museu de Paleontologia de Santana do Cariri.....	27
Figura 04 –	Etapas de corte e preparação de lâminas para análises histológicas. a: Espinho cefálico de Hybodontidae, retângulo apontando para análise. b: Etapas de preparação de lâminas. c: Imagem obtida do corte histológico do osso angular de <i>Mawsonia</i> (MPSC P 7672 - LPU 879). d-e: Imagens obtidas do corte histológico de um osteodermo de Crocodilyformes (MPSC R 7690) e do espinho cefálico do tubarão Hybodontidae (MPSC P 5248), respectivamente.....	29
Figura 05 –	Perfil sedimentológico mostrando litofácies do afloramento da Formação Brejo Santo a: Sequência deposicional; b: Camadas lenticulares fácies Sc circundadas pelas fácies Fsc e Fm; c: Sc intercalado com Fsc roxo – <i>bone beds</i> – com marcas de onda. Os	

	espinhos foram encontrados nos níveis dos <i>bone beds</i> indicados no perfil estratigráfico.....	34
Figura 06 –	Tafofácies encontradas nos níveis analisados da Formação Brejo Santo. a: Primeiro ponto de coleta; b: segundo ponto de coleta.....	35
Figura 07 –	Paleofauna identificada para a Formação Brejo Santo, totalizando 40 exemplares.....	36
Figura 08 –	Tipos de feições tafonômicas de 200 amostras analisadas.....	37
Figura 09 –	Orientação azimutal dos bioclastos analisados no afloramento, provenientes da área 01.....	38
Figura 10 –	Orientação azimutal dos bioclastos analisados no afloramento, provenientes da área 02.....	39
Figura 11 –	Distribuição dos bioclastos na rocha matriz. a: Imagem completa da camada fossilífera; b: Desenho esquemático exibindo a forma de distribuição dos fósseis no afloramento. A e C: angular e metapterigoide de <i>Mawsonia</i> respectivamente. B; D-L: ossos indeterminados.....	40
Figura 12 –	Ampliação dos bioclastos representados na figura 11. A; B; C; D.....	41
Figura 13 –	Ampliação dos bioclastos representados na figura 11. E; F; G; H.....	42
Figura 14 –	Ampliação dos bioclastos representados na figura 11. I; J; K; L.....	43
Figura 15 –	Grau de empacotamento dos bioclastos. a: Bloco rochoso mostrando ossos frouxo/disperso e fracamente empacotado. b: Tabela indicando os variados graus de empacotamento retirada de Holz e Simões (2002). Círculos vermelhos indicam os fósseis.....	44
Figura 16 –	Representação dos planos de acamamento oblíquo dos bioclastos. Setas amarelas apontam os fósseis e linhas vermelhas indicam a orientação.....	45
Figura 17 –	Imagem apontando a quebra nos ossos (Parasfenoide de <i>Mawsonia</i> sp.). Setas amarelas: quebra ocasionada pela coleta; Setas verdes: quebra antes da fossilização; Setas azuis: quebra ocasionada pelo intemperismo. a-b: MPSC P 7657; c-d MPSC P 7658; e-f MPSC P7659; g-h: MPSC P 7660.....	46
Figura 18 –	Imagens evidenciando o processo de intemperismo na Formação Brejo Santo. a: rocha com fósseis contendo raízes mostrando o	

	intemperismo físico-biológicos; b: aglomerado de rochas levadas pelas enchentes, mostrando a atuação intensa do intemperismo químico; c: afloramento contendo raízes mostrando o intemperismo físico-biológicos; d: gretas de contração mostrando a pressão atuante nas rochas.....	47
Figura 19 –	Marcas de abrasão dos ossos.....	48
Figura 20 –	Figura indicando proporção de corrosão dos ossos.....	49
Figura 21 –	Dentários de <i>Mawsonia</i> sp. representando grau de corrosão dos <i>bone beds</i> (TF2) e dos folhelhos calcíferos (TF1). a: LPU 7679 - LPU 823, dentário proveniente dos <i>bone beds</i> com maior grau de corrosão, indicadas pelas setas vermelhas; b: LPU 7681, dentário provindo dos folhelhos calcíferos, com nenhum grau de corrosão e maior detalhe de estriações. Setas vermelhas indicando os locais mais corroídos.....	50
Gráfico 01 –	Espectros com análise composicional via espectroscopia no infravermelho com transformada de Fourier. a: espectros de três fósseis retirados das tafofácies analisadas. b: espectros da matriz rochosa para as três tafofácies.....	52
Figura 22 –	Imagem exibindo o nível das Tafofácies 01 (TF1). a: Fácies da TF1. b-c: tipos de fósseis encontrados em TF1. Legenda: TF1: Primeira tafofácies, correspondente aos Folhelhos; TF2, segundo nível de tafofácies, correspondente aos Arenitos Calcíferos mesclados (<i>bone beds</i>); TF3: terceiro nível de tafofácies, argilitos/siltitos maciços. Linha branca separa as tafofácies.....	54
Figura 23 –	Imagem exibindo o nível das Tafofácies 02 (TF2). a: Fácies da TF2. b-c: tipos de fósseis encontrados em TF2. Legenda: Legenda: TF1: Primeira tafofácies, correspondente aos Folhelhos; TF2, segundo nível de tafofácies, correspondente aos Arenitos Calcíferos mesclados (<i>bone beds</i>); TF3: terceiro nível de tafofácies, argilitos/siltitos maciços. Linha branca separa as tafofácies.....	55
Figura 24 –	Imagem exibindo o nível das Tafofácies 03 (TF3). a: Fácies TF3. b: tipos de fósseis encontrados em TF2. Legenda: Legenda: TF1: Primeira tafofácies, correspondente aos Folhelhos; TF2, segundo nível de tafofácies, correspondente aos Arenitos Calcíferos	

	mesclados (<i>bone beds</i>); TF3: terceiro nível de tafofácies, argilitos/siltitos maciços. Linha branca separa as tafofácies.....	56
Figura 25 –	Espinho cefálico de <i>Planohybodus</i> (MPSC P5247), a: vista anterior; b: vista lateral; c: vista posterior. Abreviações: c: coroa; ll: lobo lateral; lmi: recuo marginal lateral; ml: lobo mesial; mmi: recuo marginal mesial; pl: lobo posterior; s: estriações. Barra de escala: 50 mm.....	57
Figura 26 –	Espinho dorsal de Hybodontidae (MPSC P 5248). a: vista lateral esquerda; b: vista lateral direita (as setas vermelhas indicam as lesões aparentes causadas por extensa lesão antiga); c: vista dorso ventral. Barra de escala: 1 cm.....	59
Figura 27 –	Seções finas em corte transversal de MPSC P 5248. a: panorama completo do espinho. b: aumento de 5X apontando a camada de dentina. c: aumento de 10X indicando os canais vasculares e denteons. Abreviações: cent. trab. dent.: dentina trabecular centrífuga; dent.: denteon; dent. tub.: túbulo dentinário; inter. dent. m.: matriz interdentária; ort. dent.: ortodentina; vasc. can.: canal vascular dentinário.....	60
Figura 28 –	Seções transversais de espinhos cefálicos de <i>Orthacanthus platypternus</i> (Cope, 1884), com idades distintas. a: HMNS-J1, indivíduo com cerca de dois anos, com duas camadas de dentina (trabecular e lamelar). b: HMNS-T1, espécime com idade estimada de um ano, com uma camada de dentina (trabecular).....	61
Figura 29 –	Escamas do tipo <i>Lepidotes</i> . a: MPSC P 7656; b: MPSC P 7653; c: MPSC P 7655; d: MPSC P 7654. Barra de escala: 5 mm.....	62
Figura 30 –	Visualização detalhada do osso parasfenoide. a-b: MPSC P 7657; c-d: MPSC P 7658; e-f: MPSC P 7659; g-h: MPSC P 7660. Barra de escala: 1 cm. Abreviações: lat. Gr, sulco lateral; med. Gr, sulco medial; t. s, superfície dentada. Vistas ventral (a, c, e, g) e dorsal (b, d, f, h).....	63
Figura 31 –	Visualização detalhada do osso parasfenóide. a-b: MPSC P 7661; c-d: MPSC P 7662. Abreviações: med. gr, sulco medial. Vistas ventral (a, c) e dorsal (b, d). Barra de escala: 1 cm.....	64

Figura 32 –	Ossos preservados do escudo pós-parietal a-b: pós-parietal esquerdo (MPSC P 7663); c-d: supratemporal direito (MPSC P 7664 – LPU 882). Abreviações: ant. ap., apófise anterior; desc. pr., processo descendente; fa.i.j, faceta da junção intracraniana; ot. can., canal ótico. Vistas dorsal (a, c) e ventral (b, d). Barra de escala: 1 cm.....	65
Figura 33 –	Visualização detalhada do osso opérculo direto (MPSC P 7665). Vista dorsal. Barra de escala: 5 cm. Setas brancas indicando as cristas sobrepostas.....	66
Figura 34 –	Visualização detalhada do osso angulares. a-b: MPSC P 7670 - LPU 847; c-d: MPSC P 7671; e-f: MPSC P 7672 - LPU 879; g-h: MPSC P 7673; i-j: MPSC P 7674; k-l MPSC P 7675; m-n LPU 1854. Vistas dorsal (a, c, e, g, i, l, m) e ventral (b, d, f, h, j, n). Abreviações: add. f, fossa adutora; m.s.c, canal sensorial mandibular; Me. F, Fossa de Meckel; sut. Co, superfície sutural para o coronóide principal. Barra de escala: 1 cm. Setas indicando os canais infraorbitais.....	68
Figura 35 –	Visualização detalhada dos ossos espleniais. a: MPSC P 7676, vista dorsal; c-d: MPSC P 7677, vista dorsal e ventral, respectivamente. Barra de escala: 1 cm. Setas indicando os poros sensoriais.....	70
Figura 36 –	Visualização detalhada dos ossos dentários. a: MPSC P 7678; b: MPSC P 7679 - LPU 823; c: MPSC P 7680; d: MPSC P 7681; e: UERJ-PMB 476a. Vistas dorsal (a, c, e, h, i) e ventral (b, d, f, g). Escala 1 cm.....	71
Figura 37 –	Visualização detalhada do Coronoide principal (MPSC P 7669 – LPU 875). a: vista dorsal; b: vista ventral. Barra de escala: 1 cm.....	72
Figura 38 –	Visualização detalhada dos ossos metapterigoides. a-b: MPSC P 7666; c-d: MPSC P 7667; e-f: MPSC P 7668. Vistas dorsal (a, c, e) e ventral (b, d, f). Barra de escala: 1 cm.....	73
Figura 39 –	Visualização detalhada do osso cerato-hial (MPSC P 7684). Vista dorsal. Barra de escala: 1 cm.....	74
Figura 40 –	Ossos da cintura escapular. a-b: cleitro (MPSC P 7685 - LPU 835); c-d: clavícula (MPSC P 7686 - LPU 1530). Vistas dorsal (a, c) e ventral (b, d) Barra de escala: 1 cm.....	75

- Figura 41 – Placas dentárias de *Neuceratodus* sp. a: MPSC P 7687; b: MPSC P 7688. Barra de escala: 1 cm..... 76
- Figura 42 – Vértebra cervical incompleta de Crocodilyformes. MPSC 7689. Barra de escala: 1 cm. a: vista anterior; b: vista posterior; c: vista dorsal esquerda; d: vista dorsal. Abreviações: di, diapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise sn: espinho neural; vr, Elevação ventral..... 77
- Figura 43 – Osteoderms de Crocodilyformes. a: Osteodermo lateral (MPSC P 7690); b: Osteodermo caudal (MPSC P 7691). Barra de escala: 1 cm..... 78
- Figura 44 – Histologia óssea de osteoderms da Formação Brejo Santo. a: Detalhe da ornamentação do córtex externo; consistindo de osso lamelar sob uma fosseta e osso tecido limitado por uma linha de reabsorção. b: Córtex externo mostrando matriz tecida. c-d: Detalhe da cortical externa na porção mais externa constituída por osso lamelar. Região central interna, próxima à cortical externa, mostrando tecido ósseo com padrão vascular reticular formado por canais vasculares anastomosados. Abreviaturas: Canais vasculares anastomosados (AVC); Cavidades de erosão (EC); Osso lamelar (LB); Linha de reabsorção (RL); Canais vasculares reticulares (RVC); Osso tecido (WB)..... 79
- Figura 45 – Histologia óssea de osteoderms da Formação Brejo Santo. a-b: Detalhes do núcleo interno exibindo complexo fibrolamelar com cavidades erosivas circundadas por osso lamelar. c-d: Detalhe da cortical basal composta por osso de fibras paralelas com marcas de crescimento (pontas de setas brancas) interrompendo a deposição óssea formando um osso lamelar-zonal. e: O osso de fibras paralelas constitui o córtex basal com fibras de Sharpey entre marcas de crescimento (pontas de seta brancas). Imagens: Luz transmitida normal. Abreviaturas: Cavidades de erosão (EC); Osso fibrolamelar (FLB); Osso lamelar (LB); Osso zonal lamelar (LZB); Osso de fibras paralelas (PFB); Osteon primário (PO); Linha de reabsorção (RL);

Fibras de Sharpey (ShF); Canais vasculares simples (SCV); Osso tecido (WB).....	80
--	----

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO.....	15
2.	OBJETIVOS DO TRABALHO.....	19
2.1	OBJETIVO GERAL.....	19
2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	19
3.	ESTADO DA ARTE.....	20
3.1	FORMAÇÃO BREJO SANTO.....	20
3.2	FORMAÇÕES CRONOCORRELATAS COM A FORMAÇÃO BREJO SANTO.....	21
4.	MATERIAL E MÉTODOS.....	23
4.1	TRABALHO DE CAMPO.....	23
4.2	TRABALHO DE LABORATÓRIO.....	24
5.	CONTEXTUALIZAÇÃO GEOLÓGICA.....	31
6.	RESULTADOS.....	32
6.1	TRANSPORTE E DESARTICULAÇÃO.....	38
6.2	QUEBRA E INTEMPERISMO.....	45
6.3	ABRASÃO E CORROSÃO.....	47
6.4	ANÁLISE COMPOSICIONAL VIA ESPECTROSCOPIA NO INFRAVERMELHO COM TRANSFORMADA DE FOURIER.....	51
6.5	SEQUÊNCIA TAFONÔMIA INFERIDA E O MODO TAFONÔMICO DE PRESERVAÇÃO.....	52
6.6	FAUNA DE VERTEBRADOS.....	56
6.6.1	Hybodontiformes.....	56
6.6.2	Análise histológica do espinho dorsal.....	59
6.6.3	Lepisosteiformes.....	61
6.6.4	Actinistia.....	62
6.6.5	Dipnoiformes.....	75
6.6.6	Crocodyliformes.....	76
7.	DISCUSSÃO.....	81
7.1	TRANSPORTE E DESARTICULAÇÃO.....	81
7.2	QUEBRA E INTEMPERISMO.....	82
7.3	ABRASÃO E CORROSÃO.....	83
7.4	ANÁLISE COMPOSICIONAL VIA ESPECTROSCOPIA NO INFRAVERMELHO COM TRANSFORMADA DE FOURIER.....	85

7.5	SEQUÊNCIA TAFONÔMICA INFERIDA E O MODO TAFONÔMICO DE PRESERVAÇÃO.....	86
7.6	FAUNA DE VERTEBRADOS.....	89
7.6.1	Hybodontiformes	89
7.6.2	Análise histológica do espinho dorsal	93
7.6.3	Lepisosteiformes	94
7.6.4	Actinistia	94
7.6.5	Dipnoiformes	100
7.6.6	Crocodyliformes	101
8.	CONCLUSÃO	103
	REFERÊNCIAS	105
	ANEXO 01: Ficha para descrição tafonômica utilizadas durante os trabalhos de campo.....	121
	APÊNDICE 01: Ficha para análise dos padrões preservacionais de 200 fósseis analisados.....	122
	APÊNDICE 02: Artigo Publicado na Revista “Journal of South American Earth Sciences”.....	123

1. INTRODUÇÃO

A tafonomia (do Grego τάφος, taphos - significa enterro; νόμος, nomos - significa lei) estuda os processos e as leis que governam a transição dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera (EFREMOV, 1940). Seu principal objetivo é compreender a origem e a preservação dos bioclastos e os mecanismos que controlam os ciclos e eventos sedimentares, associados a esses restos, possibilitando o entendimento de como os organismos são preservados como fósseis, interpretando os processos que levam à sua fossilização

e as mudanças que ocorrem desde o momento da morte até a sua incorporação nas camadas geológicas (FIGUEIREDO, 2009; HOLZ e SIMÕES, 2002).

O termo Tafonomia foi utilizado pela primeira vez por Efremov (1940), definindo-a como um campo novo para as Ciências Naturais (HOLZ E SIMÕES, 2002; SIMÕES et al., 2010). No entanto, foi na década de 1980 que essa ciência se firmou na paleontologia, tratando os fósseis como partículas sedimentares (bioclastos), destacando problemas como os tendenciamentos causados pós-morte do organismo, observando os processos atuais, para interpretação de processos pretéritos, sendo uma ciência atrelada a Paleontologia e a Geologia (HOLZ e SIMÕES, 2002; SIMÕES et al., 2010; FAGERSTROM, 1964; JOHNSON, 1960, 1965; LAWRENCE, 1968, 1971; PETERSON, 1976; STANTON, 1976; WARME et al., 1976; SCHOPF, 1978).

Desta forma, a tafonomia estuda os processos de preservação dos organismos e como esses interferem nas informações ao longo do registro fossilífero, buscando reconhecer os tendenciamentos que ocorreram durante todo o processo, desde a morte do organismo até sua fossilização, permitindo uma compreensão mais completa das condições e eventos que influenciaram a formação e preservação dos fósseis (BEHRENSMEYER et al., 2000; BERTONI-MACHADO, 2008). A tafonomia apresenta duas subdivisões, a bioestratinomia e a diagênese, na qual a primeira relata a história sedimentar dos organismos até o soterramento, e a segunda inclui os processos químicos e físicos após o soterramento (SEILACHER, 1976; FLESSA et al., 1992; SIMÕES et al., 2010).

O estudo da preservação diferencial de fósseis dentro de um depósito, tafofácies, e a identificação de características bioestratinômicas e diagenéticas iniciais fornecem informações cruciais sobre os processos que atuaram no ambiente deposicional original, que influenciam diretamente na forma de preservação entre os diferentes grupos taxonômicos, ou as diferentes formas de preservação dos mesmos grupos nas diferentes fácies, e diversas feições tafonômicas podem trazer essas informações (BRETT e BAIRD, 1986; SPEYER e

BRETT 1986, 1988; KIDWELL e BOSENCE 1991; BEHRENSMEYER et al., 2000; RICH e ZAMBITO, 2022).

Desta forma, a tafonomia pode trazer informações fundamentais para a reconstrução do passado geológico e biológico, como os processos de transporte e soterramento dos organismos, a ação de agentes destrutivos e construtivos, e até mesmo características paleoambientais e paleoclimáticas relevantes (BRETT e BAIRD, 1986; SPEYER e BRETT, 1986, 1988; KIDWELL e BOSENCE, 1991; BEHRENSMEYER et al., 2000).

Nos últimos anos, pôde-se notar um desenvolvimento significativo de trabalhos a respeito da fauna de vertebrados para a Formação Brejo Santo (Jurássico Superior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Por exemplo, a descrição da ocorrência de placas dentárias de Dipnoiformes, inicialmente atribuídas a *Neoceratodus sulamericanus* Silva e Azevedo (1992), posteriormente identificadas como *Neoceratodus* sp. por Silva e Azevedo (1996).

Também foram notificados para a Formação Brejo Santo ossos isolados de Actinistia (Mawsoniidae), dentes de Hybodontiformes, escamas e dentes semelhantes a *Lepidotes*, bem como dentes e vértebras de Crocodyliformes (SILVA et al., 2004, 2005). Cupello et al. (2012), também descreveram materiais de Hybodontiformes (*Parvodus* e *Planohybodus*), utilizando espinhos das nadadeiras, dentes, e espinhos cefálicos e dorsal.

Melo e Carvalho (2017) realizaram um levantamento da fauna de vertebrados da Formação Brejo Santo, apresentando uma rápida identificação de fragmentos ósseos de *Mawsonia* cf. *gigas*, escamas ganóides, associadas pelos autores ao gênero *Lepidotes*, e dentes isolados de Crocodyliformes.

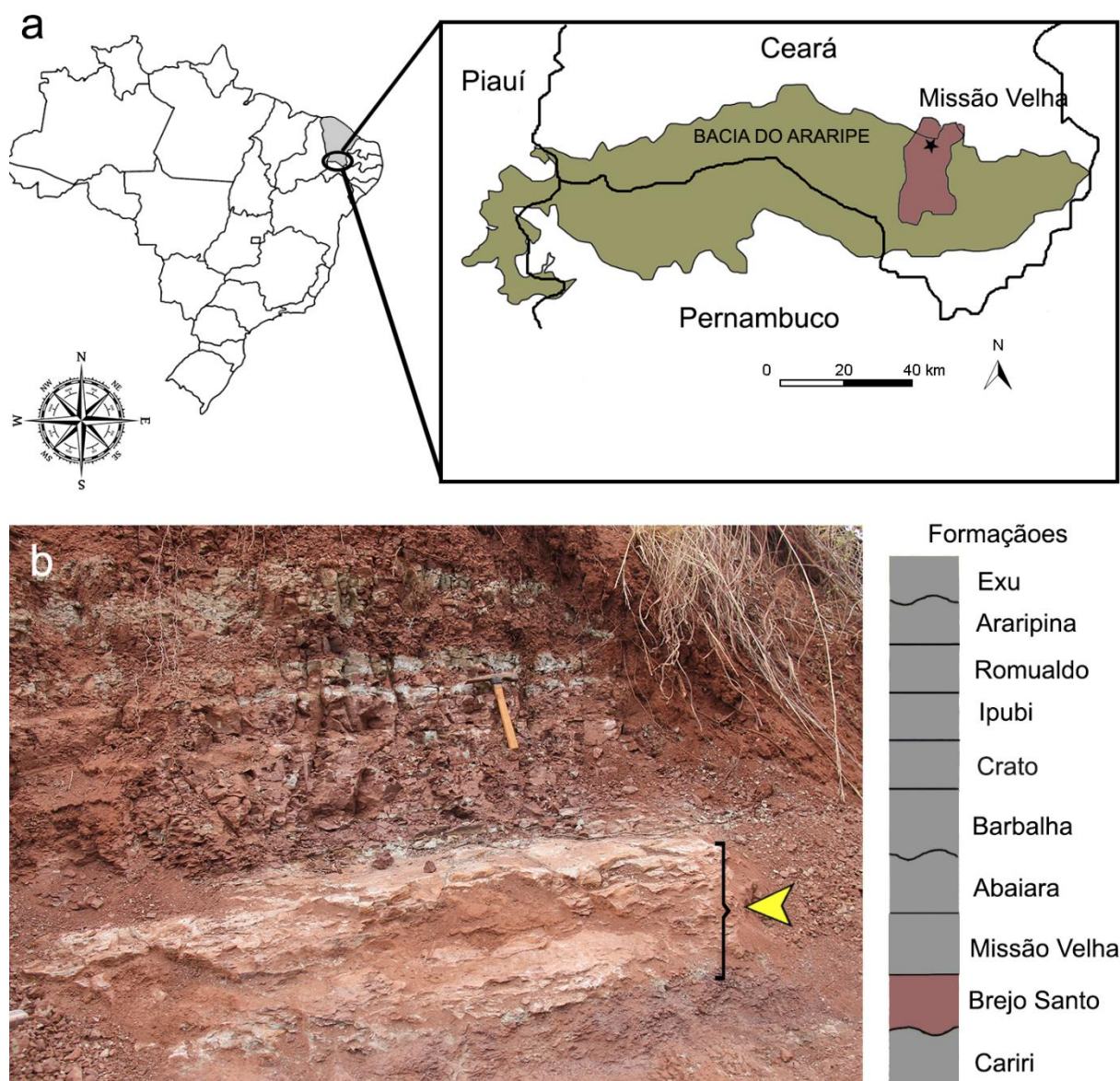
Ainda, na pesquisa conduzida por Melo e Carvalho (2017), uma análise paleoambiental da Formação Brejo Santo revelou características de clima árido a semiárido, fundamentada em observações tanto de feições sedimentológicas, como na presença de vertebrados fósseis e invertebrados como gastrópodes, conchostráceos e ostracodes, reforçando as análises realizadas por Fambrini et al. (2012b; 2013b), na qual sugerem que os sedimentos foram depositados em um ambiente marcado por condições climáticas quentes e estação seca bem definida.

Mais recentemente, Batista et al. (2019), realizaram um levantamento da paleofauna de celacantos da Bacia do Araripe, incluindo análise específica dos Mawsoniidae, provenientes da Formação Brejo Santo. Além desses, esta formação conta com diversos estudos quanto a sua sedimentologia, e uma breve análise preliminar sobre feições preservacionais aplicada apenas aos níveis de *bone beds*, por Viana et al. (2003).

Portanto, observa-se que, até o momento, poucos estudos se dedicaram a uma investigação tafonômica mais aprofundada dos fósseis da Formação Brejo Santo. Nesse contexto, este trabalho traz dados detalhados sobre o modo de preservação dos fósseis ao longo desta formação no afloramento estudado, além de fornecer informações sobre como esses organismos foram depositados. Isso resulta em importantes contribuições para o entendimento do paleoambiente desta unidade, ao reunir dados bioestratinômicos e diagenéticos, juntamente com uma abordagem comparativa em tafonomia. Podendo assim, revelar padrões preservacionais específicos para esses vertebrados, além da identificação do tipo de fossilização para preservação desses bioclastos.

As concentrações fossilíferas estudadas aqui são provenientes do Município de Missão Velha (07°14'20.1" S / 39°06'05" W), com aproximadamente 2 km de distância da área urbana, em áreas rurais onde ocorrem afloramentos da Formação Brejo Santo, da Bacia do Araripe, atribuída ao Jurássico Superior (Titoniano), Andar Dom João (e.g., ASSINE, 1992; ASSINE, 2007; SARAIVA et al., 2007). Grande maioria dos fósseis coletados dessa formação são dos níveis de arenitos calcíferos (*bone beds*) (Figura 01).

Figura 01 - Mapa destacando a posição geográfica da Formação Brejo Santo na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **a:** ampliação do mapa da Bacia do Araripe, indicando localização do ponto de coletas. **b:** Afloramento do ponto de coleta (07°14'20.1" S / 39°06'05" W), com seta amarela indicando os *bone beds*, ao lado um esquema da coluna estratigráfica da Bacia do Araripe destacando a Formação Brejo Santo. A Estrela preta indica a localização da coleta no Município de Missão Velha.



Fonte: Batista et al. (2023).

2. OBJETIVOS DO TRABALHO

2.1 OBJETIVO GERAL:

Este estudo tem como objetivo ampliar o conhecimento sobre os vertebrados fósseis da Formação Brejo Santo, por meio da análise de dados tafonômicos, que incluem a identificação de características bioestratinômicas e diagenéticas, bem como da abordagem taxonômica, obtidos a partir de trabalhos de campo em um afloramento desta formação no Município de Missão Velha-CE, permitindo uma melhor compreensão do ambiente deposicional desses bioclastos.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Realizar escavação controlada, com a retirada azimutal dos espécimes encontrados no local de coleta, e posterior retirada do material a ser estudado;
- Descrever as tafofácies do afloramento estudado;
- Sugerir um modelo tafonômico para o afloramento estudado;
- Correlacionar a fauna de vertebrados fósseis da Formação Brejo Santo com a de outras bacias sedimentares de mesma idade e fauna semelhante;
- Apresentar um compilado da paleobiota da Formação Brejo Santo, com a descrição de novas amostras, bem como aplicação de dados osteohistológicos para alguns desses grupos;
- Realizar análise composicional via espectroscopia no infravermelho com transformada de Fourier.

3. ESTADO DA ARTE

3.1 FORMAÇÃO BREJO SANTO

A Formação Brejo Santo é parte integrante de um sistema de depósitos que pertencem ao Titoniano, inserida no andar local Dom João, datada desta forma com base em táxons de ostracodes não marinhos como *Bisulcocypris pricei*, *Darwinula oblonga*, *Darwinula leguminella*, *Theriosynoecum miritiensis*, *Theriosynoecum quadrinodosum*, *Reconcavona? incertae* (BRAUN, 1966; VIANA et al., 1971; COIMBRA et al., 2002; ASSINE, 2007; BARROS, 2010; BARROS et al., 2011; FAMBRINI et al., 2013b; SCHERER et al., 2014; SILVA, 2018). Além disso, formações correlatas com a Formação Brejo Santo, como do Grupo Santo Amaro, bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá, também foram datadas com base em ostracodes e palinomorfos por Caixeta et al. (1994) fundamentado por estudos posteriores como por exemplo Assine (2007), Costa et al. (2007), e Da Silva et al. (2007).

Os depósitos da Formação Brejo Santo pertencemcompreendem a Depressão Afro-Brasileira que, além desta formação, se estende por diversas bacias do Nordeste brasileiro, sendo correlata com a Formação Aliança nas Bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá, e Formação Bananeiras na Bacia de Sergipe-Alagoas, se estendendo para além das fronteiras do Brasil, alcançando a Bacia do Gabão, na África (Formação M'Vone), e do Congo (Grupo Stanleyville), com depósitos de origem lacustre, influenciados pela ação fluvial e eólica, ocupando uma área de deposição original que abrange mais de 300.000 km², formando o denominado Lago Capianga (TEISSERENC e VILLEMEN, 1990; MOUNGUENGUI et al. 2008; FAMBRINI et al., 2011; KÜCHLE et al., 2011; FAMBRINI et al., 2013b; GUZMÁN-GONZALÉZ et al., 2015; SILVA, 2018; GUZMÁN- GONZALÉZ et al., 2020; DE OLIVEIRA et al., 2022.).

O ambiente deposicional da Formação Brejo Santo é interpretado como tipicamente de lagos rasos, largos e efêmeros, com condições oxidantes (VIANA, 1966; VIANA et al., 1971; ASSINE, 1990; FAMBRINI et al., 2011c; 2013b; ARAÚJO et al., 2010; GUZMÁN-GONZALÉZ et al., 2015). A fauna desta formação vem sendo identificada há décadas. Derby (1879, 1880a, 1880b) registrou alguns restos de peixes como Lepisosteiformes do gênero *Lepidotes* e Hybodontiformes, além de Silva et al. (2011), que reportaram a presença de diversos fragmentos ósseos de peixes celacantos e escamas e dentes isolados de Lepisosteiformes também associado ao gênero *Lepidotes*.

Na Formação Brejo Santo, assim como a Formação Aliança (ver SILVA, 2012), grande maioria dos fósseis encontrados pertencem a peixes, incluindo os fósseis estudados no presente trabalho, representados por Sarcopterygii, Lepisosteiformes e Chondrichthyes. Os Chondrichthyes estão representados por dentes, espinhos dorsais e cefálicos (CUPELLO et al. 2012; BATISTA et al. 2023).

Dentre os Chondrichthyes aqui descritos, foram identificados um espinho cefálico completo, atribuído a *Planohybodus* sp. e um espinho dorsal, atribuído à família Hybodontidae, sendo este o mais completo encontrado até o momento para esta formação (BATISTA et al. 2023). Em relação aos Sarcopterygii, foram encontrados tanto exemplares de Dipnoiformes, quanto Actinistia. Dos primeiros foram identificadas apenas placas dentárias (SILVA e AZEVEDO, 1996; SILVA e AZEVEDO, 1992), enquanto o segundo grupo, Actinistia, é o mais abundante para a Formação Brejo Santo, com predominância de ossos cranianos (BATISTA et al. 2019). Além desses, também foram encontrados osterodermos e vértebras de Crocodyliformes.

3.2 FORMAÇÕES CRONOCORRELATAS COM A FORMAÇÃO BREJO SANTO

A Formação Aliança apresenta uma litologia e fauna semelhante à Formação Brejo Santo, caracterizada, principalmente, por apresentar folhelhos e siltitos argilosos amarronzados e esverdeados, com arenitos finos intercalados, bem como níveis de calcarenitos e calcissiltitos esbranquiçados a marrom claro, fossilíferos, lenticularizados e níveis de evaporitos. Seus estratos datam do Titoniano (Andar Dom), João com base em ostracodes como *Theriosynoecum pricei* (ASSINE, 2007; FAMBRINI et al. 2012b; FAMBRINI et al. 2013b; FAMBRINI et al. 2020; GUZMÁN-GONZALEZ et al. 2020). Está presente nas bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá, mas é na Bacia do Jatobá onde são encontrados os maiores registros fossilíferos (SILVA et al. 2011; SILVA, 2012; CARVALHO, 2018).

Silva (2012) trouxe análises mais detalhadas dos vertebrados fósseis presentes nesta formação, abordando em suas descrições registros de peixes Hybodontiformes, Actinistia, Dipnoiformes, Lepisosteiformes, além de osteodermos e dentes de Crocodyliformes, fragmento de casca de ovo e coprólitos. Foram registrados pela primeira vez para esta formação, por Oliveira et al. (2022), restos de um dinossauro Theropoda, representado por uma vértebra caudal, além disso, neste trabalho as Formação Aliança e correlatas foram adicionadas ao Jurássico Médio, corroborando com Arai et al. (1989), que postulam, por meio

de análises palinológicas, que todas as unidades correlacionadas aos estratos dessa idade da Bacia do Gabão (África Ocidental), são inseridas no Jurássico Médio.

Para a Formação Brejo Santo, Melo e Carvalho (2017) reportam o registro de um corpo vertebral como um Dinosauria indeterminado. Além dos registros de Silva (2012) para Formação Aliança, Carvalho et al. (2021) descreveram novos espécimes de Crocodylomorpha, representados por diversos dentes completos e incompletos, fragmentos de ossos do crânio, vértebras e osteodermos.

Já a Formação Bananeiras, localizada na Bacia de Sergipe-Alagoas, também correlata à Formação Brejo Santo, é uma unidade constituída de argilitos e folhelhos de coloração avermelhada e siltitos, possivelmente depositados numa planície fluvial, representando também a fase pré-rifte da bacia (SCHOBENHAUS et al., 1984; SILVA et al., 2006; CRUZ, 2008). Nestas também pode ser observada uma macrofauna semelhante, documentadas como escamas associadas ao gênero *Lepidotes* e um fragmento da porção medial de um espinho pertencente à família Hybodontidae, conforme observado por Malabarba e Garcia (1990). Apesar disso, é importante destacar que o registro fossilífero da Formação Bananeiras é mais escasso quando comparado com as formações Brejo Santo e Aliança (SILVA, 2018).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 TRABALHO DE CAMPO

Foram realizadas duas escavações com controle tafonômico, retirando as camadas em cortes horizontal e vertical, de maneira gradual e manual. Durante a realização dos trabalhos de campo, foram empregadas um conjunto de técnicas propostas por Fara et al. (2005), Saraiva et al. (2007), Diedrich (2009). O processo de coleta seguiu uma metodologia composta por quatro etapas distintas: inicialmente foi registrada a orientação azimutal de toda concentração fossilífera no afloramento, com um total de 50 fósseis encontrados. Em um segundo momento, os fósseis foram analisados e fotografados, com topo e base anotados (Figura 02); por fim, foi realizada a descrição tafonômica completa do afloramento e dos fósseis, antes de realizar a coleta (Anexo 01). A caracterização faciológica da Formação Brejo Santo foi baseada em Silvestre et al. (2017).

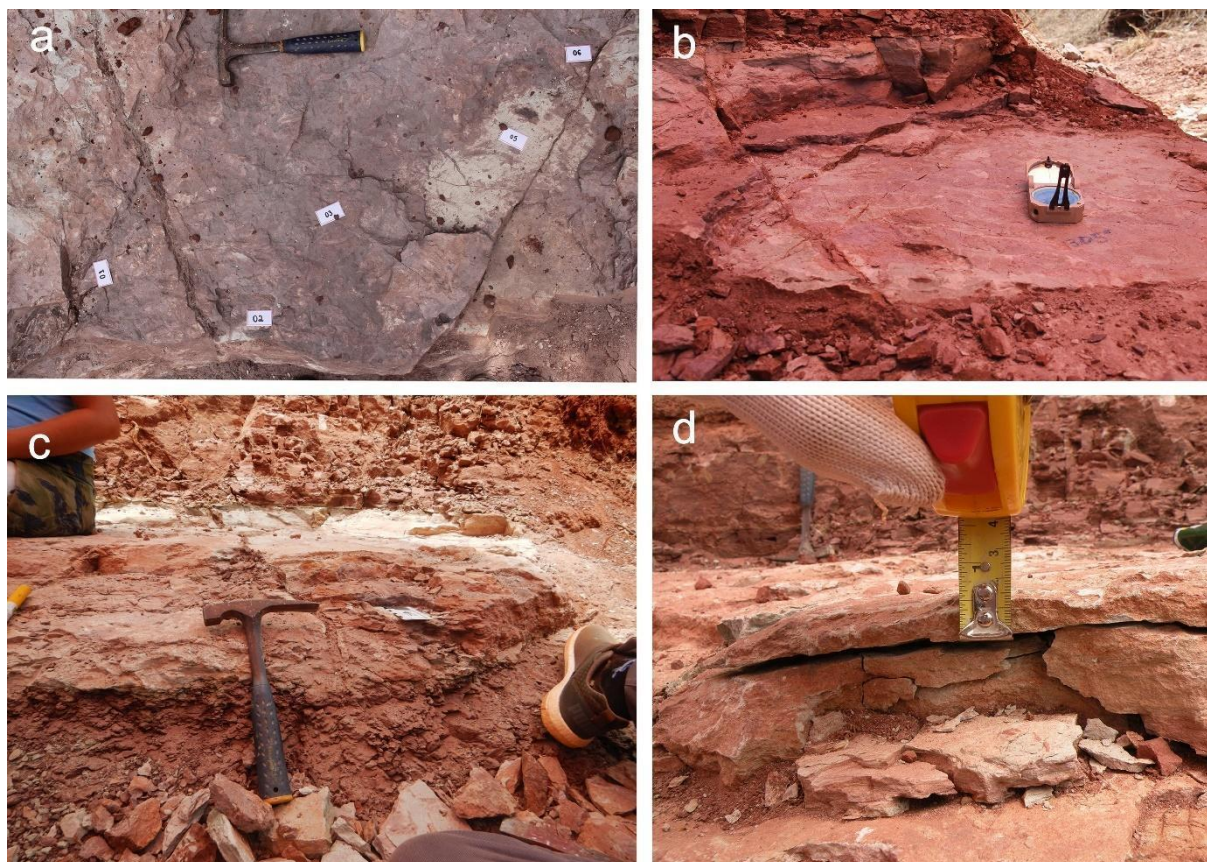
A identificação das tafofácies, bem como interpretações das informações tafonômicas foram fundamentadas no reconhecimento dos padrões apresentados pela concentração dos bioclastos aliada a esferas sedimentológicas, evidenciado pelas características das fácies sedimentares, de acordo com Brett e Baird (1986), e Speyer e Brett (1988, 1991).

As três fácies foram analisadas em dois pontos distintos no mesmo afloramento. Cada nível fossilífero foi mapeado em sua orientação azimutal, em escala detalhada de até 5 cm. No primeiro ponto de coleta (Figura 6a), foi analisada uma área de 8 m² por 2,8 m de altura. No segundo ponto (Figura 6b), coletas sistemáticas em um perfil mais profundo, com 3,42 m de altura e 1,4 m de largura.

Para identificar as tafofácies, foram realizados cortes detalhados no afloramento, abrangendo uma área de oito metros quadrados por três de profundidade no primeiro ponto. Esse corte engloba desde os níveis de argilito, *bone beds*, até o segundo nível de argilito, marcando o início dos níveis dos folhelhos calcíferos e argilosos. No segundo ponto, a análise se estendeu por uma profundidade de dois metros, cobrindo desde os níveis dos *bone beds* até o segundo nível de argilito, abrangendo todo o nível dos folhelhos calcífero e argilitos. Em ambos os casos, os cortes eram realizados em escala detalhada de até 5 cm.

Além disso, foram coletados blocos de rochas com conteúdo fossilífero, os quais foram posteriormente submetidos a análises, com o objetivo de avaliar grau de empacotamento e distribuição dos fósseis na matriz. Após essa etapa, realizou-se o preparo mecânico dos fósseis em laboratório, tornando possível sua identificação.

Figura 02 - Metodologia de coleta em campo. **a:** numeração dos fósseis; **b:** orientação azimuthal; **c:** níveis dos *bone beds*; **d:** aplicação de escala detalhada.



Fonte: O Autor (2024).

Ainda em campo, os dados coletados foram anotados numa ficha tafonômica adaptada de Holz e Barberena (1989) (Anexo 01). A análise do ambiente deposicional foi realizada de acordo com os dados obtidos aliados a dados já preexistentes em trabalhos como Fambrini et al. (2007, 2008, 2010a, 2011c, 2012b, 2013b), e Silvestre et al. (2017).

4.2 TRABALHO DE LABORATÓRIO

Foram coletados 213 fósseis, no entanto, 200 foram analisados em laboratório (data a quase perda total dos demais ossos durante as coletas), selecionado pelo grau de preservação, sendo assim construída uma ficha específica para as feições tafonômicas dos fósseis (Apêndice 01). Os demais encontram-se totalmente fragmentados e não apresentam nenhum dado tafonômico ou morfológico preciso para análise. Nesta ficha foram observados o grau de articulação dos ossos, bem como a presença ou ausência de marcas de abrasão, quebra, intemperismo e corrosão. Dentre os fósseis analisados, 39 foram identificados, tombados

(Quadro 01), e depositados no Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPPCN) da Universidade Regional do Cariri (URCA).

Os espécimes identificados foram classificados com base em comparações feitas com a bibliografia especializada, onde para os Chondrichthyes foram empregadas as terminologias estabelecidas por Patterson (1966), Maisey (1978), Maisey (1983), Brito e Ferreira (1989), Brito et al. (1994), Rees e Underwood (2008), Lane (2010); Cupello et al. (2012), e descrição microanatômica de Jarve (2016) e Beck et al. (2016).

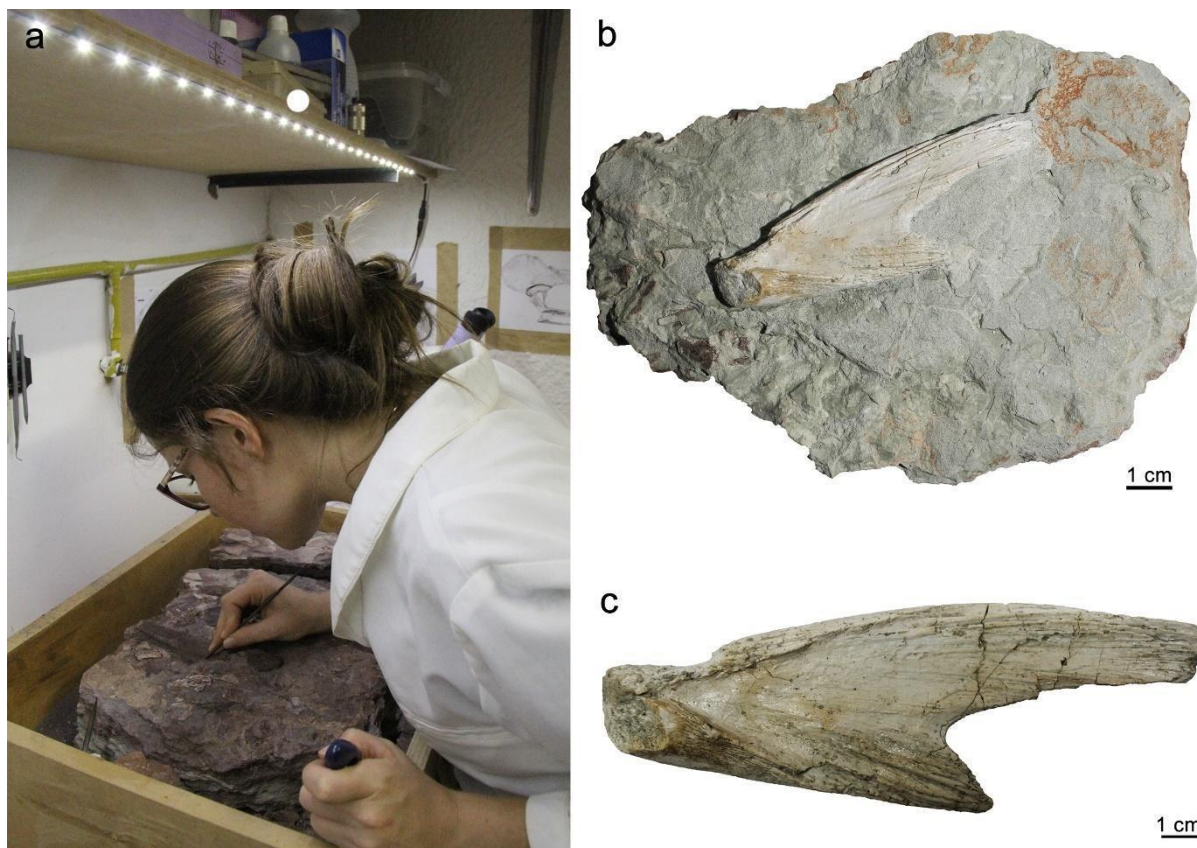
Em relação aos Lepisosteiformes, foram descritos de acordo com Silva et al. (2005), Melo e Carvalho (2017), Gallo (1998), Silva et al. (2011) e Silva (2020); Para Actinistia, Forey (1998), Cloutier e Forey (1991), Cloutier (1991), Carvalho (2002), Carvalho e Maisey (2013), Cavin et al. (2016), Cavin et al. (2020) e Cavin et al. (2021). As microestruturas osteohistológicas, foram identificadas de acordo com Fernández et al. (2021) e Fernández et al. (2022).

As placas dentárias dos Dipnoiformes foram descritas com base em Brito et al., (1994), Silva e Azevedo (1992), Silva e Azevedo (1996), Toledo e Bertini (2005), Sousa (2006) e Alves et al. (2013). Já os Crocodilyformes, identificados com base em Romer (1956); e Hoffstetter e Gasc (1973); Pol (2005); Montefeltro et al. (2013); Nascimento e Zaher (2010); Carvalho et al. 2021.

Além dessas, foram analisadas algumas assinaturas tafonômicas nos fósseis, que correspondem ao grau de transporte e desarticulação (VOORHIES, 1969; HOLZ e SIMÕES, 2002), quebra dos ossos (BEHRENSMEYER, 1975; SHIPMAN et al. 1981), intemperismo e corrosão, e abrasão mecânica (DRISCOLL, 1970; DRISCOLL e WELTON, 1973; BRETT e BAIRD, 1986; RICH e ZAMBITO, 2022). O grau de empacotamento e plano de acamamento também foram observados em campo e em laboratório, com base em Holz e Simões (2002).

Os fósseis foram fotografados durante os processos de coleta e preparação (Câmera Canon EOS 60D - DS126281). Em seguida, preparados mecanicamente, alternando entre ponteiras e agulhas que variaram em espessuras, com a remoção total ou parcial (a depender da fragilidade do osso) da rocha matriz (Figura 03), com o auxílio de lupa com aumento de 3,75 X. Por fim, protegidos com uma camada de resina (paraloid B72), diluída em acetona em concentrações de 5% a 10%.

Figura 03 - Processo de separação total do fóssil da matriz rochosa. **a:** preparação mecânica. **b:** osso na matriz; **c:** osso isolado após a preparação. Exemplo com espécime MPSC P 7681.



Fonte: O Autor (2024).

Para as análises histológicas, seguiu-se os protocolos propostos por Chinsamy e Raath, 1992. As amostras foram retiradas do espinho cefálico (Hybodontidae), bem como de quatro angulares e três metapterigoides de *Mawsonia*, além de duas amostras de dois osteodermos de Crocodyliformes. A seção foi preparada usando técnicas padrão de histologia fóssil no PaleoCAV (UFPE) (Figura 04). O material foi embutido em resina epóxi transparente Resapol T-208, catalisada com Butanox M50 e cortada com lâmina de ponta diamantada montada em serra. O lado de montagem foi retificado a úmido com politriz metalográfica (Aropol-E, Arotec Ltda), com lixas abrasivas Arotec de granulometria crescente (60/P60, 120/P120, 320/P400, 1200/P2500). Foi alcançada uma seção de 60 μm de espessura.

Quadro 01 - Exemplos de vertebrados fósseis, procedentes da Formação Brejo Santo, depositados no Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens da Universidade Regional do Cariri/Santana do Cariri-CE.
MPSC: Museu de Paleontologia de Santana do Cariri.

ESPÉCIE	NÚMERO DE TOMBO
Hybodontidae	MPSC P 5248 (Espinho dorsal)
<i>Planohybodus</i> sp.	MPSC P 5247 (Espinho cefálico)
Lepisosteiformes	MPSC P 7653 (Escamas do tipo “ <i>Lepidotes</i> ”) MPSC P 7654 (Escamas do tipo “ <i>Lepidotes</i> ”) MPSC P 7655 (Escamas do tipo “ <i>Lepidotes</i> ”) MPSC P 7656 (Escamas do tipo “ <i>Lepidotes</i> ”)
<i>Mawsonia</i> sp.	MPSC P 7657 (paresfenoide) MPSC P 7658 (paresfenoide) MPSC P 7659 (paresfenoide) MPSC P 7660 (paresfenoide) MPSC P 7661 (paresfenoide) MPSC P 7662 (paresfenoide) MPSC P 7663 (pós-parietal) MPSC P 7664-LPU 882 (supratemporal) MPSC P 7665 <i>Mawsonia</i> (opérculo) MPSC P 7666 (metapterigoide) MPSC P 7667 (metapterigoide) MPSC P 7668 (metapterigoide) MPSC P 7669-LPU 875 (coronoide principal) MPSC P 7670-LPU 847 (angular) MPSC P 767 (angular) MPSC P 7672-LPU 879 (angular) MPSC P 7673 (angular) MPSC P 7674 (angular) MPSC P 7675 (angular) MPSC P 7676 (esplénial) MPSC P 7677 (esplénial)

	MPSC P 7678 (dentário) MPSC P 7679-LPU 823 (dentário) MPSC P 7680 (dentário) MPSC P 7681 (dentário) MPSC P 7684 (cerato-hial) MPSC P 7685-LPU 835 (cleitro) MPSC P 7686-LPU 1530 (clavícula)
<i>Neoceratodus</i> sp.	MPSC P 7687 (Placa dentária) MPSC P 7688 (Placa dentária)
Crocodyliformes	MPSC R 7689 (Vértebra cervical) MPSC R 7690 (Osteodermo lateral) MPSC R 7691 (Osteodermo caudal)

Fonte: O Autor (2024).

As amostras foram observadas usando microscópios polarizadores petrográficos sob luz normal. As imagens foram obtidas usando um Zeiss AxioCam ICc 5, montado em um Zeiss Axio Scope.A1. As imagens foram realizadas no Laboratório de Crustáceos do Semiárido da Universidade Regional do Cariri. (LACRUSE/URCA) e no Laboratório de Zoologia da Universidade Regional do Cariri. Em seguida, as microestruturas foram identificadas e discutidas com base nas propostas de Jarve (2016) e Beck et al. (2016).

Figura 04 - Etapas de corte e preparação de lâminas para análises histológicas. **a:** Espinho cefálico de Hybodontidae, retângulo apontando para análise. **b:** Etapas de preparação de lâminas. **c:** Imagem obtida do corte histológico do osso angular de *Mawsonia* (MPSC P 7672 - LPU 879). **d-e:** Imagens obtidas do corte histológico de um osteodermo de Crocodilyformes (MPSC R 7690) e do espinho cefálico do tubarão Hybodontidae (MPSC P 5248), respectivamente.



Fonte: O Autor (2024).

Para a avaliação da estrutura química das amostras das três tafofácies utilizou-se a espectroscopia na região do infravermelho. Inicialmente, a fim de homogeneizar as amostras, transformou-se em pó os fragmentos analisados com o auxílio de um pistilo e almofariz de ágata e, em seguida, os pós foram peneirados. Os espectros no infravermelho foram obtidos em um espectrômetro modelo VERTEX 70v da Bruker. Utilizou-se um acessório Platinum ATR de reflectância total atenuada da Bruker para as análises. Os espectros foram adquiridos na região de $4000\text{-}400\text{ cm}^{-1}$, com resolução de 2 cm^{-1} e 128 varreduras. A aplicação desta técnica é de grande valia para este estudo, visto que as impressões digitais dos minerais constituintes das amostras elucidaram a composição dos espécimes fósseis das tafofácies investigadas.

5. CONTEXTUALIZAÇÃO GEOLÓGICA

A Formação Brejo Santo (Andar Dom João), aflora em todo leste da Bacia do Araripe, com uma espessura de até 450 m, repousa discordantemente sobre a Formação Cariri e faz contato gradacional com a unidade sobrejacente, a Formação Missão Velha (FAMBRINI et al., 2012b; FAMBRINI et al., 2013b; FAMBRINI et al., 2020; GUZMÁN-GONZALEZ et al., 2020).

Esta formação representa uma unidade lacustre de sedimentos depositados na Depressão Afro-Brasileira (Jurássico Superior), correlacionada às bacias de Sergipe (Formação Bananeiras) e de Camamu (Formação Aliança, Membro Capianga) e ao rifte abortado do Recôncavo-Tucano-Jatobá (Formação Aliança, Membro Capianga) (BRAUN, 1966; ASSINE, 2007; SCHERER et al., 2007; KÜCHLE et al., 2011; FAMBRINI et al., 2013b).

Os fósseis de formas não marinhas encontrados nesta formação, também indicam que houve uma sedimentação lacustre, com aporte fluvial, em ambientes propícios à formação de red-beds. Além disso, nos folhelhos e laminitos vermelhos, são encontrados ostracodes típicos do Andar Dom João como *Bisulcocypris pricei*, *Darwinula oblonga*, *Darwinula leguminella*, *Theriosynoecum miritiensis*, *Theriosynoecum quadrinodosum*, *Reconcavona? incertae* (BRAUN, 1966; VIANA et al. 1971; COIMBRA et al., 2002; ASSINE, 2007; BARROS, 2010; BARROS et al., 2011; FAMBRINI et al., 2013b; SCHERER et al., 2014).

Küchle et al. (2011) tratam esta Formação como um grande paleolago, formado por um grande evento de inundação (“lago capianga”), que envolve tanto a Formação Brejo Santo, como as Formações Bananeiras (Bacias de Sergipe e Alagoas), bem como o Membro Capianga da Formação Aliança (Bacias do Jatobá, Recôncavo, Tucano). Estes autores ainda relacionam os estratos da Formação Brejo Santo como representante de um dos pontos com maior evento de inundação. Além disso, mostram que sua associação de fácies (arenitos bem selecionados, de grão médios a finos, com raras estratificações cruzadas ou com laminação na camada horizontal, intercaladas por lama, por vezes sobrepostos por argilitos maciços ou laminados) é interpretada como um ambiente composto por canais fluviais efêmeros.

Os depósitos da Formação Brejo Santo, marcam o início da resposta ao evento de subsidência mecânica decorrente do processo de rifteamento do Gondwana, que atuou no interior do Nordeste do Brasil (FAMBRINI et al., 2012b; FAMBRINI et al., 2013b). É constituída, principalmente, por argilitos, folhelhos calcíferos castanho-avermelhados (provavelmente representavam depósitos de lama, que, em consequência das variações

bruscas do nível do lago foram oxidadas) e siltitos, que variam de cinza-esbranquiçados a esverdeados (ASSINE 1993; CHAGAS, 2006; ASSINE, 2007; FAMBRINI et al., 2012b; FAMBRINI et al., 2013b). Alguns pelitos ocorrem em níveis delgados de calcário argiloso e, principalmente, arenitos calcíferos, abundantemente fossilíferos. Essas rochas afloram na porção leste da bacia (ASSINE 1993, 2007; CHAGAS, 2006; FAMBRINI et al. 2012b; FAMBRINI et al. 2013b) (Figura 06).

Silvestre et al. (2017), caracterizam três fácies para esta formação: (1) folhelhos e siltito esverdeados, (2) argilitos/siltitos maciços e (3) compreendendo Arenitos Calcíferos, que apresentam rápida precipitação de partículas em suspensão, e com aporte fluvial efêmero em intervalos de cheia. O ambiente foi interpretado como lacustre para todas essas fácies. Os argilitos e folhelhos avermelhados, com folhelhos esverdeados intercalados, predominam nesta formação. É considerada a primeira fase lacustre da Bacia do Araripe, com influência fluvial, com aporte de rios efêmeros, sob condições climáticas quentes e estações bem definidas, formada por lagos ou lagoas intermitentes, as quais evaporaram por consequência de condições climáticas e tectônicas (FAMBRINI et al., 2007, 2008, 2010a, 2011c, 2012b, 2013b, 2020).

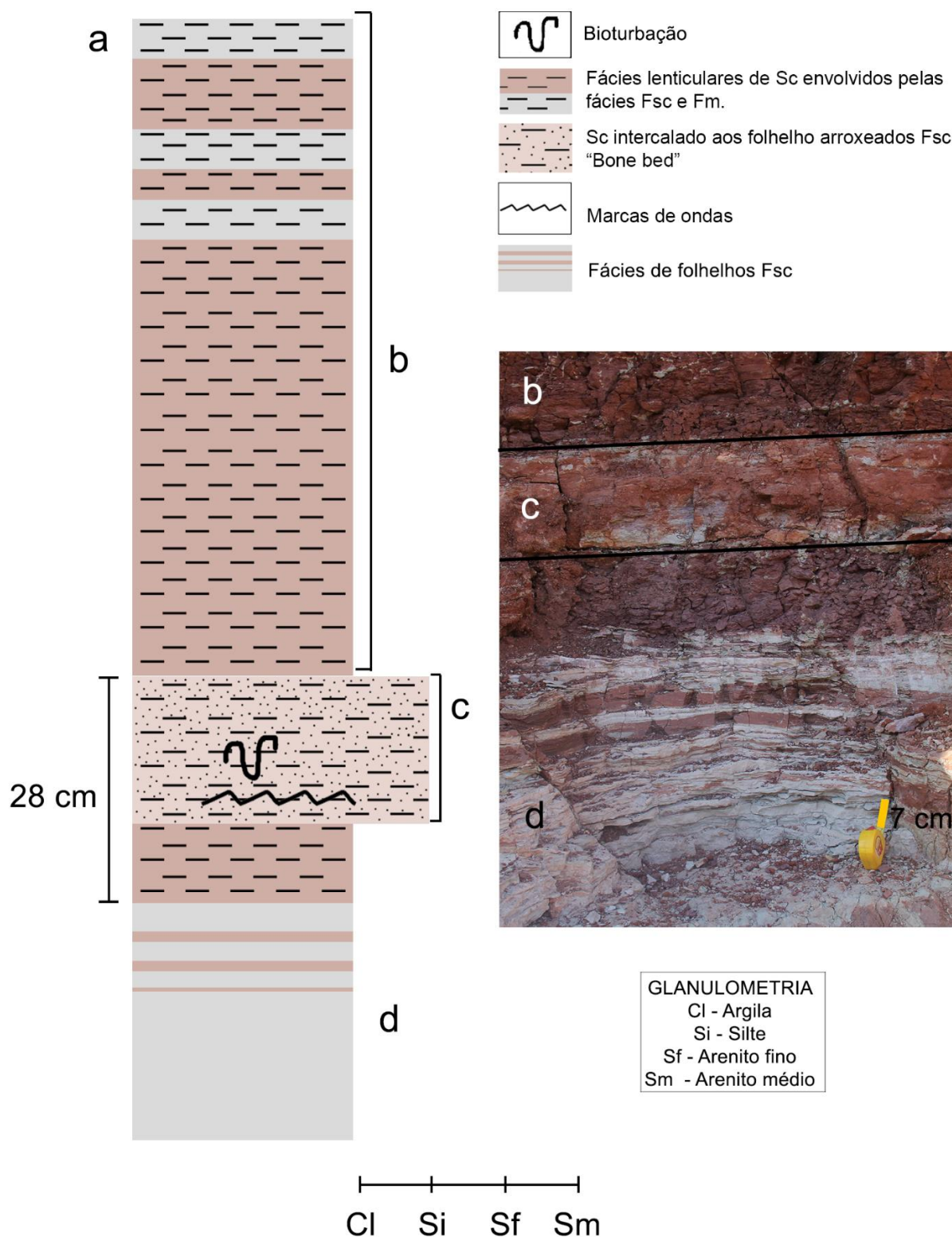
Nos arenitos calcíferos, onde são encontrados os *bone beds* da Formação Brejo Santo, também foram identificadas marcas de ondas, essas marcas também foram observadas por Fambrini et al. (2007, 2008, 2010a, 2011c, 2012b, 2013b), e Silvestre et al. (2017). Os níveis de coloração esverdeada representam fases mais profundas do nível dos lagos e os níveis de coloração avermelhada representavam depósitos de lama que oxidaram em decorrência das variações bruscas dos lagos, com exposições subaéreas mais prolongadas, dando origem a condições propícias à formação de red-beds (FAMBRINI et al., 2013b).

6. RESULTADOS

Em comparação com as fácies descritas por Silvestre et al. (2017), foram identificadas em campo as três fácies: folhelhos esverdeados/acinzentados (Fcs), argilitos/siltitos maciços (marrom/arroxado) (Fm) e arenito calcífero (mesclado entre avermelhado e acinzentado) (Sc) (Figura 05).

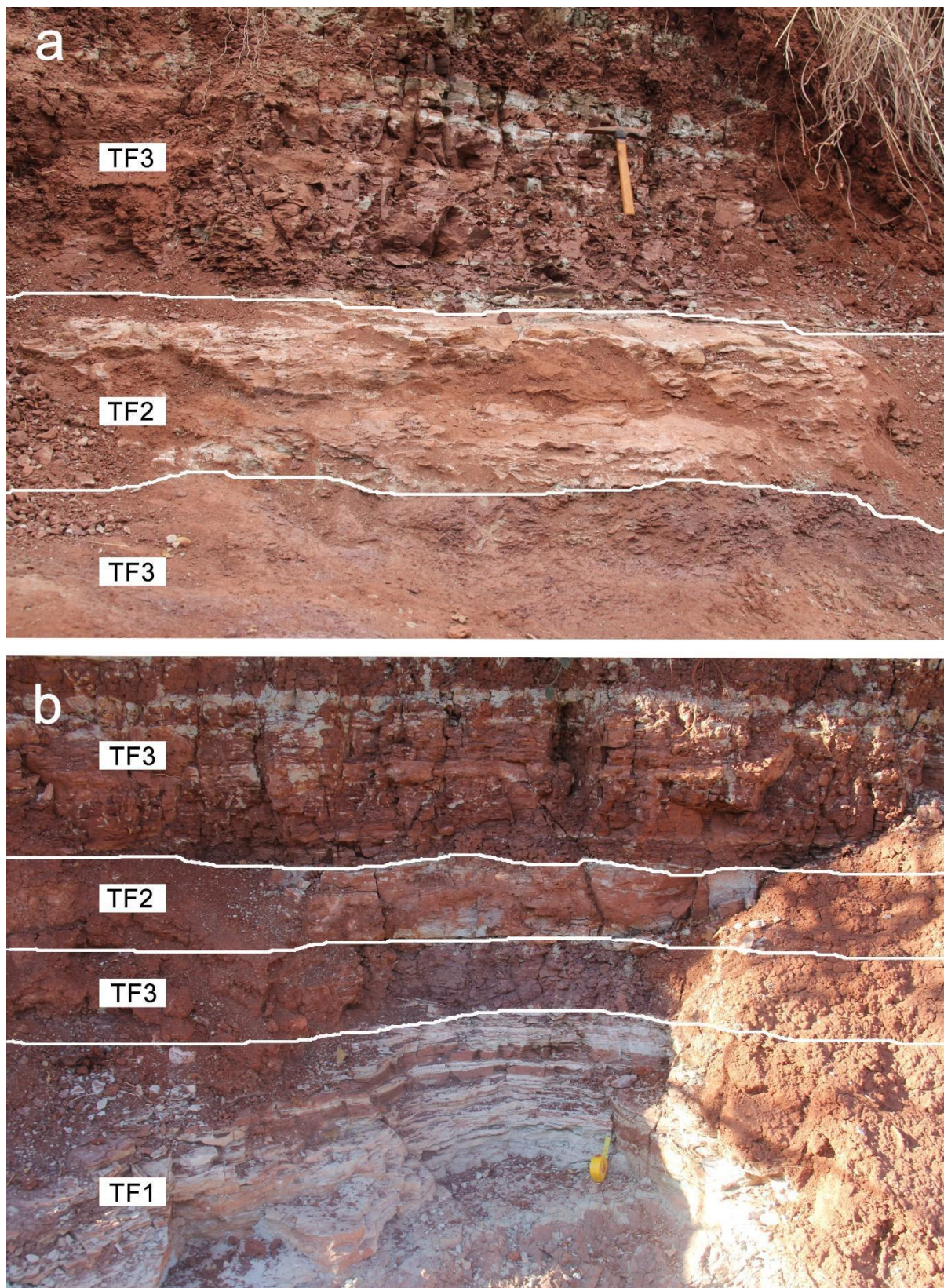
Também foram identificadas três tafofácies, que coincidem com a caracterização litofaciológica, as quais foram denominadas aqui como Tafofácies 1 (TF1) para o nível de arenito calcífero; Tafofácies 2 (TF2) para a de argilitos/siltitos maciços (*bone beds*); e Tafofácies 3 (TF3) para o nível dos argilitos maciços (Figura 06).

Figura 05 - Perfil sedimentológico mostrando litofácies do afloramento da Formação Brejo Santo **a:** Sequência deposicional; **b:** Camadas lenticulares fácies Sc circundadas pelas fácies Fsc e Fm; **c:** Sc intercalado com Fsc roxo – *bone beds* – com marcas de onda. Os espinhos foram encontrados nos níveis dos *bone beds* indicados no perfil estratigráfico.



Fonte: Batista et al. (2023).

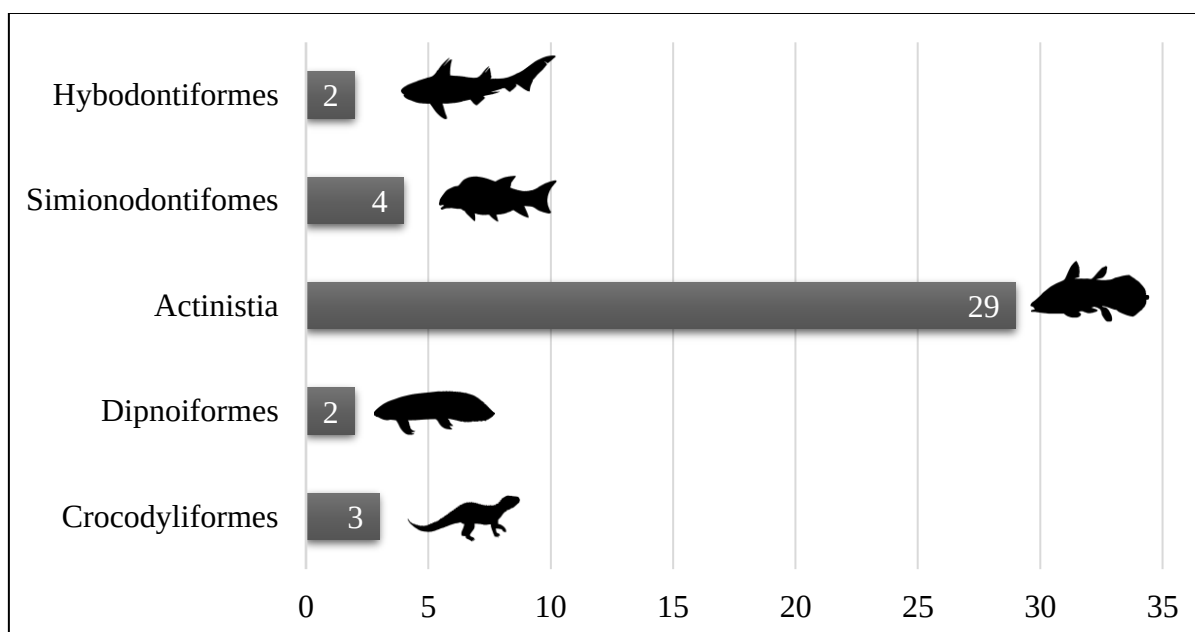
Figura 06: Tafofácies encontradas nos níveis analisados da Formação Brejo Santo. **a**: Primeiro ponto de coleta; **b**: segundo ponto de coleta.



Fonte: O Autor (2024).

Para um estudo tafonômico detalhado foram analisados 200 fósseis em laboratório (ver Anexo 02). Destes, foi possível a identificação taxonômica total ou parcial de 40 espécimes, incluindo: 02 Hybodontiformes, 04 Lepisosteiformes, 28 Actinistia, 02 Dipnoiformes, e 03 Crocodyliformes (Figura 07).

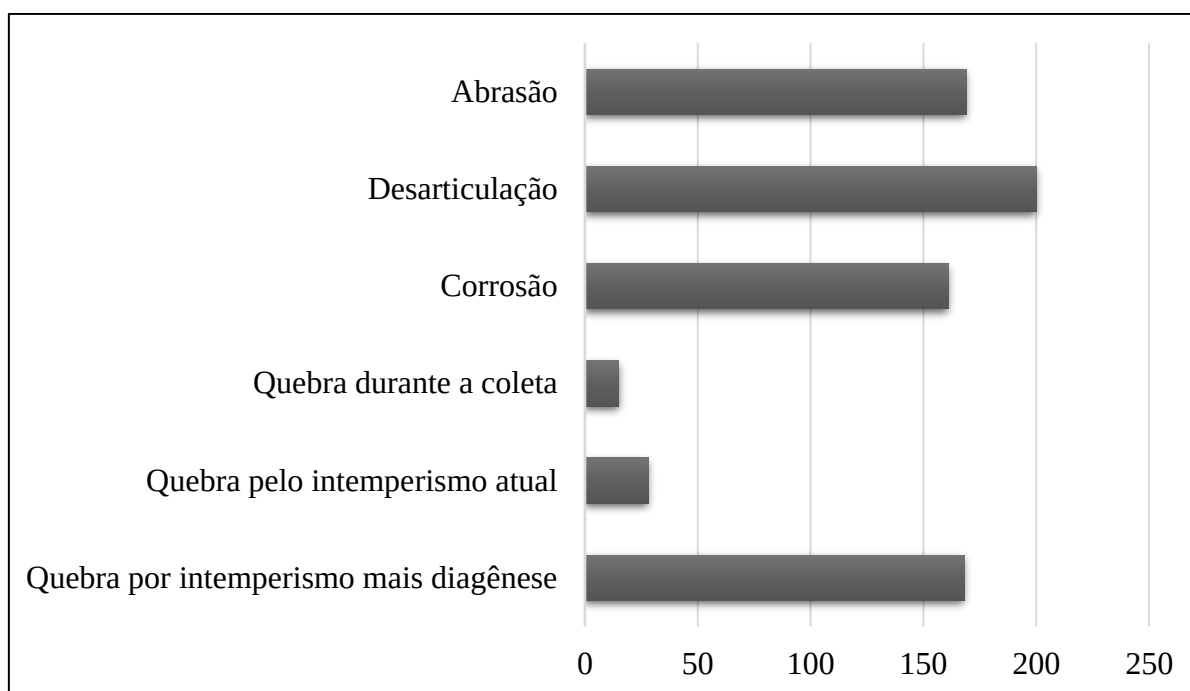
Figura 07 - Paleofauna identificada para a Formação Brejo Santo, totalizando 40 exemplares.



Fonte: O Autor (2024).

Para os 200 fósseis analisados, aplicou-se uma ficha tafonômica para avaliar o grau de articulação dos ossos, a presença ou ausência de marcas de abrasão, quebra, corrosão e intemperismo (Figura 08). Desta forma, observa-se que 100% da amostragem é composta por ossos desarticulados e 84% apresentam marcas de abrasão. Quase 100%, com exceção de três espécimes apresentam quebra, seja ocasionada pelo intemperismo, durante a fossilização, coleta, ou ambos os fatores associados. Vale ressaltar que 78% do total amostral possui quebra por intemperismo associada a processos antes da fossilização. Adicionalmente, 80% dos fósseis apresentam algum grau de corrosão, e praticamente todos foram afetados pelo intemperismo atual.

Figura 08 - Tipos de feições tafonômicas de 200 amostras analisadas.



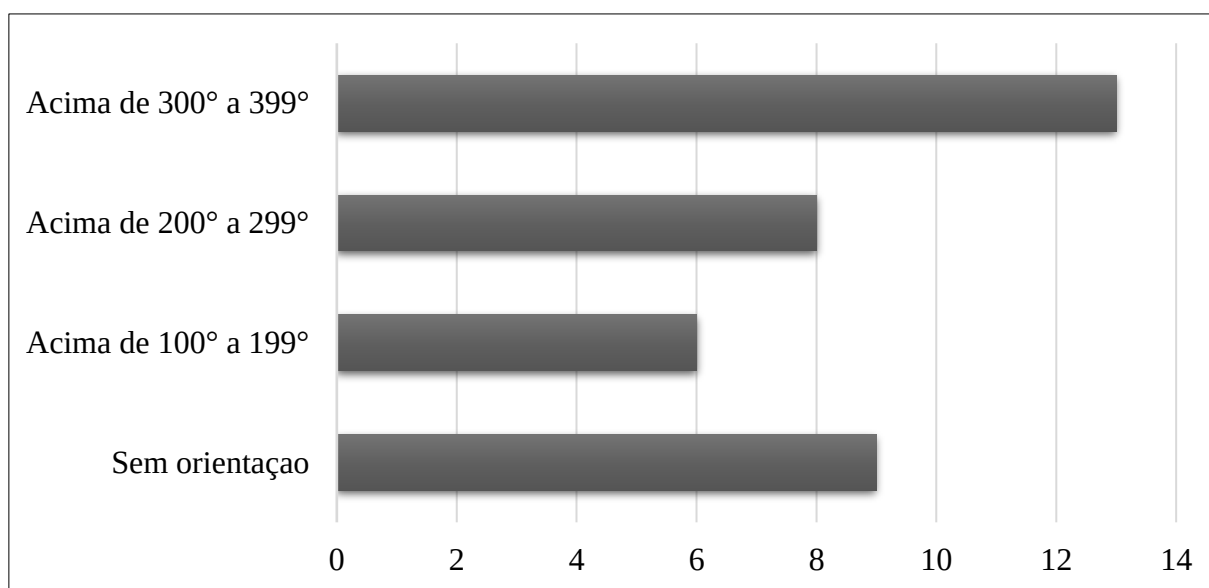
Fonte: O Autor (2024).

Tanto no campo quanto em laboratório foram observados o grau de empacotamento dos bioclastos que varia de frouxo e dispersos a frouxo/disperso, e fracamente empacotado (Figura 12), bem como plano de acamamento que ocorre no eixo oblíquo, com posições intermediárias (Figura 13). A orientação azimutal também foi observada em campo, mais especificamente para a tafofácies 02, correspondente ao nível de *bone beds*.

6.1 TRANSPORTE E DESARTICULAÇÃO

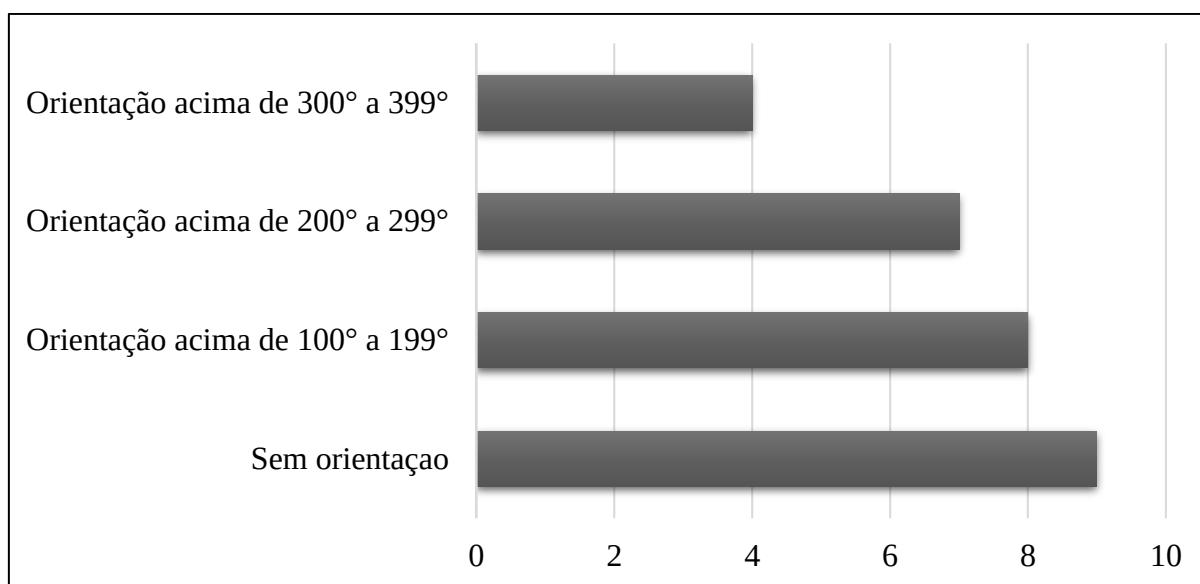
A orientação em planta azimutal da concentração fossilífera foi realizada em campo, abrangendo um total de cinquenta fósseis, exclusivamente na TF2. Observou-se que os dados obtidos não fornecem informações sobre a direção da paleocorrente; no entanto, mostram orientações preferenciais, caracterizadas por um fluxo oscilatório (Figuras 09 e 10), com percentuais quase equivalentes. Podendo ser notado que em 29% da amostragem os bioclastos estão direcionados a 100° e 199°, e 25% de 200° a 299° na primeira área; 36% de 300° a 399° e 22% com orientação entre 200° e 299° na segunda área. A análise estatística utilizando o teste qui-quadrado indicou uma tendência à igualdade nas frequências dessas orientações, tornando as diferenças estatisticamente não significativas. Assim, os fósseis apresentam orientações semelhantes como resultado. As tafofácies 01 e 03 não exibem direção e nem orientação preferencial.

Figura 09 - Orientação azimutal dos bioclastos analisados no afloramento, provenientes da área 01.



Fonte: O Autor (2024).

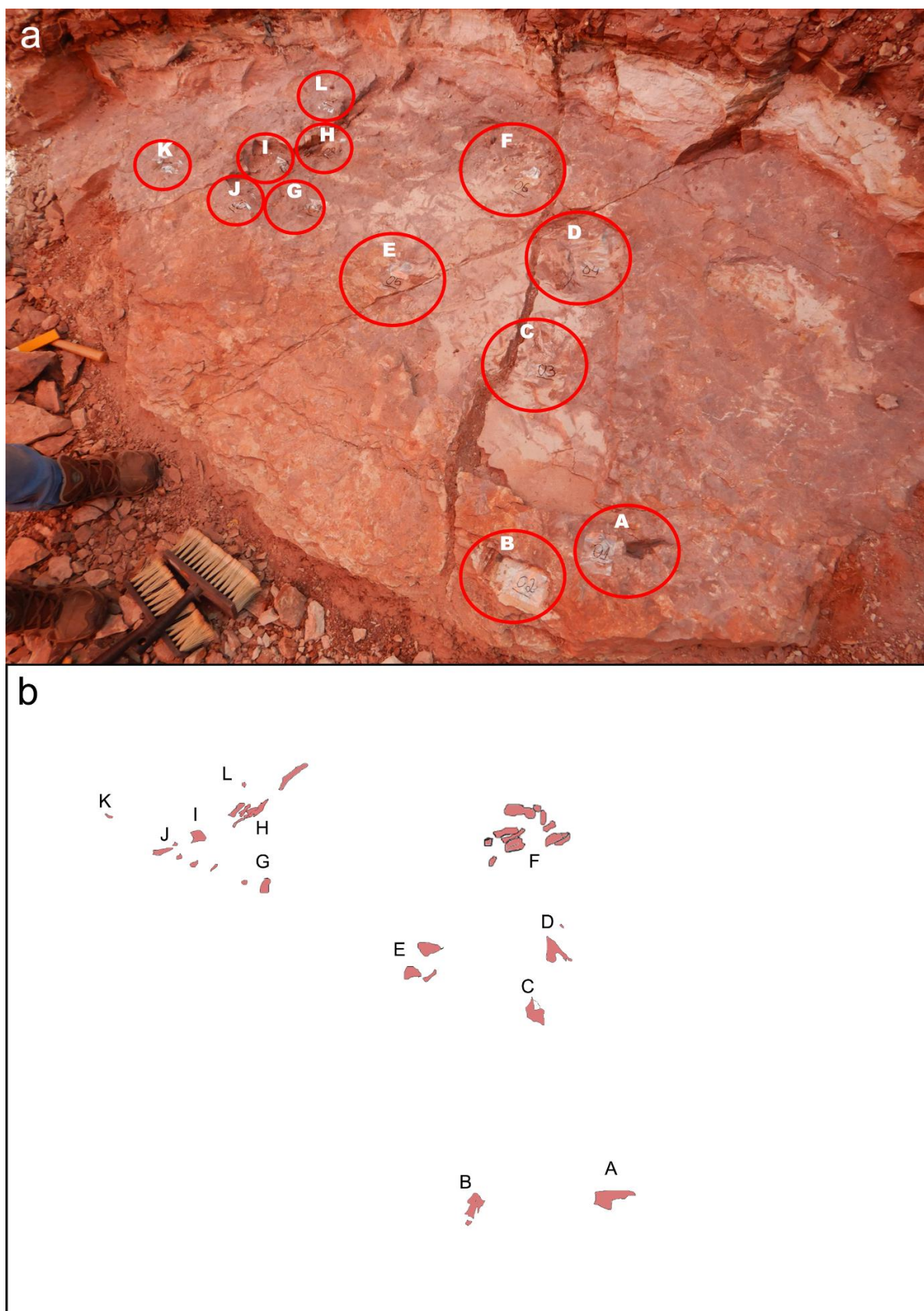
Figura 10 - Orientação azimuthal dos bioclastos analisados no afloramento, provenientes da área 02.



Fonte: O Autor (2024).

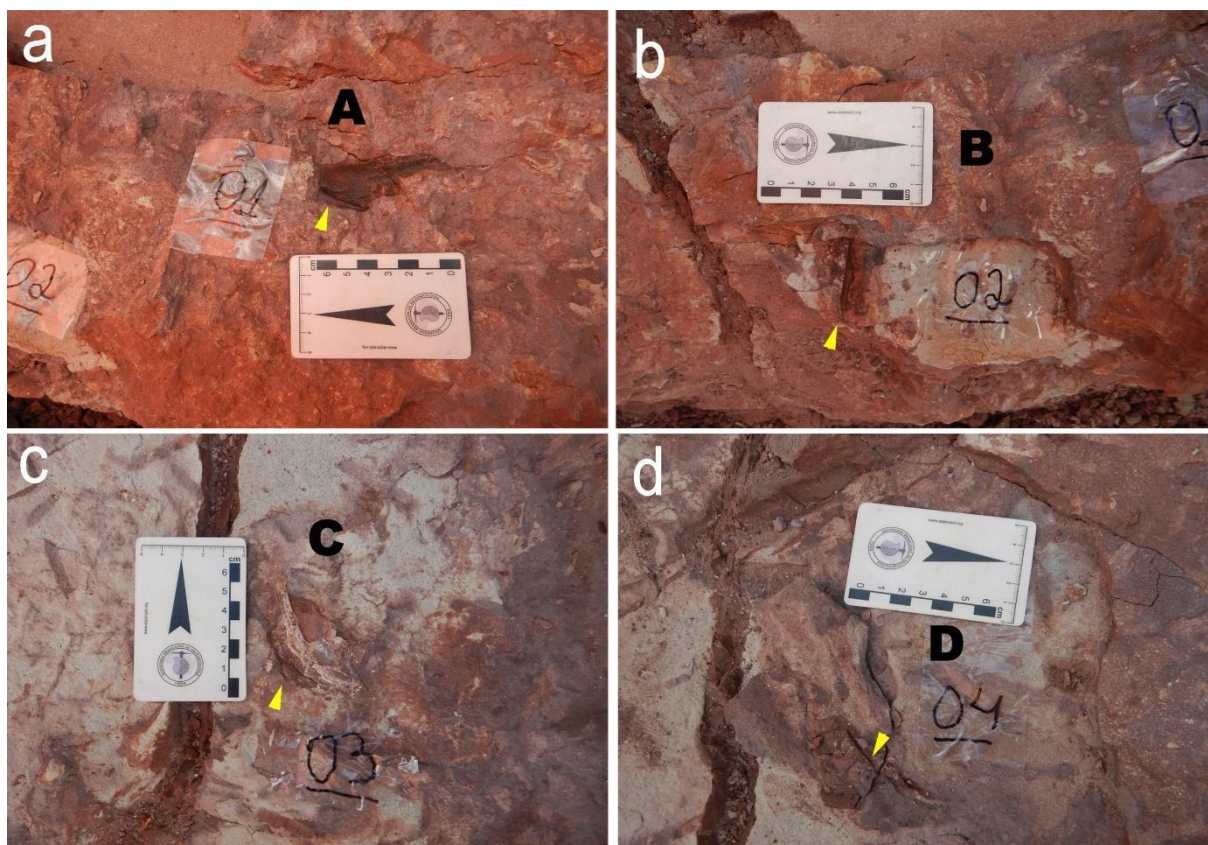
Todos os fósseis analisados estão desarticulados, e em sua maioria distribuídos de forma dispersa nos afloramentos (Figura 08 e 11), raramente formando pequenas aglomerações. Desta maneira, observa-se que o grau de empacotamento desses fósseis varia de frouxo e disperso a frouxo/disperso, e fracamente empacotado (Figuras 11, 12, 13, 14, 15). Além disso, a distribuição dos fósseis ocorre no eixo oblíquo, com posições intermediárias em relação a seu plano de acamamento (Figura 16). Os espécimes com tamanho entre 3 e 7 cm, correspondem a 78% do total amostral e os espécimes que variam de 8 a 16 cm correspondem a 22% da amostra analisada.

Figura 11 - Distribuição dos bioclastos na rocha matriz. **a:** Imagem completa da camada fossilífera; **b:** Desenho esquemático exibindo a forma de distribuição dos fósseis no afloramento. A e C: angular e metapterigoide de *Mawsonia* respectivamente. B; D-L: ossos indeterminados.



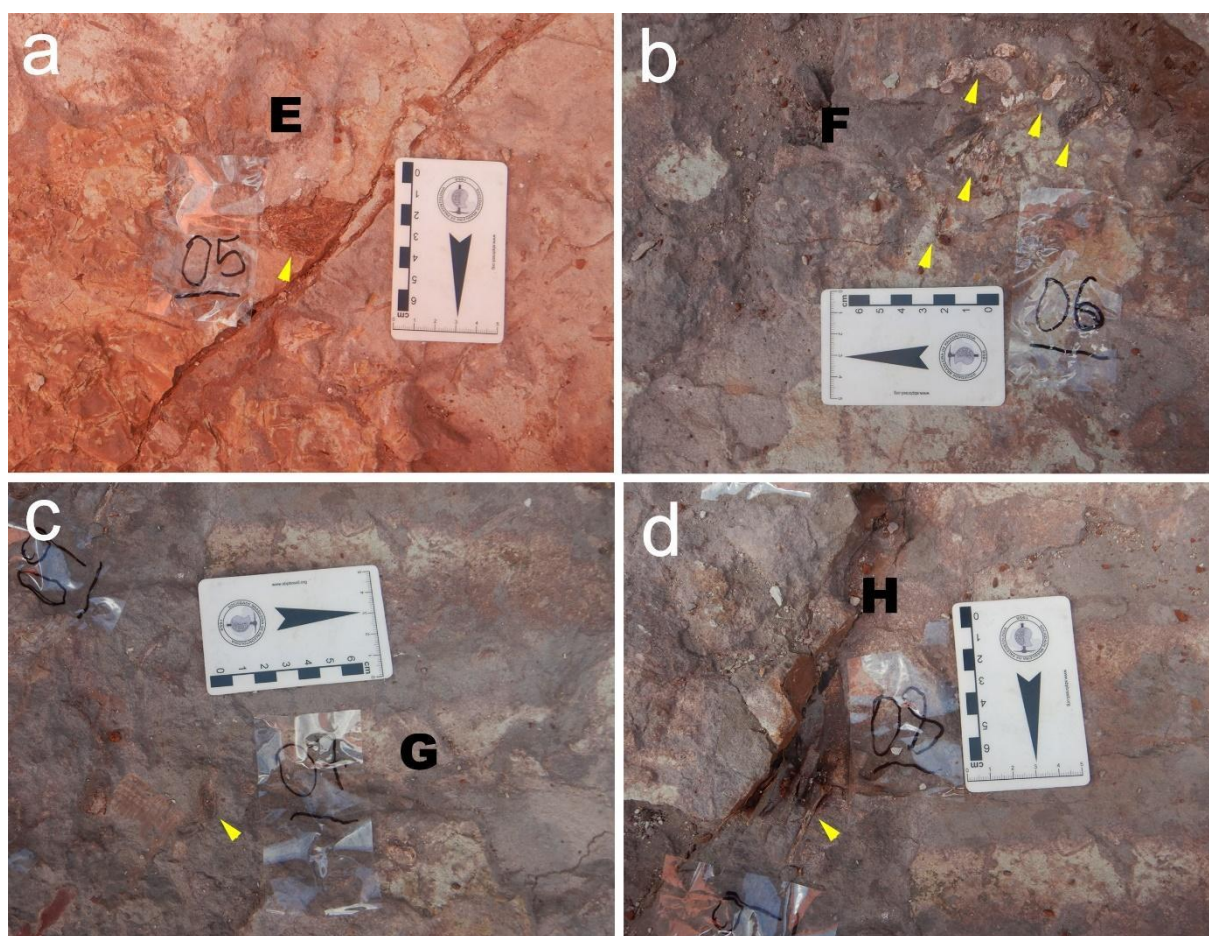
Fonte: O Autor (2024).

Figura 12 - Ampliação dos bioclastos representados na figura 11. A; B; C; D.



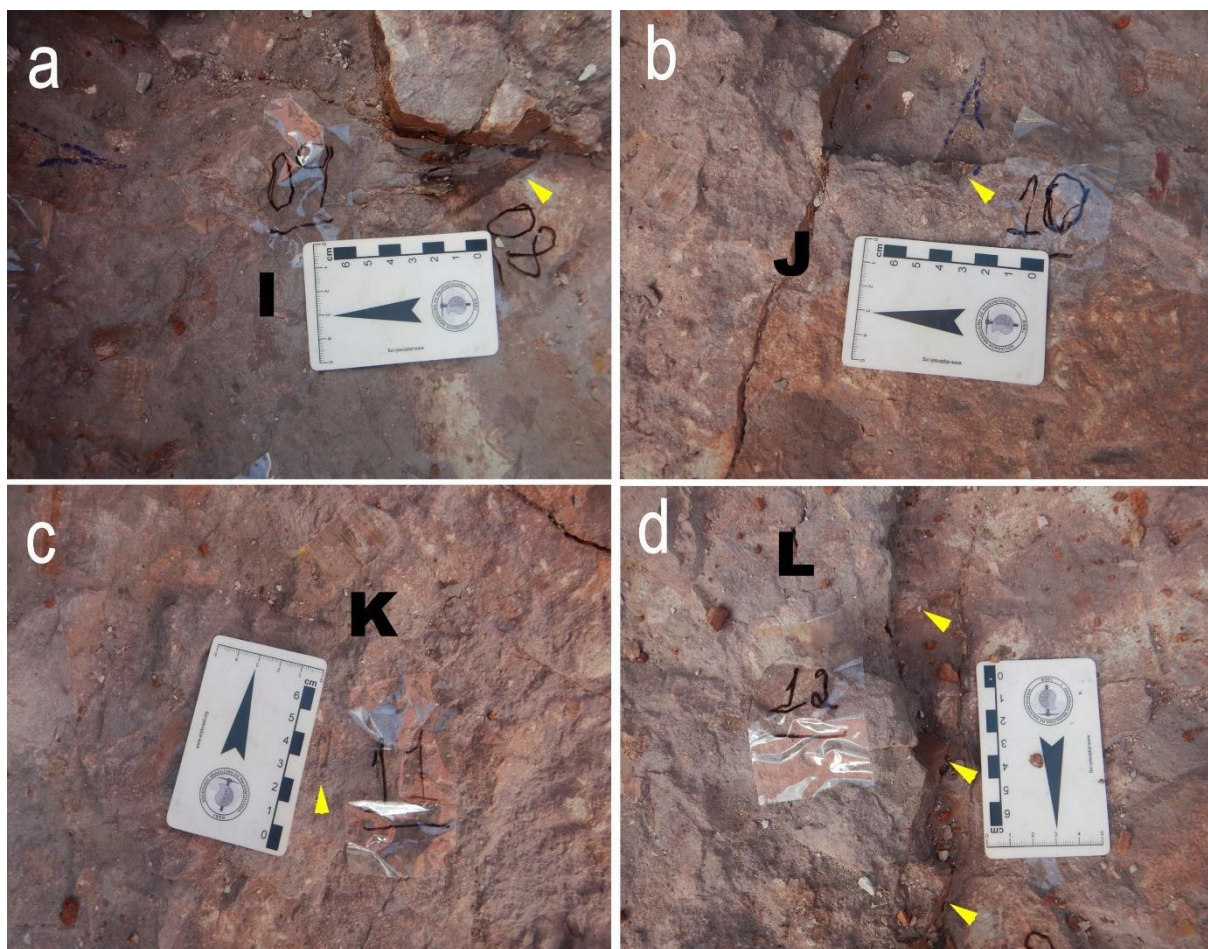
Fonte: O Autor (2024).

Figura 13 - Ampliação dos bioclastos representados na figura 11. E; F; G; H.



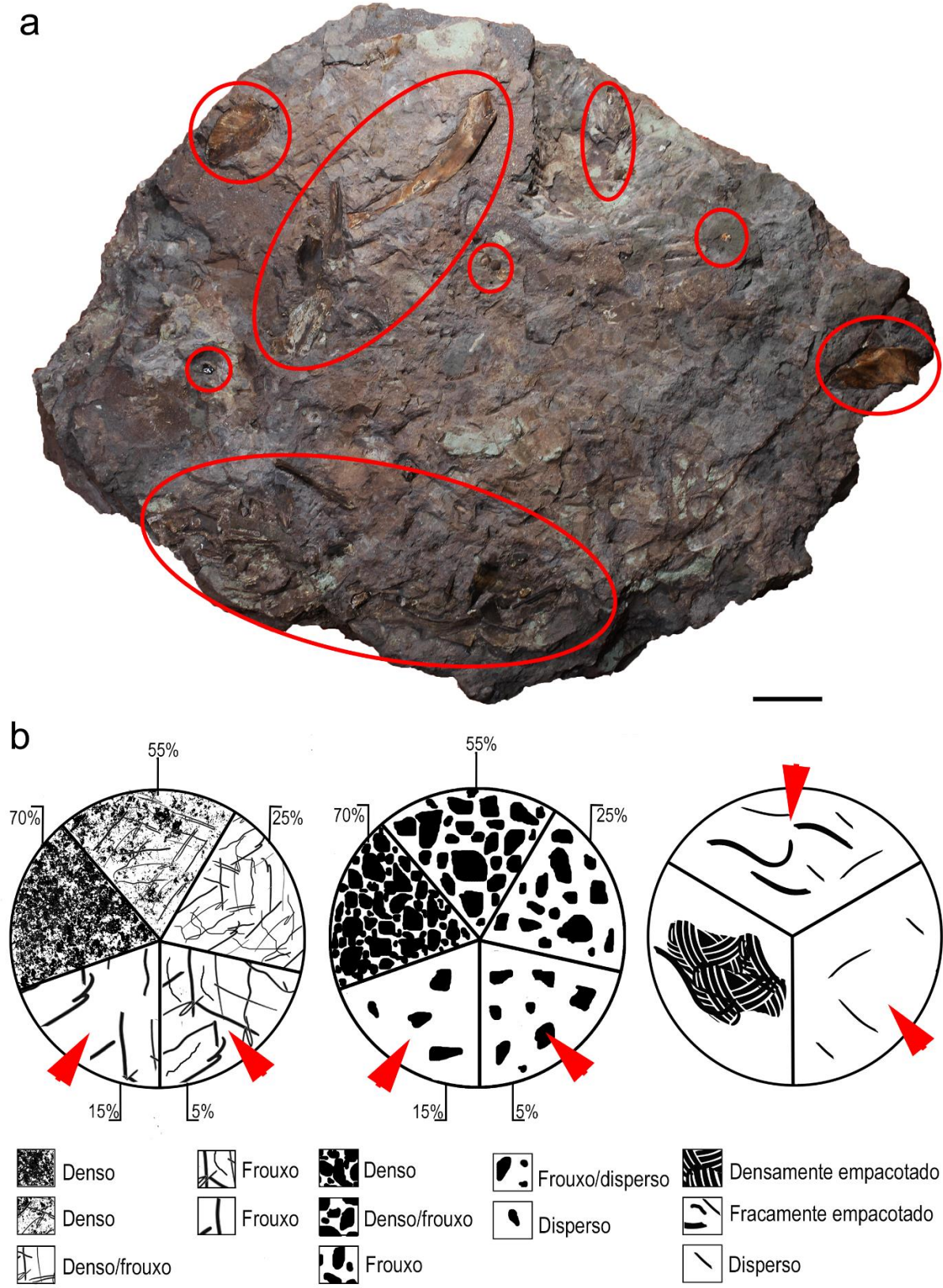
Fonte: O Autor (2024).

Figura 14 - Ampliação dos bioclastos representados na figura 11. I; J; K; L.



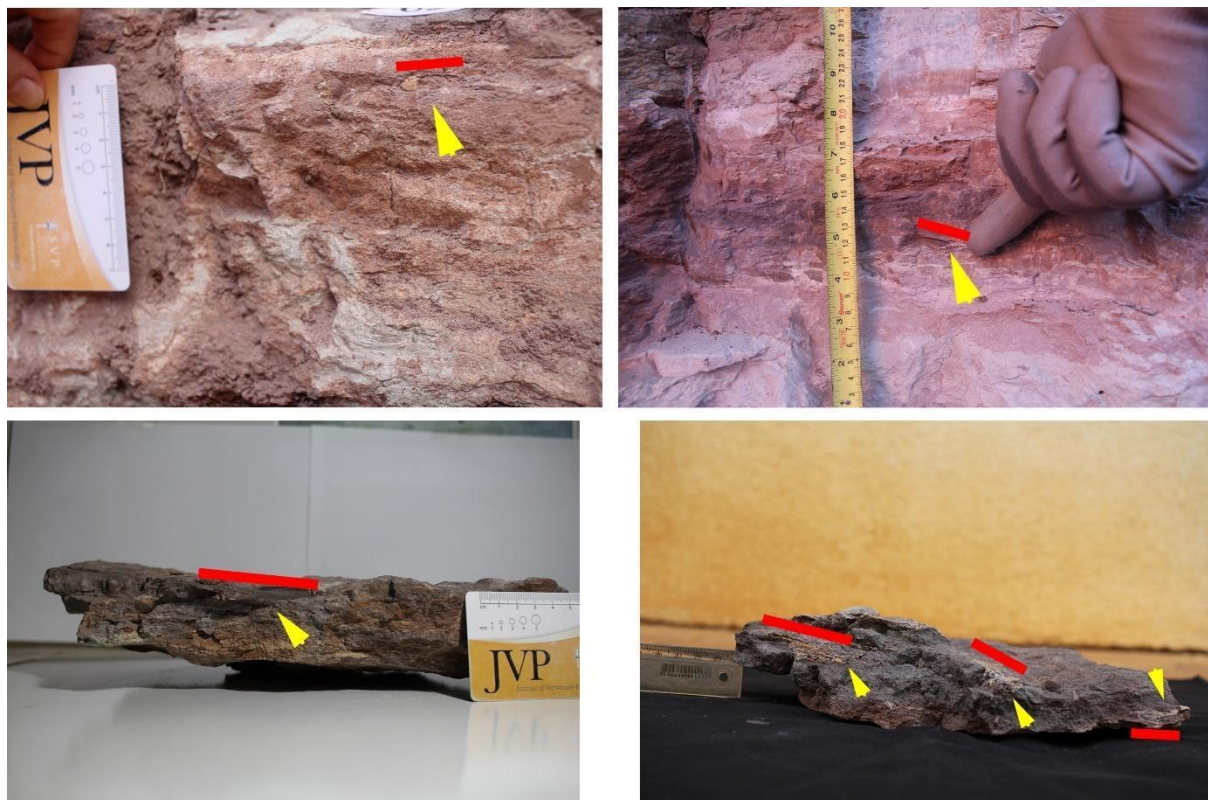
Fonte: O Autor (2024).

Figura 15 - Grau de empacotamento dos bioclastos. **a:** Bloco rochoso mostrando ossos frouxo/disperso e fracamente empacotado. **b:** Tabela indicando os variados graus de empacotamento retirada de Holz e Simões (2002). Círculos vermelhos indicam os fósseis.



Fonte: O Autor (2024).

Figura 16 - Representação dos planos de acamamento oblíquo dos bioclastos. Setas amarelas apontam os fósseis e linhas vermelhas indicam a orientação.

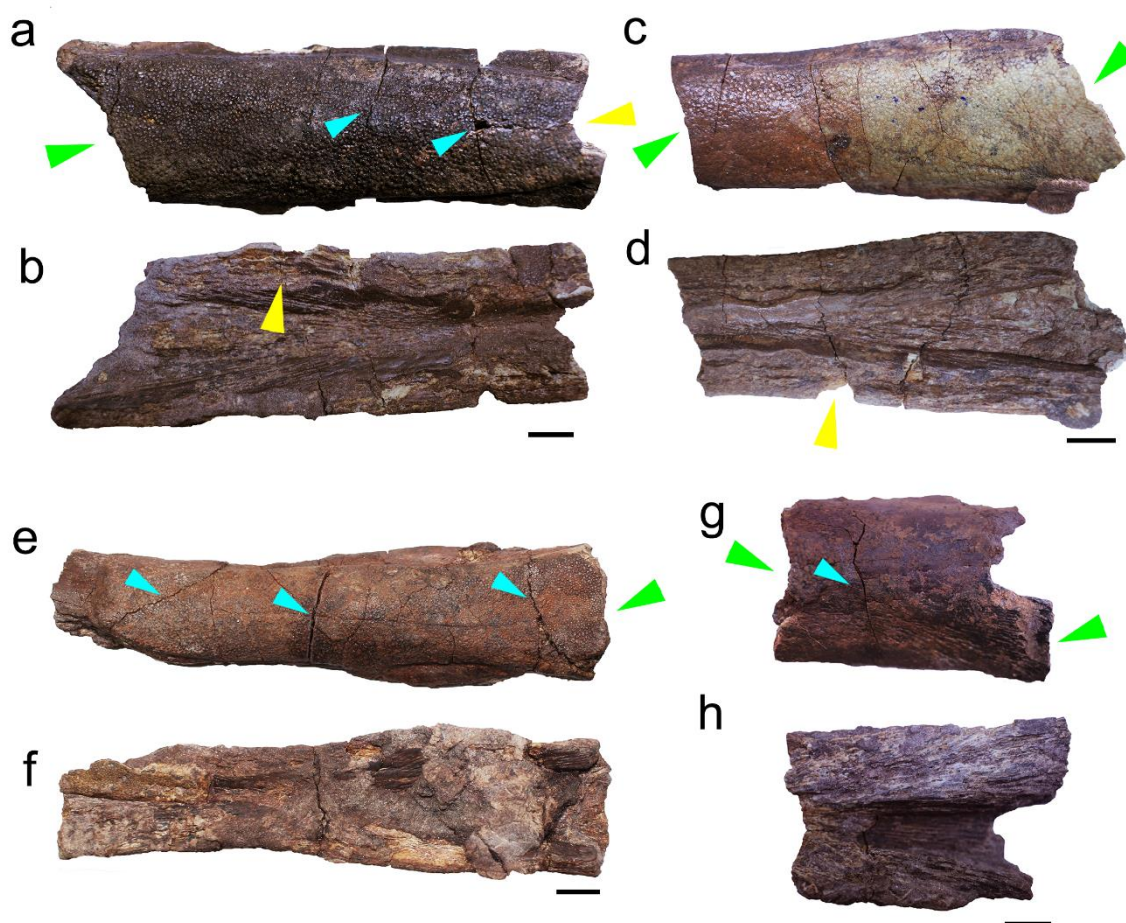


Fonte: O Autor (2024).

6.2 QUEBRA E INTEMPERISMO

Quase todos os ossos apresentam quebra (com exceção de apenas três amostras) (Figuras 08 e 17). Essas quebras podem ser atribuídas a processos diagenéticos, intempéricos e à coleta. Em sua maioria, apresentam simultaneamente dois tipos de quebra, onde 78% da amostra exibe tanto as ocasionadas durante os processos diagenéticos, como as produzidas pelo intemperismo físico/biológico atual (78% da amostra), os fósseis que apresentam quebra exclusivamente provocada pelo intemperismo equivalem a 13% do total amostral e a quebra ocasionada durante as coletas corresponde a 9% da amostra, embora essas últimas não sejam proeminentes (Figura 08).

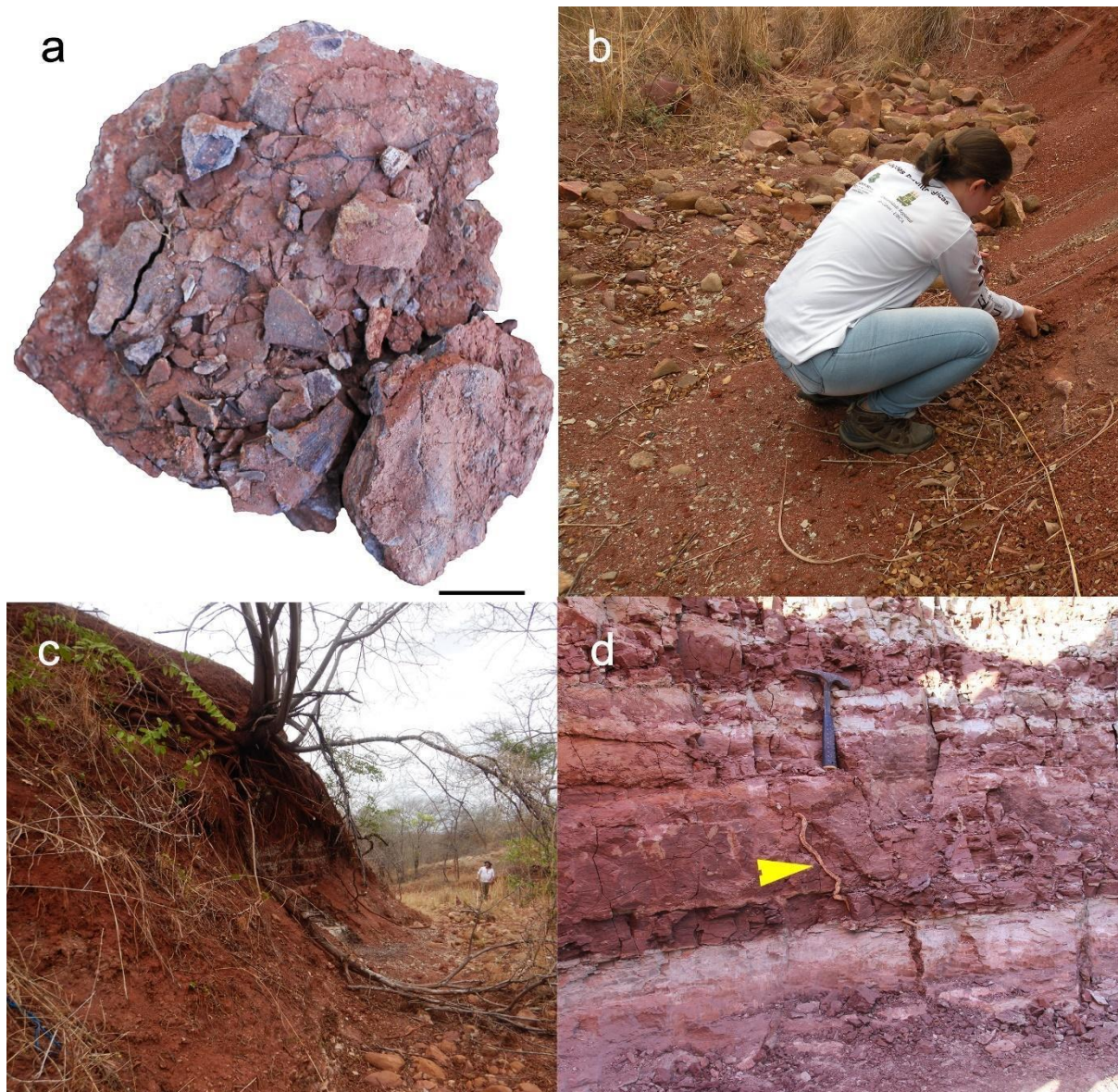
Figura 17 - Imagem apontando a quebra nos ossos (Parasfenoide de *Mawsonia* sp.). Setas amarelas: quebra ocasionada pela coleta; Setas verdes: quebra antes da fossilização; Setas azuis: quebra ocasionada pelo intemperismo. **a-b**: MPSC P 7657; **c-d** MPSC P 7658; **e-f** MPSC P7659; **g-h**: MPSC P 7660.



Fonte: O Autor (2024).

Os ossos apresentam forma tridimensional, descartando a possibilidade de compactação destes durante o processo diagenético. Por outro lado, a maioria dos fósseis são encontrados fragmentados e/ou fraturados. Os principais tipos de intemperismo (presente em quase todas as amostras) que atuaram nesses fósseis foram o químico, através da absorção da água das chuvas e riachos em épocas chuvosas, ocasionando expansão das rochas pelas águas das chuvas e posterior ressecamento, e físico-biológico pela inserção de raízes nos sedimentos (Figura 18), que interfere no processo diagenético dos fósseis, sendo um forte fator para boa ou má preservação destes.

Figura 18: Imagens evidenciando o processo de intemperismo na Formação Brejo Santo. **a:** rocha com fósseis contendo raízes mostrando o intemperismo físico-biológicos; **b:** aglomerado de rochas levadas pelas enchentes, mostrando a atuação intensa do intemperismo químico; **c:** afloramento contendo raízes mostrando o intemperismo físico-biológicos; **d:** gretas de contração mostrando a pressão atuante nas rochas.



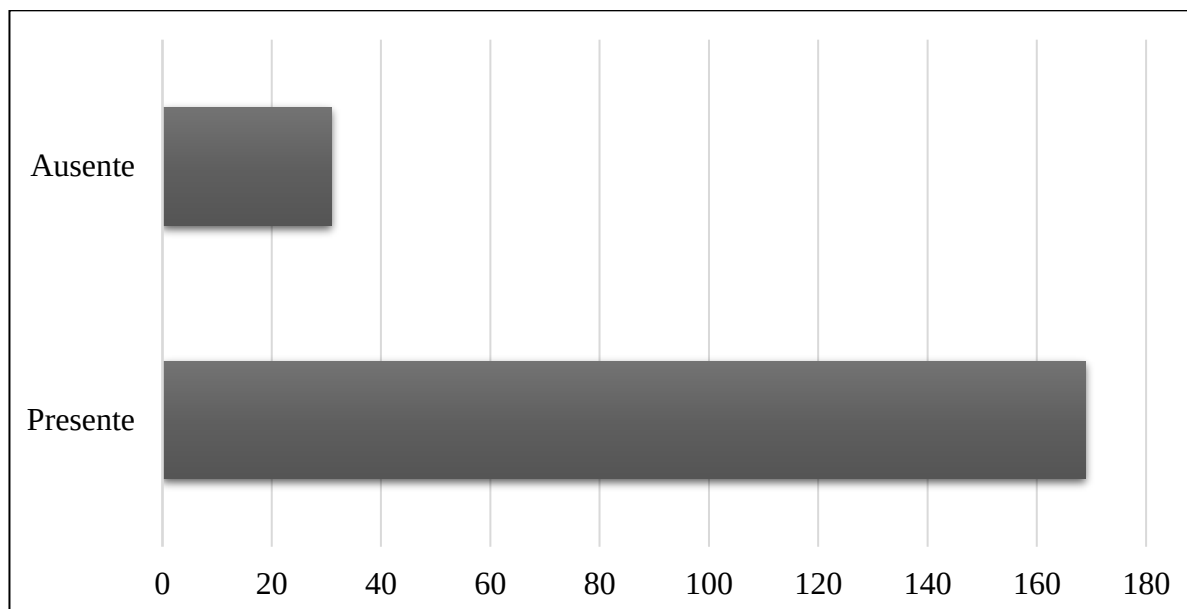
Fonte: O Autor (2024).

6.3 ABRASÃO E CORROSÃO

Do total amostral, 84% apresentam marca de abrasão mecânica ocasionada pelo transporte hidráulico, e todos os fósseis que apresenta marcas de abrasão sofreram impacto mecânico significativo nas laterais, alguns preservando apenas a região mais central do osso (41% da amostra), corroborando com a hipótese de um transporte rápido e por saltação e/ou suspensão. 51% do total observado apresentam simultaneamente bordas arredondadas e

pontiaguda, 5% apenas arredondadas e 44% com bordas pontiagudas (em decorrência do intemperismo atual) (Figura 19).

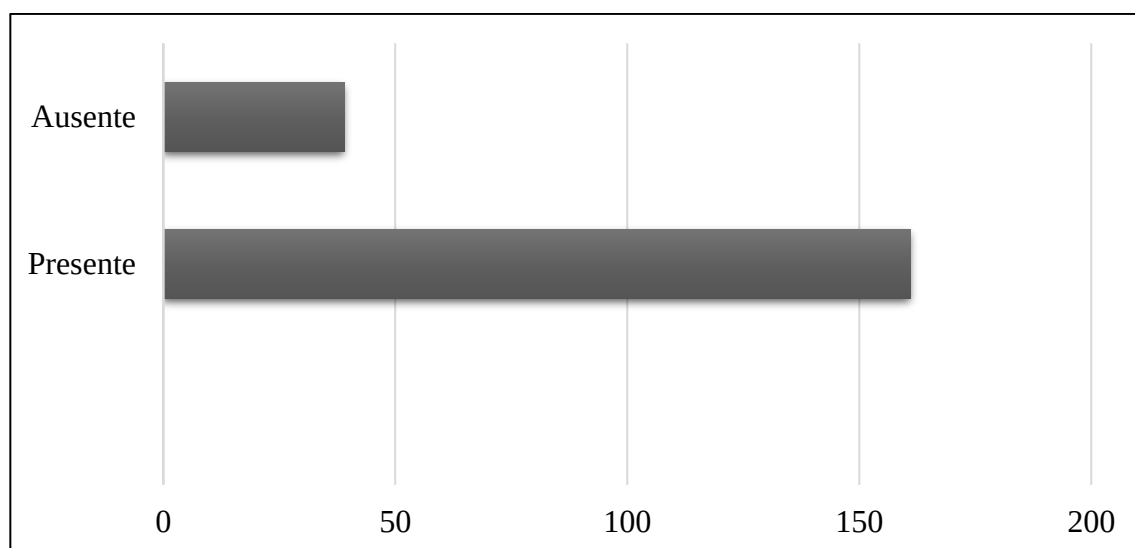
Figura 19: Marcas de abrasão dos ossos.



Fonte: O Autor (2024).

Dos 200 fósseis examinados, 161 dos fósseis exibem algum grau de corrosão, correspondendo a 80% da amostra. Dentro desse conjunto, 19% mostram baixa corrosão, com grande parte das suas estriações preservadas, 61% com um grau moderado de corrosão, e estriações parcialmente preservadas, e 20% com alto grau de corrosão com fósseis sem nenhuma ou pouquíssima estriação presente no osso (Figura 20). Todos os fósseis com alto grau de corrosão, e mais da metade da amostra total observada, pertencem a TF2, no nível dos *bone beds*, em ossos de coloração mais avermelhada (Figura 21). Em relação às tafofácies 01 e 03, possuem menor e maior grau de corrosão, respectivamente. A corrosão resultou na perda total de estriações em ossos que deveriam exibi-las, como é o caso de alguns fósseis de *Actinistia*.

Figura 20 - Figura indicando proporção de corrosão dos ossos.



Fonte: O Autor (2024).

Figura 21 - Dentários de *Mawsonia* sp. representando grau de corrosão dos *bone beds* (TF2) e dos folhelhos calcíferos (TF1). **a:** LPU 7679 - LPU 823, dentário proveniente dos *bone beds* com maior grau de corrosão, indicadas pelas setas vermelhas; **b:** LPU 7681, dentário provindo dos folhelhos calcíferos, com nenhum grau de corrosão e maior detalhe de estriações. Setas vermelhas indicando os locais mais corroídos.

a



b



Fonte: O Autor (2024).

6.4 ANÁLISE COMPOSICIONAL VIA ESPECTROSCOPIA NO INFRAVERMELHO COM TRANSFORMADA DE FOURIER

A análise composicional via espectroscopia no infravermelho com transformada de Fourier foi aplicada em fragmentos fósseis de partes do crânio de peixes do gênero *Mawsonia* (angular e dentário) e um fragmento não identificado, bem como na matriz rochosa, em três tafofácies aqui identificadas: TF3, nível de argilitos maciços, TF2 no nível dos *bone beds* e TF1 nos níveis dos folhelhos calcíferos.

Os resultados da espectroscopia no infravermelho dos fragmentos fósseis para as três tafofácies aqui identificadas exibiram composições químicas semelhantes (Gráfico 1A). Os três espectros exibiram a impressão digital de íons do grupo carbonato (CO_3^{2-}): uma banda dupla de absorção em 1453 e 1419 cm^{-1} (estiramento assimétrico de C-O), em 871 cm^{-1} (deformação fora do plano de C-O) e em 712 cm^{-1} (deformação no plano de C-O), modos característicos do mineral calcita (VOITENKO et al., 2004, LEE et al., 2017, ZHANG et al., 2019).

Bandas características do grupo fosfato (PO_4^{3-}) também são exibidas: em 1024 e 1088 cm^{-1} (estiramento assimétrico de P-O), em 963 cm^{-1} (estiramento simétrico de P-O), em 605 e 564 cm^{-1} (deformação fora do plano de P-O) e em 468 cm^{-1} (deformação no plano de P-O), modos característicos do mineral hidroxiapatita (PADILLA et al., 2008, PORALAN et al., 2015, LEE et al., 2017). Vale ressaltar, que as bandas em 1453, 1419 e 871 cm^{-1} indicam a substituição de íons do grupo fosfato por íons carbonatos, resultando em uma hidroxiapatita carbonatada do tipo B. A cristalinidade da hidroxiapatita carbonatada pode ser confirmada também pelas bandas duplas em 605 e 564 cm^{-1} (ZHANG et al., 2019).

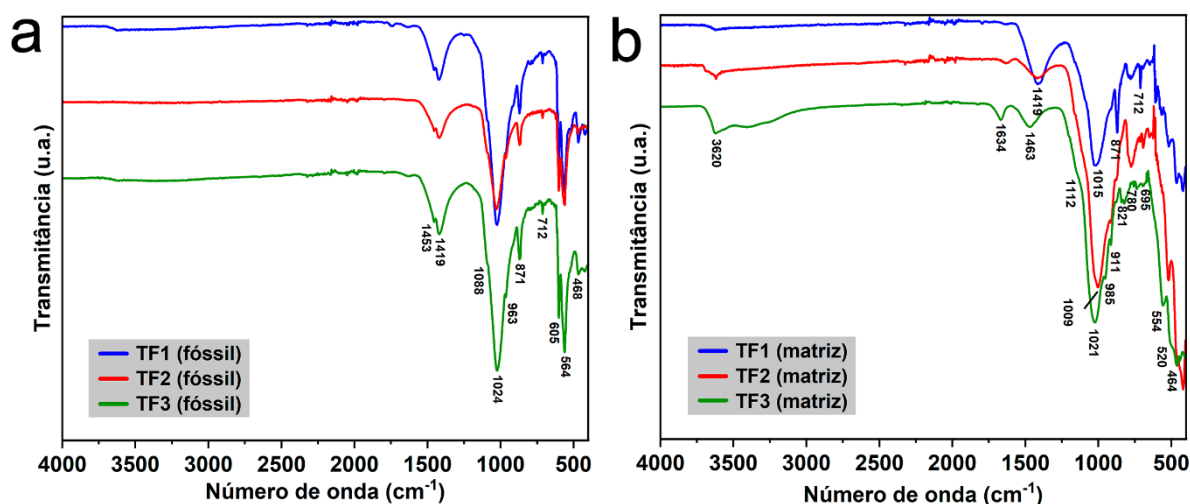
Os resultados da espectroscopia no infravermelho da matriz mineral das tafofácies aqui caracterizadas, indicam que as três tafofácies possuem aluminossilicatos como minerais predominantes em suas composições (Gráfico 1B). A presença de aluminossilicatos pode ser identificada através das bandas de absorção relacionadas aos modos vibracionais de Si-O-(Si, Al). As bandas em torno de 3620 e 1634 cm^{-1} são características do grupo hidroxila (OH^-), modos de estiramento e dobramento de O-H, respectivamente, sugerindo a presença de água na matriz mineral (LI et al., 2021).

A região espectral em torno de 1015 cm^{-1} apresenta múltiplos picos de absorção relacionados à aluminossilicatos, como em 1112 cm^{-1} (estiramento de Si-O-Si), em 1009 cm^{-1} (estiramento de Al-O-Si), em 985 cm^{-1} (estiramento assimétrico de Si-O-H), em 911 cm^{-1} (estiramento de Al-O-H) e em 554 cm^{-1} (estiramento de Si-O-Al) (Si-OH) (BISHOP et al.,

2013, LENHARDT et al., 2021, ELLERBROCK et al., 2022). Nas tafofácies pode ser identificado o mineral calcita, representado pelas bandas em 1419 cm^{-1} (estiramento assimétrico de C-O), 871 cm^{-1} (deformação fora do plano de C-O) e 712 cm^{-1} (deformação no plano de C-O) (ZHANG et al., 2019, LEE et al., 2017, VOITENKO et al., 2004).

O mineral quartzo também pode ser identificado nas três tafofácies, de acordo com as bandas em 780 cm^{-1} (estiramento simétrico de Si-O), em 695 cm^{-1} (estiramento simétrico de Si-O) e 520 cm^{-1} (estiramento assimétrico de Si-O) (YUSUF, 2023). Além disso, as bandas de absorção na região de $800\text{-}400\text{ cm}^{-1}$ podem indicar também a presença do mineral hematita (Fe_2O_3), como em 464 cm^{-1} (estiramento de Fe-O) nas tafofácies (ČIULADIENĖ et al., 2018).

Gráfico 01 - Espectros com análise composicional via espectroscopia no infravermelho com transformada de Fourier. **a:** espectros de três fósseis retirados das tafofácies analisadas. **b:** espectros da matriz rochosa para as três tafofácies.



Fonte: O Autor (2024).

6.5 SEQUÊNCIA TAFONÔMIA INFERIDA E O MODO TAFONÔMICO DE PRESERVAÇÃO

Os lagos da Formação Brejo Santo apresentavam aporte fluvial e intermitentes, sendo composta por três fácies, já citadas anteriormente por Silvestre et al. (2017) (as de folhelhos (Fsc), argilitos/siltitos maciços (Fm) e arenito Calcífero (Sc), coincidindo com as tafofácies aqui identificadas, sendo divididas em três: TF1, TF2 e TF3 (Figura 22, 23 e 24).

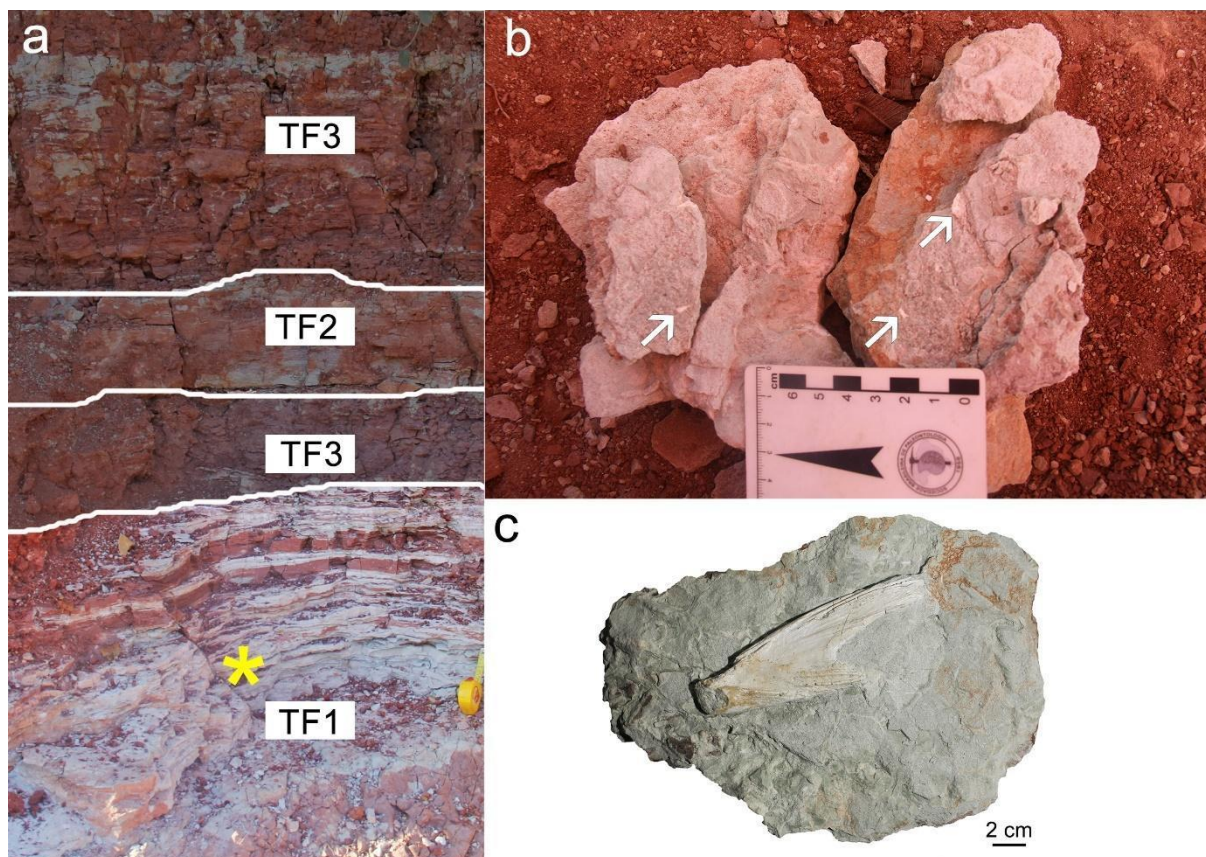
TF1 equivale aos folhelhos esverdeados/acinzentados intercalados a arenitos esverdeados, nos quais são encontrados ossos de peixes do gênero *Mawsonia* dispersos e

desarticulados, além de raras escamas do tipo *Lepidotes*, costelas de peixes isoladas e pequenos fragmentos ósseos não identificados. Nos níveis transicionais nota-se uma variação no nível da água, mostrando camadas avermelhadas e esverdeadas, sem registro fossilífero até a discordância com as TF2, que estão associadas aos níveis de arenitos calcíferos mesclados.

As TF2 correspondem aos níveis dos *bone beds*, rica em fósseis, principalmente de peixes, como tubarões Hybodontiformes, escamas do tipo *Lepidotes*, Dipnoiformes e *Mawsonia* (em maior abundância), bem como vértebras e osteodermas de Crocodilyformes. Essas camadas condizem com um ambiente de exposição subaérea (FAMBRINI et al., 2012b; 2013b), apesar disso os bioclastos permaneceram dispostos dentro do sedimento ao longo de toda TF2. Além disso, pode-se observar que nível dos *bone beds* exibe uma marcante variação de coloração em suas camadas, alternando entre tons mais esverdeados na parte superior (com menor quantidade de fósseis) para uma alternância de tonalidades avermelhadas (com maior abundância de fósseis), antes de retornar à predominância do verde na base. Assim como nas rochas, os fósseis das TF2 apresentam as mesmas variações na sua coloração.

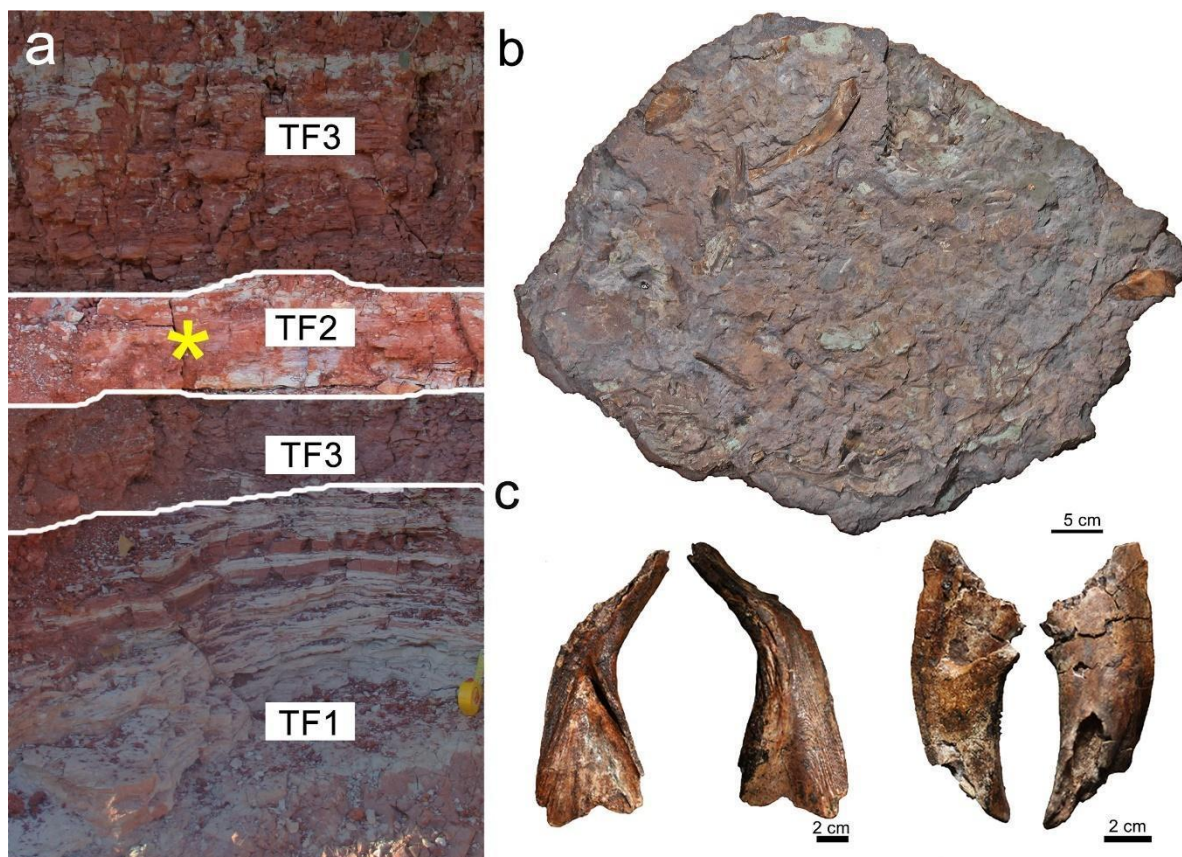
A TF3 corresponde ao conjunto de fácies mais frequente dessa formação, a qual é caracterizada por apresentar argilito com padrão maciço e coloração vermelho-arroxeadado, sendo friáveis e alterado, sendo a camada com maior exposição das rochas (SILVESTRE et al., 2017; FAMBRINI et al., 2013b). Os fósseis são mais raros, totalmente desarticulados e intemperizados (Figura 24). Nas análises de espectroscopia de infravermelho, também foi identificada a presença de hematita para essas tafofácies.

Figura 22 - Imagem exibindo o nível das Tafofácies 01 (TF1). **a:** Fácies da TF1. **b-c:** tipos de fósseis encontrados em TF1. Legenda: TF1: Primeira tafofácies, correspondente aos Folhelhos; TF2, segundo nível de tafofácies, correspondente aos Arenitos Calcíferos mesclados (*bone beds*); TF3: terceiro nível de tafofácies, argilitos/siltitos maciços. Linha branca separa as tafofácies.



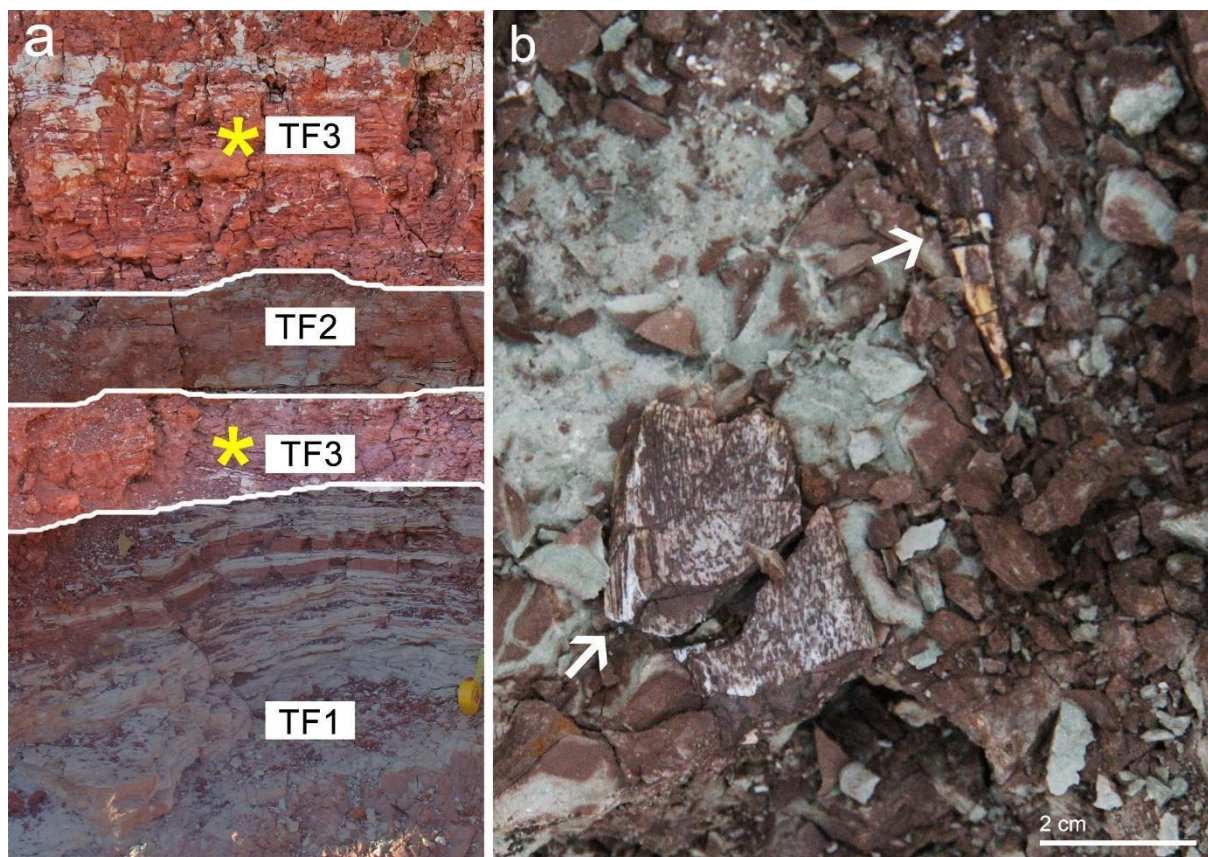
Fonte: Autor (2024).

Figura 23 - Imagem exibindo o nível das Tafofácies 02 (TF2). **a:** Fácies da TF2. **b-c:** tipos de fósseis encontrados em TF2. Legenda: Legenda: TF1: Primeira tafofácies, correspondente aos Folhelhos; TF2, segundo nível de tafofácies, correspondente aos Arenitos Calcíferos mesclados (*bone beds*); TF3: terceiro nível de tafofácies, argilitos/siltitos maciços. Linha branca separa as tafofácies.



Fonte: O Autor (2024).

Figura 24 - Imagem exibindo o nível das Tafofácies 03 (TF3). **a:** Fácies TF3. **b:** tipos de fósseis encontrados em TF2. Legenda: Legenda: TF1: Primeira tafofácies, correspondente aos Folhelhos; TF2, segundo nível de tafofácies, correspondente aos Arenitos Calcíferos mesclados (*bone beds*); TF3: terceiro nível de tafofácies, argilitos/siltitos maciços. Linha branca separa as tafofácies.



Fonte: O Autor (2024).

6.6 FAUNA DE VERTEBRADOS

6.6.1 Hybodontiformes

Chondrichthyes Huxley, 1880

Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Euselachii Hay, 1902

Hybodontiformes Patterson, 1966

Hybodontidae Owen, 1846

Planohybodus Rees and Underwood, 2008

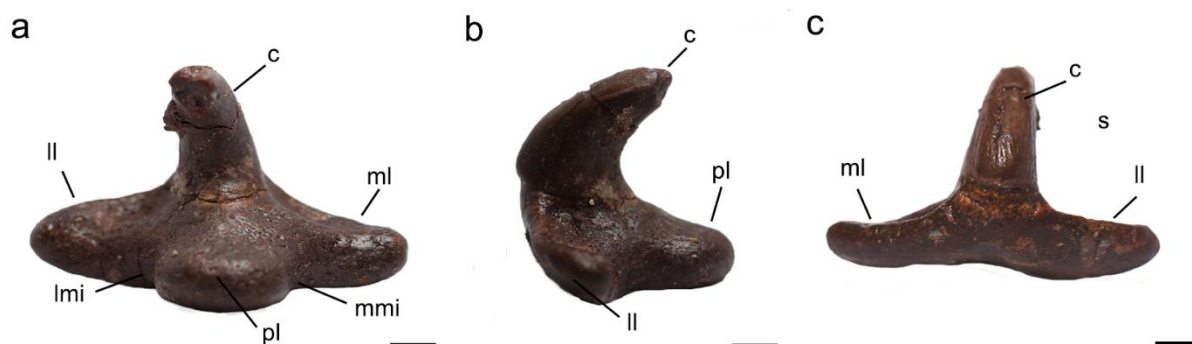
Espinho Cefálico – MPSC P5247: Foram encontrados dois espinhos (um cefálico e um dorsal), os quais representam dois indivíduos distintos. O espinho cefálico (MPSC P5247)

está quase completo, e com preservação tridimensional (Figura 25). Contém três lóbulos, sendo estes largos e arredondados, com recuos marginal e lateral pouco proeminentes; plataforma basal robusta e com uma arquitetura em forma de T, além de apresentar pequena curvatura voltada para frente presente no lóbulo lateral. O lóbulo lateral é um pouco mais curto e mais espesso que o lobo mesial. Do lóbulo lateral até o mesial foi medido cerca de 30 mm de comprimento; o lóbulo posterior é mais curto, com 20 mm de comprimento, no entanto, mais largo que os lóbulos lateral e mesial.

Os recuos marginais mesial e lateral são proeminentes e com ângulos semelhantes. O recuo marginal mesial é maior em direção à coroa e um notável estreitamento em sua porção central. A coroa é esmaltada, levemente estriada, e curvada posteriormente.

Este espinho apresenta cerca de 10,9 mm da base para a extremidade da coroa e 6,1 mm de largura do lóbulo lateral para o mesial. A extremidade distal da coroa encontra-se fragmentada, impossibilitando inferir se haveria ou não a presença da farpa do espinho. As características deste espinho foram atribuídas ao gênero *Planohybodus* (ver BERMÚDEZ-ROCHAS, 2009a, REES e UNDERWOOD, 2008, AGASSIZ, 1843, WOODWARD, 1916).

Figura 25 - Espinho cefálico de *Planohybodus* (MPSC P5247), **a**: vista anterior; **b**: vista lateral; **c**: vista posterior. Abreviações: c: coroa; ll: lobo lateral; lmi: recuo marginal lateral; ml: lobo mesial; mmi: recuo marginal mesial; pl: lobo posterior; s: estriações. Barra de escala: 50 mm.



Fonte: Batista et al. (2023).

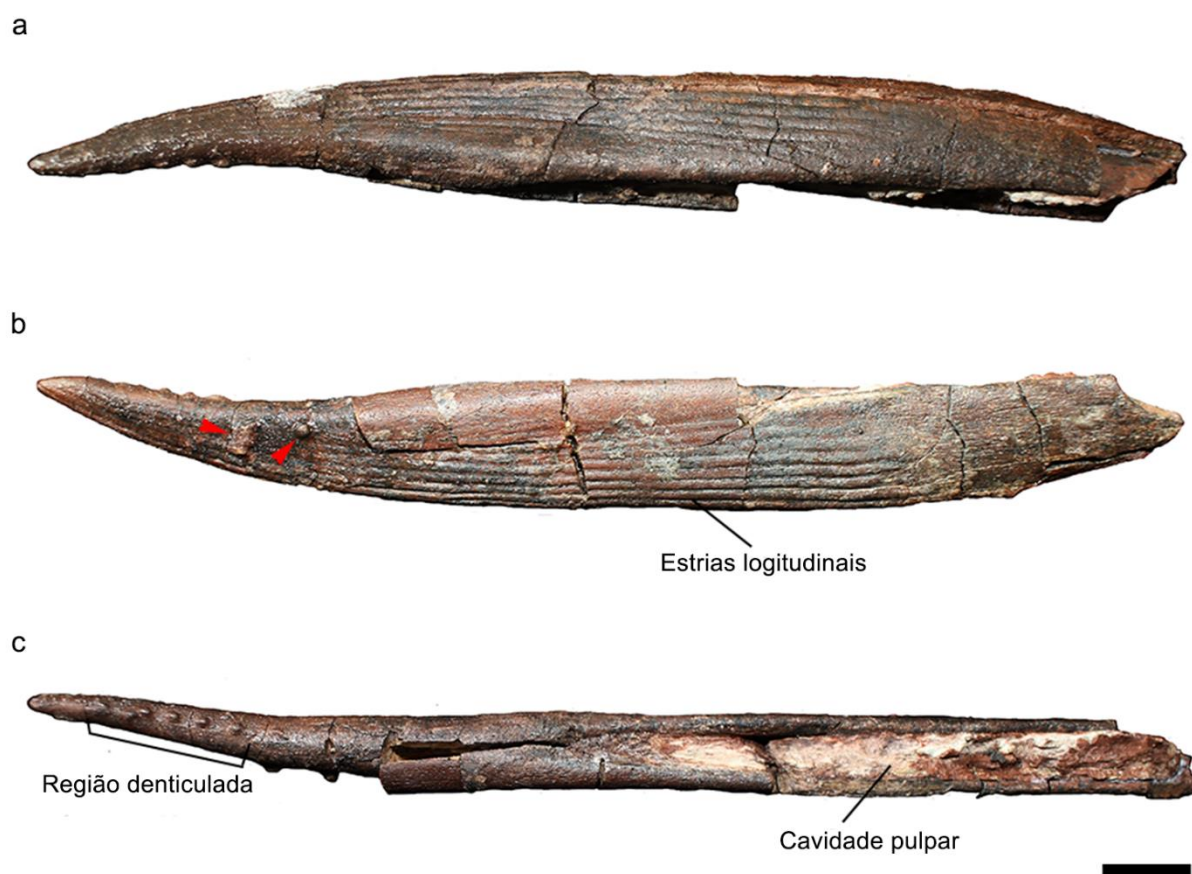
Chondrichthyes Huxley, 1880
Elasmobranchii Bonaparte, 1832
Hybodontiformes Maisey, 1987
Hybodontoides Maisey, 1989
Hybodontidae Owen, 1846

Espinho dorsal – MPSC P 5248: O espinho dorsal (MPSC P 5248) apresenta 145 mm de comprimento total, com preservação tridimensional. Este espinho é, até o momento, o mais completo encontrado para a Formação Brejo Santo (Figura 26). A extremidade proximal da região denticulada deste espinho mede cerca de 2,2 mm de espessura, já a região próxima a abertura basal da cavidade pulpar mede aproximadamente 10,9 mm, e na extremidade posterior apresenta 10,3 mm de espessura.

Tem forma alongada, com um terço do tamanho, retilíneo. Exibindo em sua extremidade uma leve curvatura; é pontiagudo da região proximal até a extremidade anterior. Apresenta uma cavidade central larga, alcançando até metade do espinho, e as paredes laterais ao longo desta cavidade são relativamente finas.

Exibe uma fileira ímpar e paralela de sete dentículos arredondados na extremidade anterior, e 19 nervuras estão dispostas longitudinalmente. A base do espinho não contém ornamentação, portanto, estaria anexada dentro do corpo. As características observadas do espécime são atribuídas para espinhos dorsais de Hybodontiformes (ver MAISEY, 1978; CIONE et al. 2002). Em adição, observa-se que na extremidade lateral direita do espinho mostram protuberâncias circulares que, possivelmente, correspondem a lesões, que evidenciam extensa cicatrização de lesões (ver JAEKEL, 1890; MAISEY, 1978).

Figura 26 - Espinho dorsal de Hybodontidae (MPSC P 5248). **a:** vista lateral esquerda; **b:** vista lateral direita (as setas vermelhas indicam as lesões aparentes causadas por extensa lesão antiga); **c:** vista dorso ventral. Barra de escala: 1 cm.



Fonte: Batista et al. (2023).

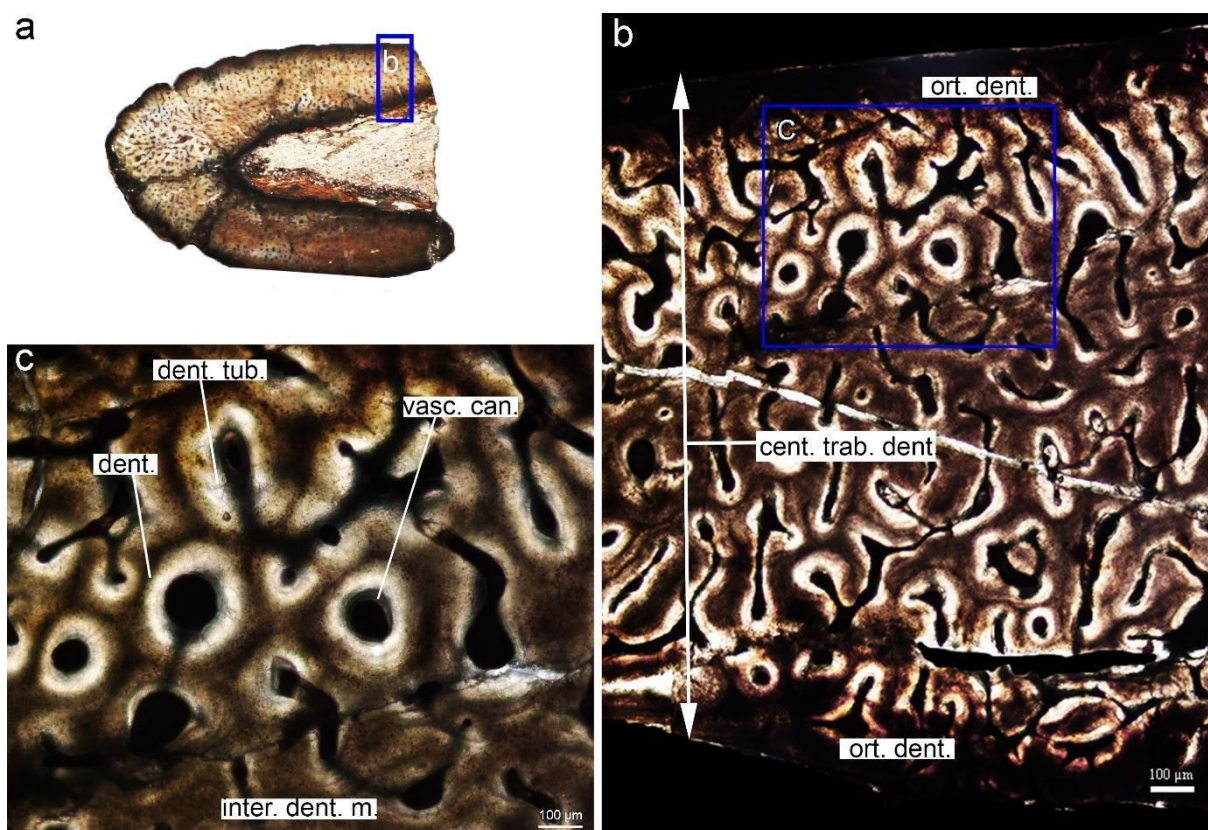
6.6.2 Análise histológica do espinho dorsal

As características histológicas do espinho dorsal de MPSC P 5248, mostram uma matriz interdenteonal pouco mineralizada e denteons (ou cavidades pulpares) dispostos de forma irregular. Em quase toda área do córtex observa-se apenas uma camada de dentina trabecular centrifugal, sendo esta, a primeira camada que surge durante o processo de crescimento do animal (Figura 27), como visto em Beck et al. (2016) na Figura 28.

Ao longo dessas camadas, estão presentes os denteons anastomosados, canais vasculares e tubérculos dentinais, estes últimos são estruturas onde se alojam os processos celulares dos odontoblastos, e estão dispostos na matriz ou irradiando dos canais vasculares para as lamelas mais externas dos denteons. As linhas de crescimento são ausentes (Figura 28).

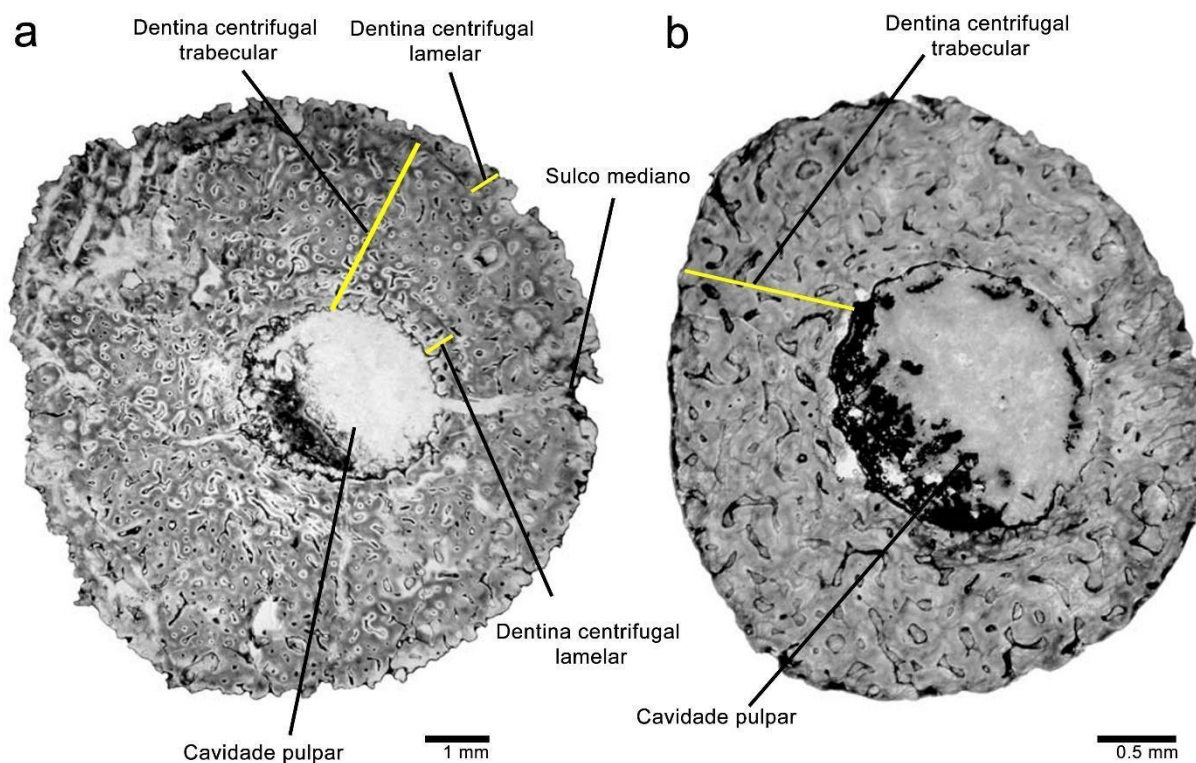
Figura 27 - Seções finas em corte transversal de MPSC P 5248. **a:** panorama completo do espinho. **b:** aumento de 5X apontando a camada de dentina. **c:** aumento de 10X indicando os canais vasculares e denteons.

Abreviações: cent. trab. dent.: dentina trabecular centrífuga; dent.: denteon; dent. tub.: túbulo dentinário; inter. dent. m.: matriz interdentária; ort. dent.: ortodentina; vasc. can.: canal vascular dentinário.



Fonte: Batista et al. (2023).

Figura 28 - Seções transversais de espinhos cefálicos de *Orthacanthus platypternus* (Cope, 1884), com idades distintas. **a:** HMNS-J1, indivíduo com cerca de dois anos, com duas camadas de dentina (trabecular e lamelar). **b:** HMNS-T1, espécime com idade estimada de um ano, com uma camada de dentina (trabecular).



Fonte: Beck et al. (2016).

6.6.3 Lepisosteiformes

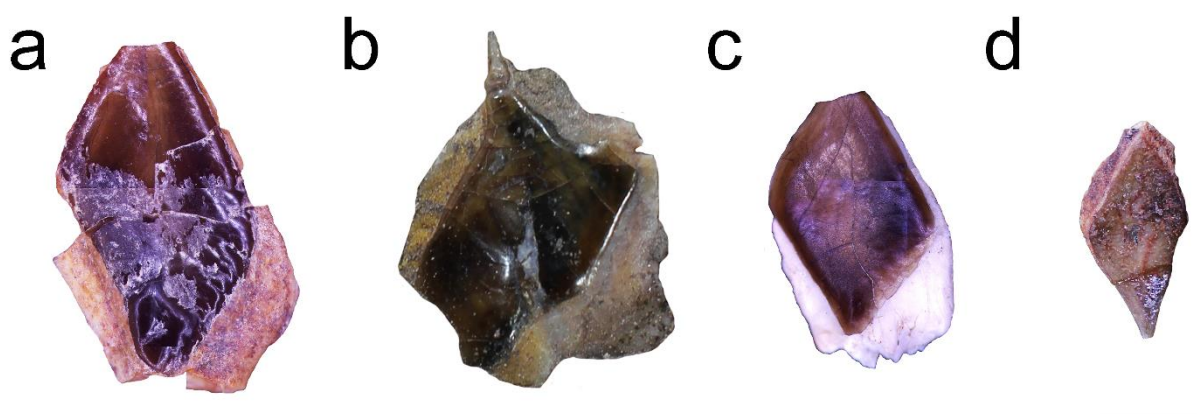
Neopterygii Regan, 1923

Halecostomi Patterson, 1973

Lepisosteiformes Hay, 1929

Escamas do tipo *Lepidotes*: Foram encontradas quatro escamas associadas ao tipo *Lepidotes* (MPSC P 7653, MPSC P 7654, MPSC P 7655 e MPSC P 7656), das quais foram preservadas tanto a placa basal quanto uma camada fina de ganoína. Ambas são lisas e apresentam forma rombóide, apesar de sofrerem variação no tamanho. Em ambas, as bordas da placa basal estão fragmentadas. (Figura 29).

Figura 29 - Escamas do tipo *Lepidotes*. **a:** MPSC P 7656; **b:** MPSC P 7653; **c:** MPSC P 7655; **d:** MPSC P 7654. Barra de escala: 5 mm.



Fonte: O Autor (2024).

6.6.4 Actinistia

Actinistia Cope, 1871

Latimerioidei Schultze, 1993

Mawsoniidae Schultze, 1993

Mawsonia Woodward, 1907

***Mawsonia* sp.**

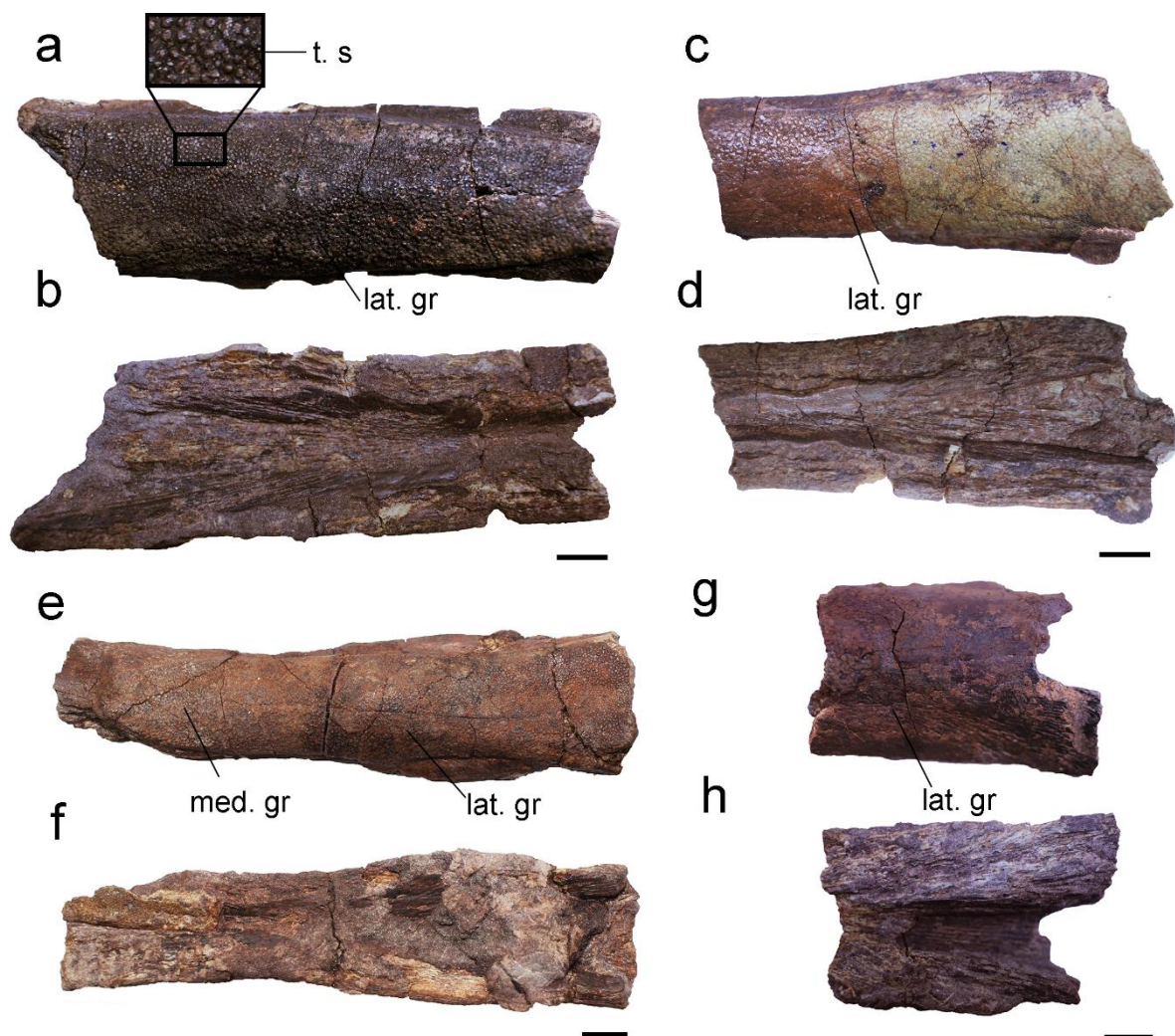
Material: seis parasfenoides (MPSC P 7657, MPSC P 7658, MPSC P 7659; MPSC P 7660; MPSC P 7661; MPSC P 7662); um pós-parietal (MPSC P 7663); um supratemporal (MPSC P 7664 - LPU 882); um opérculo (MPSC P 7665); três metapterigoides (MPSC P 7667, MPSC P 7668, MPSC P 7666); um coronoide principal (MPSC P 7669 - LPU 875); sete angulares (MPSC P 7670 - LPU 847, MPSC P 7672 - LPU 879, MPSC P 7671, MPSC P 7673, MPSC P 7674, MPSC P 7677, LPU 1854); dois espleniais (MPSC P 7676, MPSC P 7677); cinco dentários (MPSC P 7679 - LPU 823, MPSC P 7678, MPSC P 7680, MPSC P 7681, UERJ-PMB 476a); um cerato-hial (MPSC P 7684); um cleitro (MPSC P 7685-LPU 835); uma clavícula (MPSC P 7686 - LPU 1530).

Do basicrânio foram preservados seis parasfenoides incompletos, onde quatro desses apresenta maior tamanho, e dois menores, o que pode estar relacionado a adultos (Figura 30), e juvenis (Figura 31), respectivamente. São ossos alongados, com marcas de quebra nas extremidades e laterais, ocasionadas, principalmente, pelo intemperismo. Em ambos podem ser visualizadas a placa dentígera com dentes pequenos, hemisféricos e numerosos.

Apenas o espécime MPSC P 7659 (Figura 31 E-F) exibe parte da extremidade anterior e posterior do osso, com sulco lateral e mesial presentes, podendo também ser visualizada uma pequena região com essa placa, esta corresponde a porção mais larga desse osso.

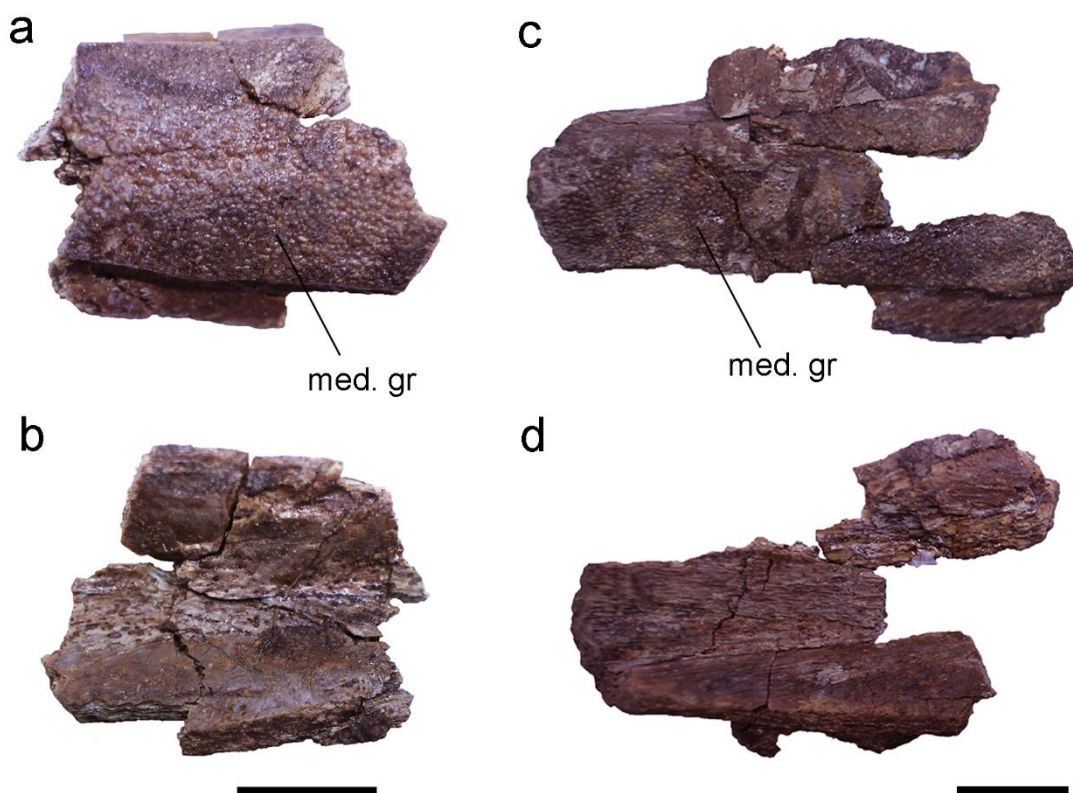
As laterais apresentam um sulco com uma leve concavidade, separando a placa dentígera de outra região sem ornamentação, com penas pequenas rugosidades (visíveis em MPSC P 7657, MPSC P 7658). A porção ventral é côncava, com fortes ornamentações. As “asas” laterais estão presente em todos os espécimes, e são cobertas por sulcos finos e canal longitudinal profundo.

Figura 30 - Visualização detalhada do osso parasfenoide. **a-b**: MPSC P 7657; **c-d**: MPSC P 7658; **e-f**: MPSC P 7659; **g-h**: MPSC P 7660. Barra de escala: 1 cm. Abreviações: lat. Gr, sulco lateral; med. Gr, sulco medial; t. s, superfície dentada. Vistas ventral (a, c, e, g) e dorsal (b, d, f, h).



Fonte: O Autor (2024).

Figura 31 - Visualização detalhada do osso parasfenóide. **a-b**: MPSC P 7661; **c-d**: MPSC P 7662. Abreviações: med. gr, sulco medial. Vistas ventral (a, c) e dorsal (b, d). Barra de escala: 1 cm.

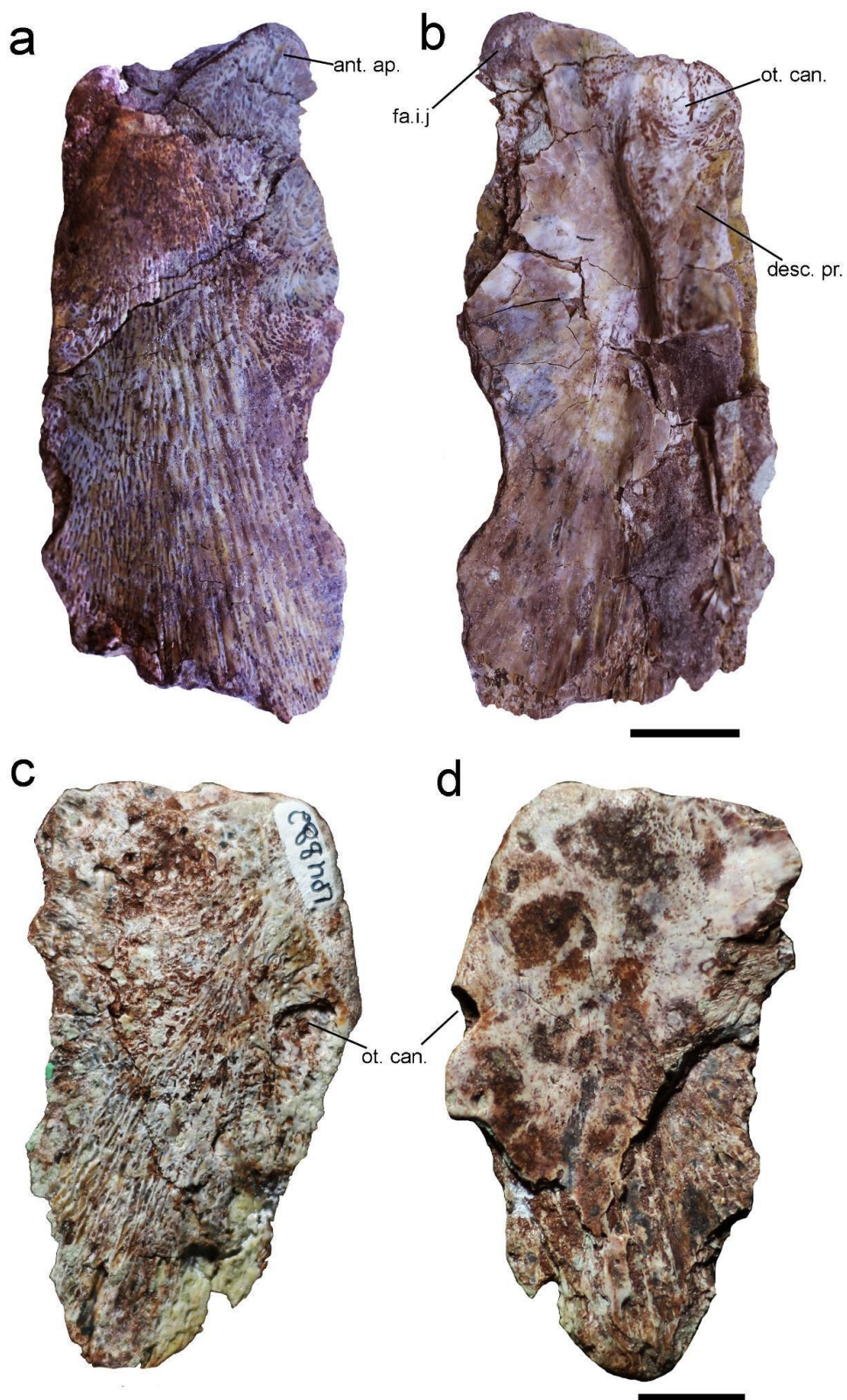


Fonte: O Autor (2024).

Em relação ao escudo pós-parietal, foi preservado parte da região pós-parietal esquerdo (Figura 32 A e B), o qual, em sua vista dorsal apresenta fortes estrições paralelas com pouca ramificação, já em vista ventral nota-se a concavidade do osso, e pode ser visualizado a faceta da junção intracraniana fragmentada, além de uma apófise anterior bem desenvolvida, próxima ao canal ótico, juntamente com um processo descendente alongado, mas pouco desenvolvido.

Um supratemporal direito também foi encontrado (Figura 32 C e D). Sendo possível visualizar neste osso um canal ótico, localizado mais lateralmente em sua porção esquerda. É ligeiramente mais longo do que largo, com cristas da face dorsal proeminentes que se bifurcam ao longo do osso. Já a porção ventral é lisa sem ornamentações.

Figura 32 - Ossos preservados do escudo pós-parietal **a-b**: pós-parietal esquerdo (MPSC P 7663); **c-d**: supratemporal direito (MPSC P 7664 – LPU 882). Abreviações: ant. ap., apófise anterior; desc. pr., processo descendente; fa.i.j, faceta da junção intracraniana; ot. can., canal ótico. Vistas dorsal (a, c) e ventral (b, d). Barra de escala: 1 cm.



Da série opercular, foi identificado apenas um opérculo direito (Figura 33). Este osso não está completo, no entanto mostra uma forma mais ovoide e menos triangular, com ornamentações delicadas paralelas que irradiam do centro. Quase na porção central são encontradas duas pequenas cristas sobrepostas formando uma concavidade.

Figura 33 - Visualização detalhada do osso opérculo direito (MPSC P 7665). Vista dorsal. Barra de escala: 5 cm. Setas brancas indicando as cristas sobrepostas.



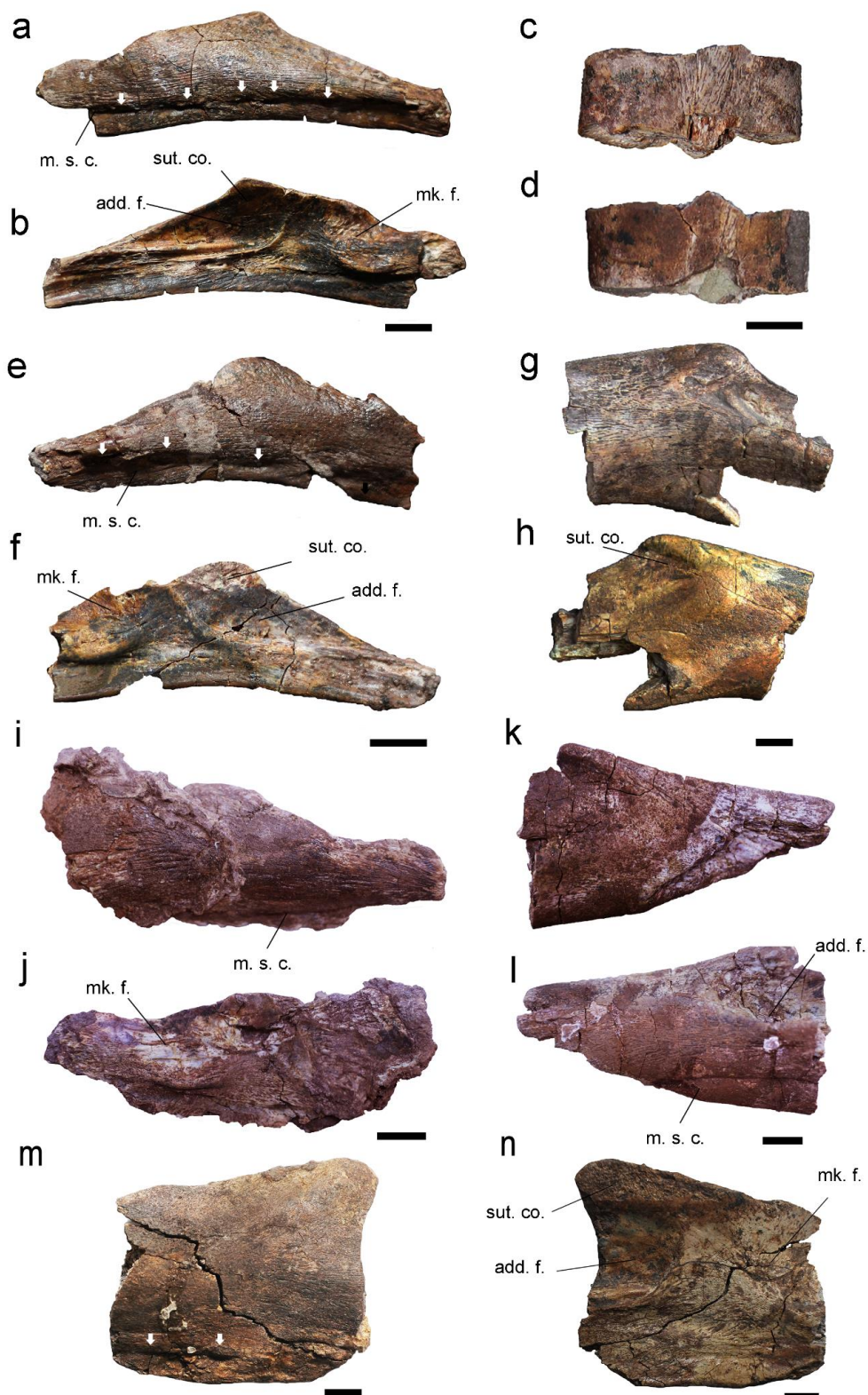
Fonte: O Autor (2024).

Dentre os ossos da maxila inferior, foram preservados seis angulares (MPSC P 7672 - LPU 879, MPSC P 7670 - LPU 847, MPSC P 7671, MPSC P 7673, MPSC P 7674, MPSC P 7675) (Figura 34), sendo que dois estão quase completos (MPSC P 7672 - LPU 879 e MPSC P 7670 - LPU 847), e os demais representados por fragmentos. MPSC P 7673 (Figura 34G-H) é o exemplar mais incompleto, tendo preservado apenas uma pequena porção da região mesial, que antecede o ápice do osso. Além disso, as ornamentações são mais fracas neste espécime, no entanto esta característica se dá, provavelmente, a ação da corrosão e do transporte antes da fossilização.

MPSC P 7672 - LPU 879, apresenta três forames correspondentes aos poros sensoriais, localizados no canal sensorial mandibular (Figura 34E-F) e, em MPSC P 7674 (Figura 34I-J), embora mais fragmentado, ainda podem ser visualizados o canal sensorial mandibular com dois forames. Em MPSC P 7670 - LPU 847 (Figura 34A-B) foram preservados quatro forames no canal sensorial mandibular, este osso contém ornamentações proeminentes, e apresenta, dorsalmente, o ponto de articulação com o coronoide principal; possui canal sensorial mandibular, e pode-se também observar a fossa de Meckel (ponto de articulação com o quadrado), bem como uma fossa mais profunda (fossa dos adutores) onde estariam os músculos elevadores da maxila.

Além desses, essa fossa pode ser vista nos espécimes MPSC P 7672 - LPU 879, MPSC e MPSC P 7675 (Figura 34E-F, e K-L respectivamente). O ápice do osso pode ser observado nos espécimes MPSC P 7670 - LPU 847, MPSC P 7672 - LPU 879, MPSC P 7673, e 7675 (Figura 34 A-B, E-F, I-J e K-L), onde em todos este se encontra voltado para frente em direção a porção anterior do osso. LPU 1854 corresponde ao espécime de maior tamanho, com estrias radiais finas e numerosas na porção dorsal; ainda neste podem ser observados dois canais sensoriais, bem como a fossa de Meckel e uma fossa dos adutores.

Figura 34 - Visualização detalhada do osso angulares. **a-b**: MPSC P 7670 - LPU 847; **c-d**: MPSC P 7671; **e-f**: MPSC P 7672 - LPU 879; **g-h**: MPSC P 7673; **i-j**: MPSC P 7674; **k-l** MPSC P 7675; **m-n** LPU 1854. Vistas dorsal (a, c, e, g, i, l, m) e ventral (b, d, f, h, j, n). Abreviações: add. f, fossa adutora; m.s.c, canal sensorial mandibular; Me. F, Fossa de Meckel; sut. Co, superfície sutural para o coronóide principal. Barra de escala: 1 cm. Setas indicando os canais infraorbitais.



Dois espleniais foram registrados aqui, MPSC P 7676 e MPSC P 7677 (Figura 35), onde ambos apresentam forma alongada e poros sensoriais marcantes, situados na região mediana do osso. Em MPSC P 7677, foram preservados quatro poros sensoriais e ainda neste pode ser observada a crista do osso na sua porção mesial, no entanto não há como observar as estriações devido ao estado fragmentado deste (Figura 35B-C), já em MPSC P 7676 podem ser preservados três poros sensoriais (Figura 35A).

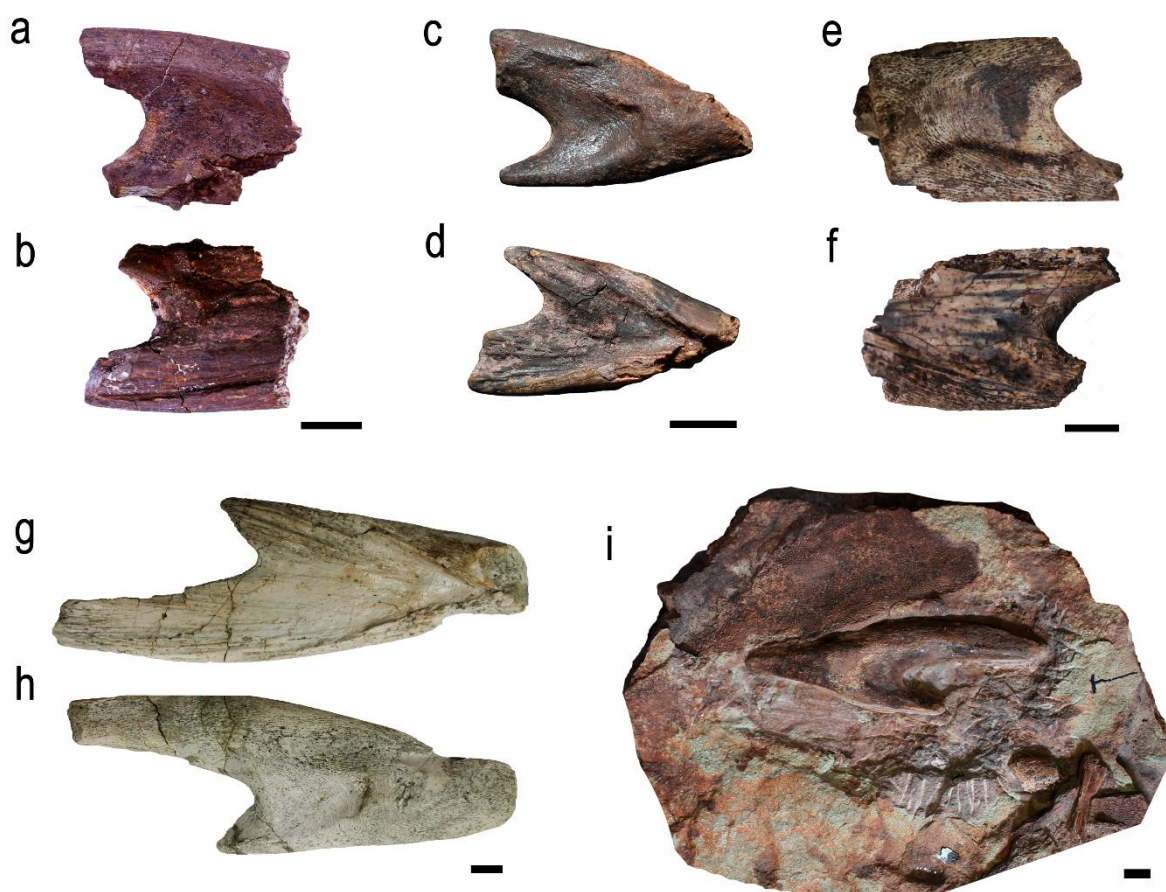
Figura 35 - Visualização detalhada dos ossos esplenais. **a:** MPSC P 7676, vista dorsal; **c-d:** MPSC P 7677, vista dorsal e ventral, respectivamente. Barra de escala: 1 cm. Setas indicando os poros sensoriais.



Fonte: O Autor (2024).

Foram analisados cinco dentários (MPSC P 7679 - LPU 823, UERJ-PMB 476a, MPSC P 7678, MPSC P 7680 e MPSC P 7681) (Figura 36), e em todos pode ser notado dois processos bem desenvolvidos, superior e inferior, formando um gancho, sendo o superior mais prolongado que o inferior. Os espécimes MPSC P 7681 e UERJ-PMB 476a, estão quase completos (Figura 36D e E), enquanto nos demais, foi preservada a porção medial com início das ramificações dos processos. Vale ressaltar que UERJ-PMB 476a é o único espécime não proveniente das coletas realizadas ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

Figura 36 - Visualização detalhada dos ossos dentários. **a:** MPSC P 7678; **b:** MPSC P 7679 - LPU 823; **c:** MPSC P 7680; **d:** MPSC P 7681; **e:** UERJ-PMB 476a. Vistas dorsal (a, c, e, h, i) e ventral (b, d, f, g). Escala 1 cm.

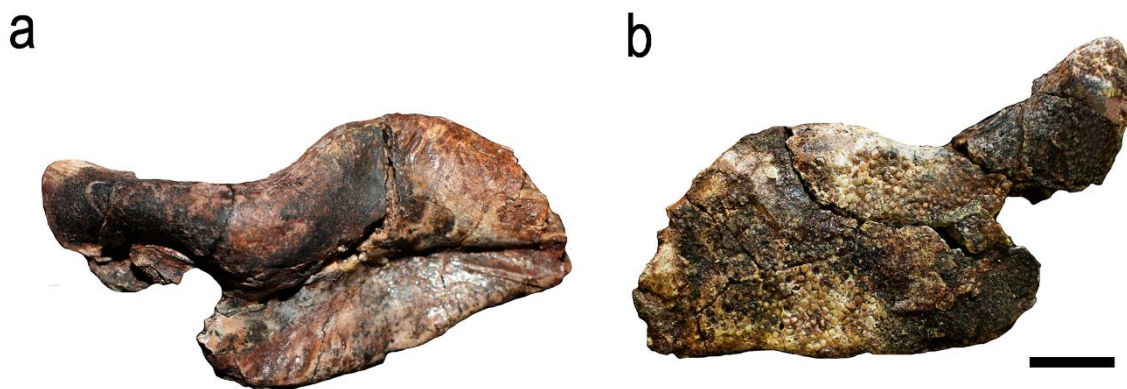


Fonte: O Autor (2024).

O coronoide principal, MPSC P 7669 (LPU 875), é um osso que se articula dorsalmente a placa gular e sua identificação torna-se notável por apresentar forma de sela (uma característica diagnóstica do gênero *Mawsonia*), além das suas extremidades (porções

caudal e cranial) robustas e curtas, sendo que a porção posterior é mais fina e mais curta que a porção anterior do osso (Figura 37).

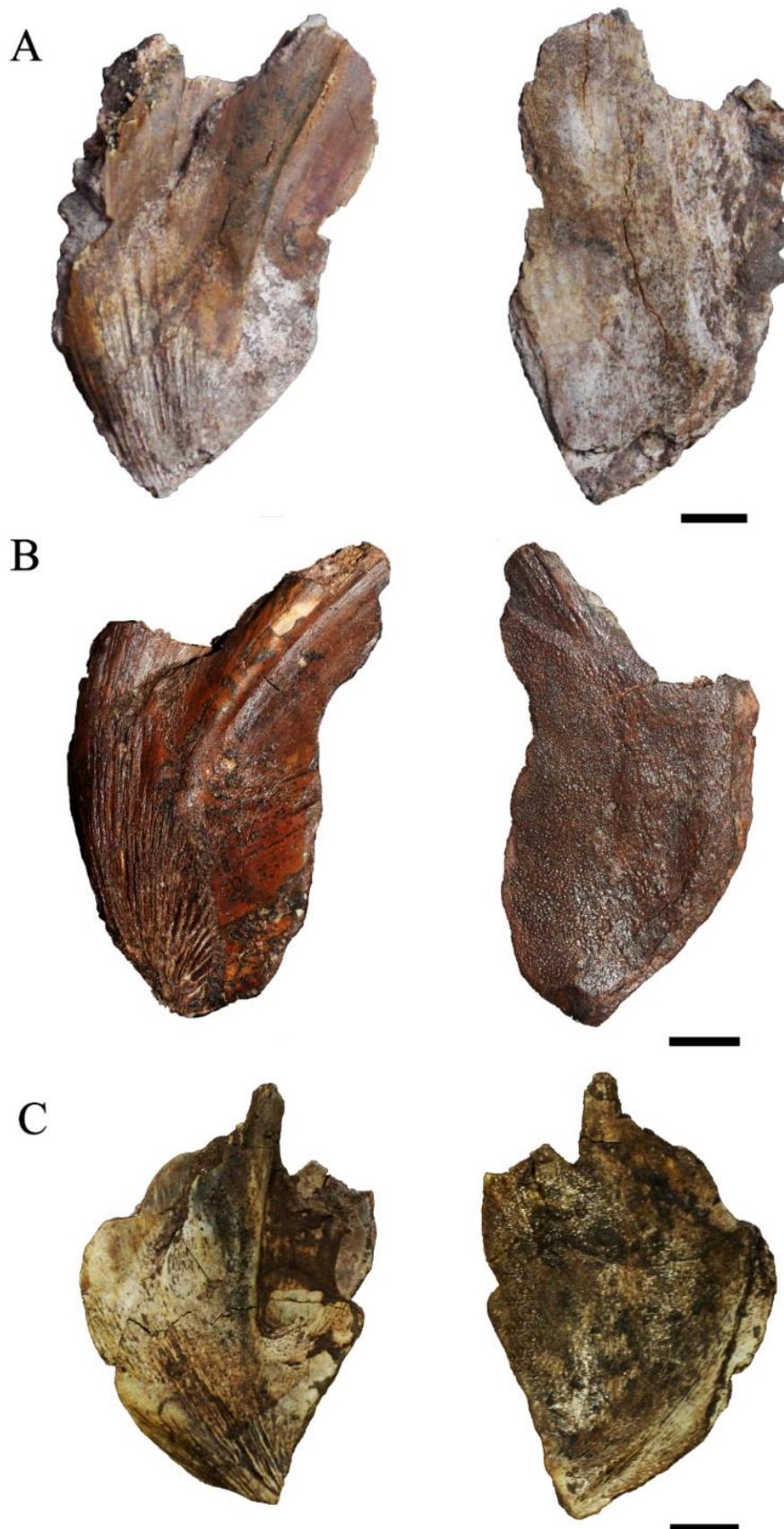
Figura 37 - Visualização detalhada do Coronoide principal (MPSC P 7669 – LPU 875). **a**: vista dorsal; **b**: vista ventral. Barra de escala: 1 cm.



Fonte: O Autor (2024).

Da região do palato foram encontrados três metapterigoides direitos (Figura 38). Ambos apresentam forma triangular e uma crista proeminente, localizada lateralmente na extremidade superior do osso, alcançando até a porção medial, e com dentes na região ventral. Estes ossos são ornamentados na porção lateral direita. MPSC P 7666 (Figura 38A) e MPSC P 7667 (Figura 39B) exibem uma inclinação oblíqua a partir da crista. Todos os espécimes apresentam poucos dentes na região ventral, entretanto essa ausência é mais marcante em MPSC P 7666. MPSC P 7668 apresenta tanto as ornamentações na porção dorsal, quanto dentes na porção ventral, embora estas sejam menos marcadas.

Figura 38 - Visualização detalhada dos ossos metapterigoides. **a-b:** MPSC P 7666; **c-d:** MPSC P 7667; **e-f:** MPSC P 7668. Vistas dorsal (a, c, e) e ventral (b, d, f). Barra de escala: 1 cm.



Um Cerato-hial esquerdo quase completo (MPSC P 7684) foi preservado, este exibe aspecto menos robusto e mais plano e largo em relação a *M. gigas*, com projeção do osso na sua porção mesial mais prolongada e com concavidade que antecede a prolongação mesial profunda. Este osso está conectado à rocha matriz podendo ser visualizada a face lateral (região mais côncava do osso). É achatado transversalmente, com lateral alargada ao longo de todo osso e um processo expandido dorsoventralmente. (Figura 39).

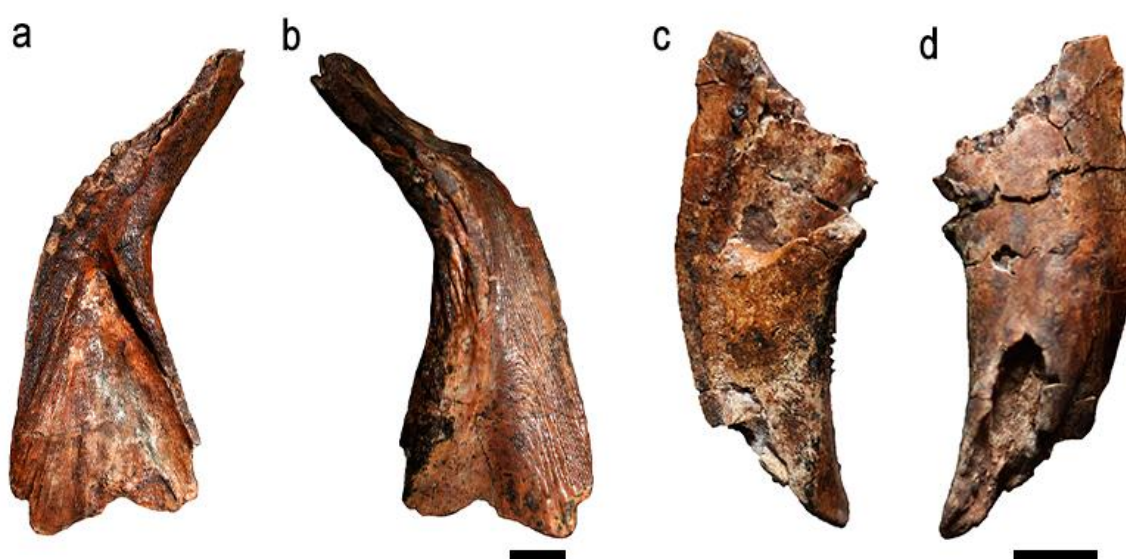
Figura 39 - Visualização detalhada do osso cerato-hial (MPSC P 7684). Vista dorsal. Barra de escala: 1 cm.



Fonte: O Autor (2024).

Já da cintura escapular foram preservados dois ossos: o cleitro, MPSC P 7685 – LPU 835 (Figura 40A) e a clavícula, MPSC P 7686 - LPU 1530, (Figura 40B). Estes foram encontrados juntos no mesmo nível muito próximos, no entanto, desarticulados e dispersos na rocha, e ambos apresentam sua cavidade de articulação, onde se encaixam perfeitamente, no entanto não podem ser associados ao mesmo indivíduo, dado o grau de desarticulação dos fósseis da Formação Brejo Santo.

Figura 40: Ossos da cintura escapular. **a-b**: cleitro (MPSC P 7685 - LPU 835); **c-d**: clavícula (MPSC P 7686 - LPU 1530). Vistas dorsal (a, c) e ventral (b, d) Barra de escala: 1 cm.



Fonte: O Autor (2024).

6.6.5 Dipnoiformes

Dipnoi Müller, 1845

Dipnoiformes Cloutier, 1993

Neoceratodontidae Miles, 1977

Neoceratodus Castelnau, 1876a,b

***Neoceratodus* sp.**

Durante as coletas, foram encontradas duas placas dentárias de Dipnoiformes. MPSC P 7687 (Figura 41A), correspondendo a uma placa inferior direita, ainda presa à rocha matriz, a qual apresenta superfície oclusal côncava em consequência do desgaste sofrido nesta, com forma elipsóide, e com porção medial do bordo lingual retilínea e laterais arredondadas. Além

disso, esse espécime apresenta seis cristas bem definidas e sem inclinação, bem como sulcos profundos.

Já MPSC P 7688 (Figura 41B) é uma placa incompleta e isolada, também côncava, na qual apenas três cristas foram preservadas, sendo estas também sem inclinação e com sulcos proeminentes. A superfície oclusal de ambas as placas contém ornamentações em forma de estrias “labirínticas”, com pontuações, que, no caso de MPSC P 7687 estão visivelmente distribuídas em toda superfície da placa (bordo lingual e basal) de forma irregular.

Figura 41 - Placas dentárias de *Neuceratodus* sp. **a:** MPSC P 7687; **b:** MPSC P 7688. Barra de escala: 1 cm.



Fonte: O Autor (2024).

6.6.6 Crocodyliformes

Crocodylomorpha Walker, 1970

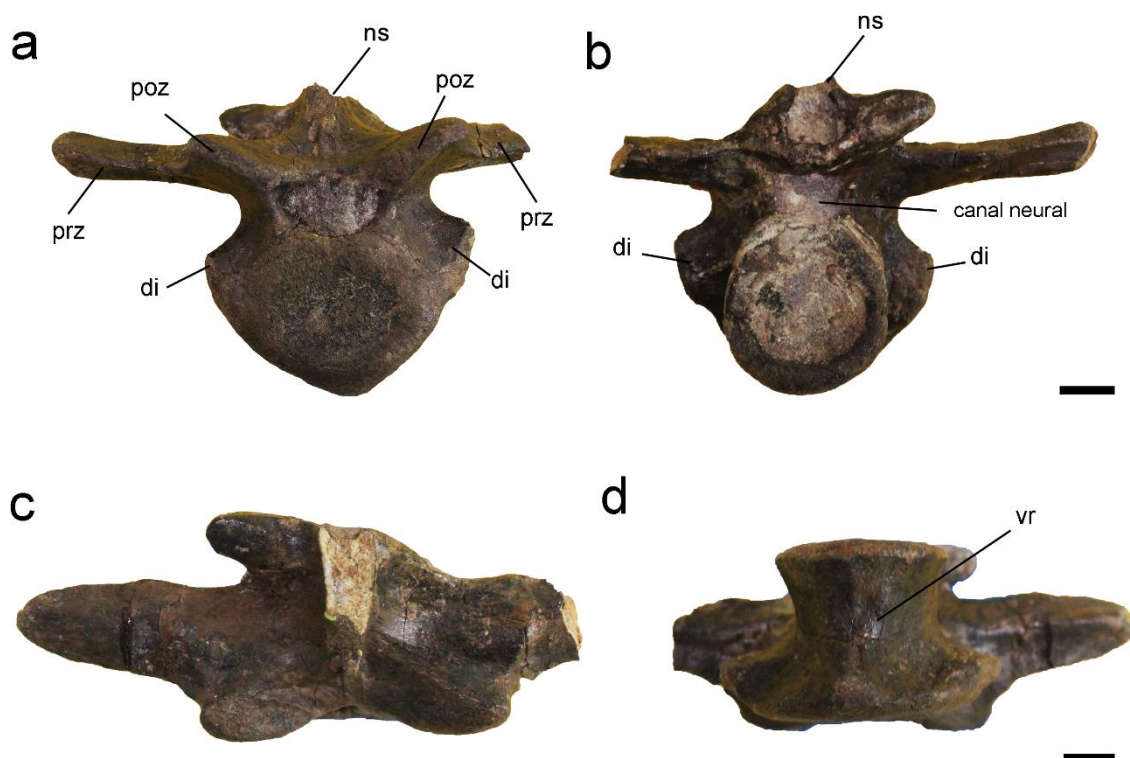
Crocodyliformes Benton e Clark, 1988

Os exemplares coletados e analisados são representados por uma vértebra (MPSC 7689) e dois osteodermos (MPSC 7690 e MPSC 7691). MPSC 7689, uma vértebra anficélica, apresentando concavidades em ambas as extremidades (anterior e posterior). O espinho neural está fragmentado, restando apenas uma pequena porção de sua base. Ambas as pré-zigapófises e pós-zigapófise direita estão completas e bem preservadas, enquanto a pós-zigapófise esquerda encontra-se fragmentada.

O processo transversal direito está completo, enquanto o esquerdo está fragmentado um pouco após o limite distal da pré-zigapófise esquerda. O canal neural é relativamente largo

e a superfície articular do centro vertebral apresenta contorno subcircular. Ventralmente, o centro vertebral apresenta uma pequena crista sagital (Figura 42).

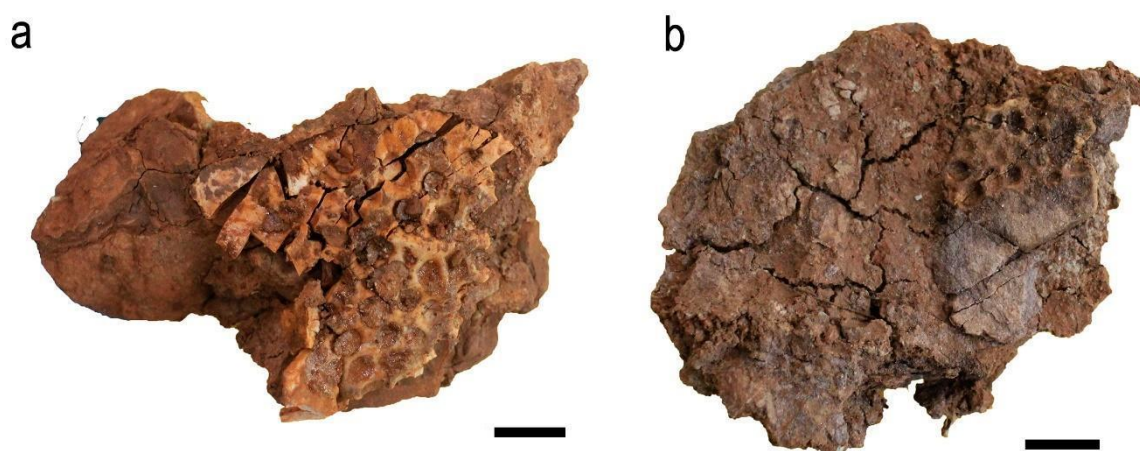
Figura 42 - Vértebra cervical incompleta de *Crocodyliformes*. MPSC 7689. Barra de escala: 1 cm. **a**: vista anterior; **b**: vista posterior; **c**: vista dorsal esquerda; **d**: vista dorsal. Abreviações: di, diapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; sn: espinho neural; vr, Elevação ventral.



Fonte: O Autor (2024).

Os osteodermos lateral (Figura 43A) e caudal (Figura 43B), apresentam superfície côncava, e superfície basal lisa. O osteodermo caudal possui quilha baixa e medial com tamanho reduzido, e é ornamentado com perfurações circulares, o lateral também é composto por perfurações circulares, no entanto com forma ovalada e quilha que se prolonga da extremidade anterior a posterior.

Figura 43 - Osteodermos de Crocodilyformes. **a:** Osteoderma lateral (MPSC P 7690); **b:** Osteoderma caudal (MPSC P 7691). Barra de escala: 1 cm.



Fonte: O Autor (2024).

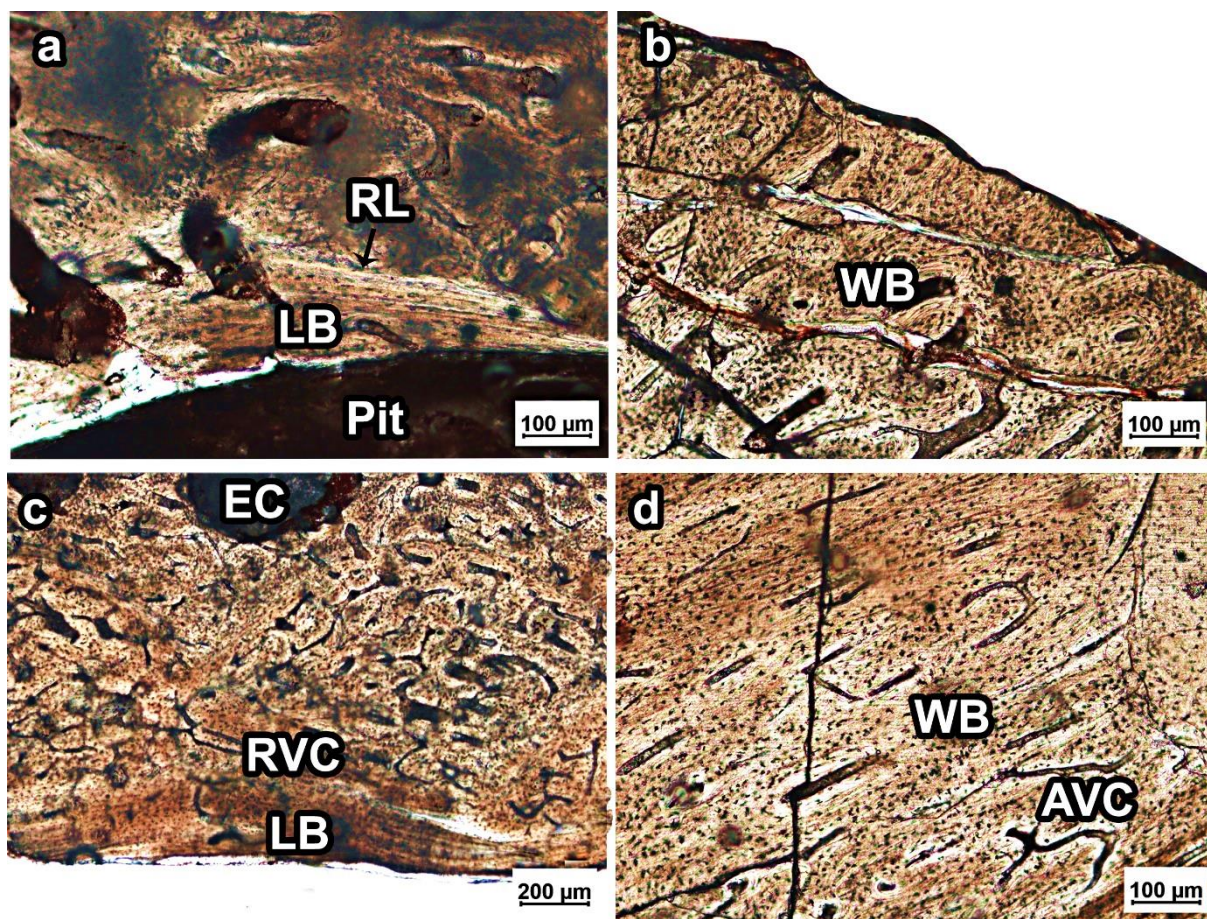
A análise osteohistológica (Figuras 44 e 45) dos osteodermas revelou uma característica díploe, com margens externa e interna compostas por osso lamelar pouco vascularizado. Na região medial, mais espessa, observa-se a presença de osso tipo woven.

A margem superior é limitada internamente por uma linha de reabsorção, sua região cortical mais externa possui canais vasculares simples e ósteons primários. A porção central exibe canais vasculares simples e anastomosados, organizados em ósteons primários e secundários. O córtex da margem interna é composto por tecido ósseo com fibras paralelas, apresentando marcas de crescimento cíclicas, que formam um complexo lamelar-zonal.

As lacunas de osteócitos são achatadas e as fibras de Sharpey se inserem perpendicularmente à superfície óssea basal no tecido ósseo primário, próximo de algumas marcas de crescimento cíclico.

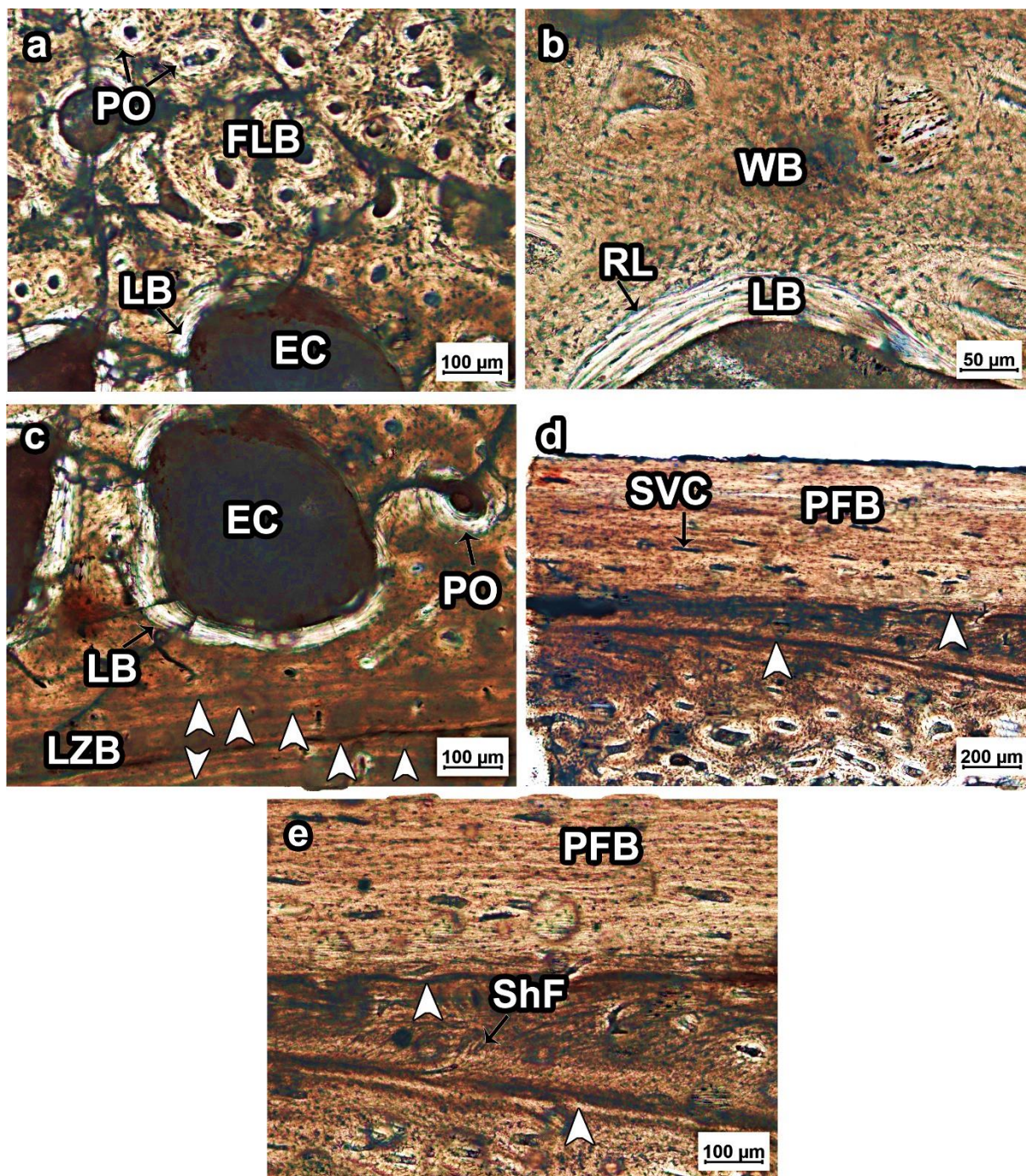
O padrão lamelar ou paralelo-fibroso, com matrizes fibrilares organizadas e pouca vascularização, indicam taxas mais lentas de osteogênese. Sua presença na parte externa do córtex ainda sugere taxas variáveis de deposição óssea, potencializada pela presença de marcas de crescimento, o que confirma seu crescimento cíclico e lento.

Figura 44 - Histologia óssea de osteodermos da Formação Brejo Santo. **a:** Detalhe da ornamentação do córtex externo; consistindo de osso lamelar sob uma fosseta e osso tecido limitado por uma linha de reabsorção. **b:** Córtex externo mostrando matriz tecida. **c-d:** Detalhe da cortical externa na porção mais externa constituída por osso lamelar. Região central interna, próxima à cortical externa, mostrando tecido ósseo com padrão vascular reticular formado por canais vasculares anastomosados. Abreviaturas: Canais vasculares anastomosados (AVC); Cavidades de erosão (EC); Osso lamelar (LB); Linha de reabsorção (RL); Canais vasculares reticulares (RVC); Osso tecido (WB).



Fonte: O Autor (2024).

Figura 45 - Histologia óssea de osteodermos da Formação Brejo Santo. **a-b**: Detalhes do núcleo interno exibindo complexo fibrolamelar com cavidades erosivas circundadas por osso lamelar. **c-d**: Detalhe da cortical basal composta por osso de fibras paralelas com marcas de crescimento (pontas de setas brancas) interrompendo a deposição óssea formando um osso lamelar-zonal. **e**: O osso de fibras paralelas constitui o córtex basal com fibras de Sharpey entre marcas de crescimento (pontas de seta brancas). Imagens: Luz transmitida normal. Abreviaturas: Cavidades de erosão (EC); Osso fibrolamelar (FLB); Osso lamelar (LB); Osso zonal lamelar (LZB); Osso de fibras paralelas (PFB); Osteon primário (PO); Linha de reabsorção (RL); Fibras de Sharpey (ShF); Canais vasculares simples (SCV); Osso tecido (WB).



Fonte: O Autor (2024).

7. DISCUSSÃO

7.1 TRANSPORTE E DESARTICULAÇÃO

A avaliação mais detalhada do transporte dos bioclastos analisada em campo, foi especificamente para TF2, que corresponde aos níveis dos *bone beds*. Essa área foi escolhida devido à sua maior integridade espacial e menor influência dos processos erosivos, principalmente quando comparado a TF1, proporcionando uma análise mais precisa.

A presença de componentes esqueléticos selecionados, como é destacado por Holz e Simões (2002), é indicativo de transporte. Dessa forma, pode-se notar essa seletividade na formação Brejo Santo, que apresenta predominantemente ossos cranianos de celacantos, junto com partes isoladas de outros peixes mais resistentes ao transporte, como escamas, espinhos e dentes. Essa seletividade também é evidenciada na sedimentologia das fácies, que não apresentam mudanças granulométricas visíveis a olho nu, como visto em Fambrini et al. (2011c; 2012b; 2013b). Outro fator é o tamanho padronizado dos bioclastos, principalmente entre 3 e 7 cm, o que também sugere que houve transporte.

Voorhies (1969) propôs uma classificação em três grupos de transportabilidade, onde o grupo I (elementos removidos quase imediatamente de suas carcaças), o grupo II (removidos gradualmente por rolamento e saltação, e com certo grau de alóctonia/parautóctonia), e o grupo III (elementos pesados pouco transportados).

No contexto analisado, os elementos ósseos aqui analisados se encaixam no grupo II, caracterizado pela desarticulação e certo grau de transporte que aconteceu nos rios antes de atingirem o lago, principalmente por meio de saltação, e em suspensão, com apenas 5% da amostra sofrendo rolamento. Além disso, considerando o ambiente marcado por lagos ou lagoas intermitentes com aporte de rios, estes elementos são classificados como parautóctones/alóctones (FAMBRINI et al. 2011c, 2012b, 2020; KÜCHLE et al. 2011).

Quanto à orientação azimutal, não fornece indicação sobre a direção da paleocorrente. No entanto, os bioclastos exibem orientações preferenciais, com fluxo oscilatório, evidenciado pelas marcas de onda no nível TF2 que, segundo Holz e Simões (2002), subsidiam tal padrão de fluxo. Estatisticamente, todos os fósseis analisados apresentam orientação semelhante. Além disso, de acordo com esses mesmos autores, os bioclastos podem apresentar distribuições específicas em relação ao seu plano de acamamento, aqui essa distribuição ocorre de forma oblíqua com posições intermediárias em seu plano.

Como visto em Elder e Smith (1986), em ambientes aquáticos e subaéreos a desarticulação é relativamente rápida, e a temperatura é um importante determinante no direcionamento de suas carcaças. De acordo com esses mesmos autores, temperaturas elevadas (como é o caso do paleoambiente da Formação Brejo Santo), promovem produção de gases provenientes da decomposição bacteriana, tornando as carcaças flutuantes e fazendo com que estas sejam levadas para superfície, posteriormente, caindo em águas profundas ou carregadas para ambientes de alta energia, reforçando a hipótese de que os fósseis foram levados, dos rios para os lagos como carcaças flutuantes (em sua maioria). A desarticulação total dos elementos teria ocorrido durante este transporte e, posteriormente, enfim os restos teriam sido depositados no fundo dos lagos, dando início ao processo de soterramento e fossilização.

Esse tipo de transporte também é evidenciado pelo fato de que desses bioclastos exibem baixo grau de retrabalhamento (apenas 2% da amostra apresenta alto grau de retrabalhamento), e isto pode estar refletido diretamente no grau de empacotamento, que em sua maioria é frouxo e disperso, de acordo com a classificação de Simões e Holz (2011).

7.2 QUEBRA E INTEMPERISMO

De acordo com Shipman et al. (1981), a proporção de quebra dos ossos mostra a intensidade das forças que atuaram sobre esses elementos antes do soterramento. No entanto, os bioclastos da Formação Brejo Santo apresentam tanto quebra provocada antes do soterramento, como também pelo intemperismo atual. As quebras, que dão forma irregulares e fraturamentos pontiagudas, vista em 79% da amostra, foram ocasionadas pelo intemperismo recente e durante processos diagenéticos. Além disso, percebe-se que 13% da amostra apresenta apenas quebras provocadas pelo intemperismo atual, 9% ocasionadas apenas durante as coletas.

O principal fator que diferencia as quebras ocasionadas durante os processos diagenéticos (como visto em SIMÕES e HOLZ, 2002), é a presença de bordas mais arredondadas e retrabalhadas (por abrasão), e apesar de notáveis, as marcas desse tipo de quebra não são intensas, possivelmente em consequência de um transporte em suspensão e/ou por saltação no ambiente fluvial, não havendo retrabalhamento intenso na grande maioria dos bioclastos, como visto anteriormente.

É também importante ressaltar aqui que a presença quase exclusiva de hidroxiapatita na composição dos ossos de celacantos, como aqui analisado através da análise composicional

via espectroscopia no infravermelho com transformada de Fourier, e visto também por Freire et al. (2014), em suas análises de espectroscopia de Raman e análises de difração de raios-x, e de acordo com Behrensmeyer (1975), é um indicativo de soterramento rápido, já que não houve substituição nos fósseis. Além disso, Behrensmeyer (1975), ressalta que a hidroxiapatita é uma das principais substâncias responsáveis pela resistência dos ossos, e a ausência desta pode provocar a rápida degradação e quebra dos ossos. Isso também é um dos fatores que explicam a grande quantidade de fósseis deste grupo nesta formação.

A quebras produzidas pelo intemperismo, equivale sobretudo ao físico/biológico gerados por mudanças na temperatura, percolação de raízes e expansão das rochas, bem como ao químico, pela percolação de água de enchentes e das chuvas que promovem a dissolução dos minerais (HACK, 2020).

Desta forma, este afloramento está completamente suscetível a esses processos, como alagamentos por córregos de rios em épocas chuvosas, além de apresentar uma cobertura vegetal relativamente alta, com percolação de raízes profundas em suas camadas sedimentares (provocando um aumento da pressão e produzindo fraturas que facilitam a percolação de água). Além da umidade em épocas chuvosas, também é exposto a altas temperaturas em épocas de seca. Desta forma, este aspecto exhibe grande influência na integridade dos fósseis dessa formação.

A quebras produzidas pelo intemperismo equivalem, sobretudo, ao físico/biológico atual, gerados pela percolação de raízes e expansão das rochas, bem como o químico, pela percolação de água de enchentes e das chuvas, já que neste afloramento, em específico, contém um córrego que em épocas chuvosas são inundadas.

A maioria das fraturas, foram geradas pela inserção dessas raízes, provocando um aumento da pressão e produzindo fraturas que facilitam também a percolação de água. De acordo com Behrensmeyer (1975), os aspectos biológicos e químicos do local onde um animal morreu vão ter uma grande influência na destruição óssea destes. A umidade em épocas chuvosas e o ressecamento das rochas em climas quentes, também são fatores que provocam quebra das rochas e consequentemente dos fósseis, de acordo com Behrensmeyer (1975), os aspectos biológicos e químicos do local onde um animal morre vão ter uma grande influência na destruição ósseas destes.

7.3 ABRASÃO E CORROSÃO

A abrasão representa desgaste, fraturas e cavidades, resultantes de interações físicas destrutivas (atrito mecânico) entre grãos (DRISCOLL, 1967; RICH e ZAMBITO, 2022). Marcas de abrasão podem ser visualizadas em 84% dos fósseis analisados. Tais feições foram formadas antes da fossilização, durante o transporte dos bioclastos, os quais exibem baixo grau de arredondamento nas fraturas formadas e bordas do osso, mas com desgaste significativo, mostrando que estes sofreram atrito mecânico durante o transporte.

O arredondamento em alguns ossos, de acordo com Behrensmeyer (1975), é uma característica indicativa de abrasão a longo prazo, no entanto, em ossos de animais aquáticos ou semiaquáticos essa abrasão é mínima, como é o caso da Formação Brejo Santo, podendo-se dizer que essa abrasão ocorreu de médio prazo a mínima.

Em relação a corrosão, 80% da amostra apresenta aspecto de corrosão, todos os ossos das camadas da TF2 (nível dos *bone beds*) apresentam aspecto de corrosão, já os bioclastos provenientes dos siltitos esverdeados (TF3) não apresentam aspecto de corrosão.

De acordo com Brett e Baird (1986), quanto mais corroído o osso for, maior foi seu tempo de exposição, o que explica os ossos das camadas da TF2 serem mais corroídos que os das camadas da TF3, pois, conforme Fambrini et al. (2013b), essas camadas, de coloração mais clara, indicam um ambiente contendo águas mais profundas, e as avermelhadas hipoteticamente podem indicar camadas oxidadas pela exposição ao oxigênio do meio subaéreo pelas altas taxas de evapotranspiração, ocasionando a precipitação, neste mesmo trabalho os autores. Sendo assim, apesar do rápido soterramento, as camadas contendo fósseis foram expostas, resultando em um certo grau de exposição para esses fósseis, e a exposição prolongada na interface sedimento-água é onde a corrosão é mais prevalente (DRISCOLL, 1970; DRISCOLL e WELTON, 1973; BRETT e BAIRD 1986; RICH e ZAMBITO, 2021).

A presença do grupo hidroxila, um poderoso e não-seletivo oxidante, encontrado na análise estrutural via espectroscopia no infravermelho com transformada de Fourier realizada aqui, pode corroborar a hipótese proposta por Fambrini et al. (2013b) em relação às camadas avermelhadas, já que este grupo se trata de radicais formados por um sistema oxidativo avançado (POA), que são reações combinadas de oxidantes (ozônio, peróxido de hidrogênio com irradiação ultravioleta-UV, ou visível-Vil), e catalisadores como íons metálicos (presentes com maior abundância nessa formação) (NOGUEIRA, et al. 2007; BRITO e SILVA, 2012). Dessa forma, as bandas características do grupo hidroxila são mais evidentes nos espectros da matriz mineral das tafofácies TF2 e TF3, ambas de coloração mais avermelhada. A banda em 3620 cm^{-1} é atribuída aos grupos hidroxila internos, ou seja, aqueles completamente envolvidos por átomos de alumínio e oxigênio dos minerais aluminossilicatos,

enquanto a banda em 1634 cm^{-1} é atribuída aos grupos hidroxila estruturais emergentes (água adsorvida) na superfície das amostras (DIALLO-GARCIA et al., 2014; CHUKANOV e CHERVONNYI, 2016).

7.4 ANÁLISE COMPOSICIONAL VIA ESPECTROSCOPIA NO INFRAVERMELHO COM TRANSFORMADA DE FOURIER

Com base nos resultados obtidos a partir da espectroscopia no infravermelho, pode-se obter informações valiosas sobre os mecanismos de fossilização e processos diagenéticos envolvidos nos fragmentos fósseis de partes do crânio de peixes do gênero *Mawsonia* (angular e dentário) e um fragmento fóssil não identificado, coletados nas três tafofácies da Formação Brejo Santo aqui identificadas. Pode-se inferir a partir dos espectros dos ossos, que esses são compostos principalmente de hidroxiapatita carbonatada do tipo B, principal constituinte da matriz inorgânica que forma os ossos de vertebrados biomineralizados, na qual os íons carbonatos substituíram os íons fosfato e hidroxila no sítio B (GOUVEIA, 2008; VIANA, 2020). Essa substituição indica que o carbonato do ambiente substituiu parte do grupo fosfato durante o processo de fossilização (FERRETTI et al., 2021).

A incorporação do carbonato na estrutura da bioapatita pode ter ocorrido durante a decomposição da matéria orgânica, desencadeando a recristalização como mecanismo ativo de fossilização para esses espécimes (FERRETTI et al., 2021, BROOKFIELD et al., 2018). Uma hipótese para esse processo de fossilização é que a água do ambiente seja rica em carbonato de cálcio, uma vez que a calcita é um dos minerais encontrados na rocha sedimentar. Em águas com abundância de carbonatos, o processo de substituição do fosfato ósseo por carbonato é aumentado, potencialmente levando à substituição substancial da maior parte do fosfato ósseo por carbonato (FERNÁNDEZ-JALVO et al., 2016). O resultado da caracterização das rochas sedimentares das três tafofácies revelaram que as matrizes minerais são compostas predominantemente por aluminossilicatos, calcita, quartzo e traços de hematita.

Outro fato importante é que a permanência da hidroxiapatita nos ossos desses indivíduos provavelmente promoveu resistência durante o transporte dos mesmos, já que a ausência da mesma faz com que haja a maior probabilidade de desgaste e destruição dos ossos durante esse processo (BEHRENSMEYER, 1975). Desta forma, a má preservação dos ossos na TF3, pode estar relacionada a uma maior exposição do sedimento ao meio subaéreo após sua deposição, dado também a sua coloração marrom/arroxeadas, e a maior atuação do

intemperismo nas rochas, quando relacionado às demais tafofácies TF1 e TF2. Em uma análise de difração de raio-X e espectro infravermelho realizada por Freire et al. (2013) para os *bone beds* desta formação, também foi identificada hidroxiapatita na composição desses ossos, já na rocha matriz, foram identificadas a presença de calcita, seguido de silicato de alumínio e sódio.

O fato de os ossos das TF2 apresentarem também em sua constituição quartzo e calcita, demonstra um tempo um pouco maior de exposição desses bioclastos, em relação às TF3. Ainda, à ausência de hematita nos fósseis das TF3 e a presença dela nos fósseis avermelhados e matriz dos níveis dos *Bone beds* (TF2), corroboram com trabalhos anteriores (FAMBRINI et al., 2007, 2008, 2010a, 2011c, 2012b, 2013b; KÜCHLE et al., 2011; SILVESTRE et al., 2017) que a coloração avermelhada mostra maior tempo de exposição dos ossos.

Pode-se inferir, também, que os fósseis das TF3 passaram por processo de fossilização um pouco mais lento, sofrendo substituição por elementos do meio, e uma fossilização mais rápida nos níveis dos *bone beds* (TF2), apesar do tempo de exposição das rochas contendo os fósseis, o que pode explicar a abundância de fósseis nesta última.

7.5 SEQUÊNCIA TAFONÔMICA INFERIDA E O MODO TAFONÔMICO DE PRESERVAÇÃO

De acordo com Fambrini et al. (2013b), os lagos da Formação Brejo Santo são intermitentes e de baixa energia, com aporte fluvial de baixa descarga. Portanto é provável que os fósseis tenham sido transportados em curtas distâncias pelos rios, sendo levados para os lagos em período de cheias, onde foram depositados. Além disso, pode-se notar uma variedade de feições preservacionais nos elementos ósseos, que apesar de estarem totalmente desarticulados, a maioria exibe boa preservação, mantendo estruturas como estriações e rugosidades, indicando menor transporte e, conseqüentemente, menor desgaste. Por outro lado, outros elementos mais retrabalhados, apesar de estarem em menor número, indicam maior transporte. Esses aspectos sugerem que a morte desses animais pode ter acontecido em épocas distintas. Essa variação também foi observada anteriormente por Viana et al. (2002), embora em suas análises tenham sido apresentados elementos mais retrabalhados em comparação com os estudados aqui.

Desta maneira, é importante salientar que a causa da morte destes vertebrados não pode ser identificada, já que são alóctones e não foram preservados *in situ*. Por outro lado, Viana et al. (2002), observaram que conchas e ostracodes dispostos em forma de acumulações e com

diferentes estágios ontogenéticos, apontam para mortandade em massa desses organismos, além de icnofósseis (icnofácies lacustre Mermia), que apresentam preservação *in situ*.

Na tafofácies TF1, caracterizada por folhelhos esverdeados/acinzentados, intercalados a arenitos esverdeados, os fósseis são mais raros, consistindo principalmente em ossos isolados de *Mawsonia*, escamas do tipo *Lepidotes*, e costelas de peixes não identificados. A presença de hidroxiapatita nos ossos de celacantos sugere um soterramento rápido dos bioclastos (BEHRENSMEYER, 1975). Esses níveis correspondem a ambientes com um maior volume de água, favorecendo a decomposição de carcaças (FAMBRINI et al. 2007, 2008, 2010a, 2011c, 2012b, 2013b; KÜCHLE et al. 2011; SILVESTRE et al. 2017).

Já nos níveis dos *bone beds*, (TF2), os bioclastos permaneceram dispostos dentro do sedimento ao longo de toda TF2, proporcionando maior proteção aos bioclastos. E, apesar de ser um sedimento com coloração avermelhada, típico de exposição subaérea, como mencionado por Fambrini et al. (2012b, 2013b), esse rápido soterramento provavelmente proporcionou proteção e a boa preservação dos fósseis. Aqui os fósseis são mais completos, e com maior abundância, principalmente de peixes do grupo Actinistia.

As rochas, assim como os fósseis das TF2 apresentam as mesmas variações na sua coloração, o que pode estar associado ao maior ou menor tempo de exposição desses organismos antes da fossilização. Os fósseis e os sedimentos da TF2 apresentam coloração avermelhada, na qual as águas apresentavam níveis mais baixos, fazendo com que houvesse uma maior exposição e um certo grau de oxidação. Essa afirmação é corroborada pela presença de hematita e hidroxila na composição química da matriz rochosa e nos fósseis (ambos de coloração avermelhada), na análise composicional via espectroscopia no infravermelho.

Como visto anteriormente, na análise da espectroscopia no infravermelho, a hidroxiapatita presente em ossos em todas as tafofácies (TF1, TEF2 e TF3), mostra que o envolvimento dos ossos dentro da matriz (soterramento rápido), após a deposição dos sedimentos, promoveu uma fossilização mais rápida, q. Silvestre et al. (2017) também relatam que nestas camadas ocorreu a rápida precipitação de sedimentos, fator crucial para proteção e consequentemente melhor preservação dos bioclastos. A presença de hidroxiapatita nos ossos da TF3 mostra que, assim como nas demais tafofácies, os elementos ósseos passaram por um soterramento rápido. Entretanto, os argilitos arroxeados, provavelmente pertenciam a um ambiente com maior exposição ao meio subaéreo, como visto em Fambrini et al. (2012b, 2013b), favorecendo a deterioração dos elementos ósseos. Além disso, essas são as camadas mais expostas ao intemperismo, sendo rochas mais friáveis e deterioradas. Assim, os

elementos fósseis são raros, friáveis e de difícil identificação. A ocorrência de hematita nesta camada, também sugere exposição subaérea, apesar de sua coloração cinza/esverdeada indicar que essa exposição ocorreu de forma mais breve do que em TF1 e TF2.

Em relação a macrofauna encontrada, os peixes, são os mais abundantes, sendo estes, representantes de grupos que conseguiram viver em ambientes diversos, tanto de água doce e salobra, e estes grupos, em sua maioria, apresentam uma ampla distribuição estratigráfica e geográfica.

Os tubarões Hybodontiformes se mantiveram restritos a ambientes lacustre e fluvial, hábito que se manteve até o Cretáceo, onde estes tiveram seu apogeu com a ausência de competidores (BRITO, 1987; REES e UNDERWOOD, 2008). Assim, esses animais poderiam estar presentes tanto nos rios que serviam de aporte para os lagos, quanto nos próprios lagos, é comum encontrar apenas dentes e espinhos, pois são os elementos mais resistentes do corpo desses animais, como visto para essa formação. No entanto, a escassez desses fósseis nesse afloramento indica maior probabilidade de que estes indivíduos também sejam alóctones, levados dos rios para o lago.

Os peixes Actinistia e Dipnoiformes exibem ampla distribuição estratigráfica e geográfica, tendo se adaptado ao longo de milhões de anos a diversos ambientes tanto de águas marinhas como continentais (MIGUEL et al., 2013; CAVIN et al., 2019). Essas adaptações são notáveis nos representantes da família Mawsoniidae, restrita ao Mesozoico, as quais estão presentes em ambiente de águas doce e salobra (MIGUEL et al., 2013; CAVIN et al., 2019; CAVIN et al., 2023). Os fósseis dessa família na Bacia do Araripe são registrados em quatro formações geológicas depositadas nesses dois ambientes (BATISTA, et al., 2019). Nesta formação nota-se uma maior abundância de peixes do grupo Actinistia nas TF2, os quais são animais de grande porte, e, de acordo com Barton e Wilson, 2005, a composição e tamanho de exemplares da mesma espécie pode ser um indicativo de profundidade, onde em níveis de maior profundidade pode ser observado menor riqueza de espécies e maior abundância de um táxon de maior tamanho, como é o caso das TF2 deste afloramento estudado.

Os Dipnóicos apresentam uma maior capacidade de respirar o oxigênio diretamente do ar atmosférico do que os Actinista, possuindo tanto pulmão (mais especializados) como brânquias possibilitando-lhes, até hoje, uma fase de vida terrestre, quando utilizam de seus hábitos fossoriais em épocas de seca, e uma fase de vida aquática (BENTON, 2005; CAVIN et al., 2005; SAWAYA e SHINOMIYA, 1972). Esse comportamento de estivação ou dormência, é um hábito especializado desse grupo para sobreviver em condições de seca, onde escavam o sedimento, formando aberturas em forma de garrafas, enrolando e se fechando em

uma cápsula feita por um muco seco e lama, que mantém o corpo úmido (BENTON, 2005). Moldes dessas tocas de estivação foram relatadas apenas para a Formação Missão Velha, também datada como Jurássico Superior da Bacia do Araripe (sobrepota a Formação Brejo Santo), por Barreto Junior e Fambrini (2022).

A Formação Brejo Santo registrou, até o momento, apenas placas dentárias, incluindo as duas mencionadas aqui. A grande maioria das espécies de Dipnoiformes são descritas com base nessas placas dentárias, por exibir alta mineralização, promovendo mais resistência e aumentando a probabilidade de preservação no registro fossilífero (SOUSA, 2006). Desta forma, apesar do hábito citado acima, a ausência de outros elementos ósseos e pouquíssimos registros de placas dentárias pode também ser explicado por ser alóctone, tendo sofrido transporte dos rios para o lago.

Carvalho (2018) e Carvalho et al. (2021), reportaram inferências paleoambientais para a Formação Aliança (correlata com a Formação Brejo Santo), a partir da presença de Crocodilyformes, onde esses animais são típicos de ambientes de clima quente e úmido (BROCHU, 2009). Além disso, os osteodermas pequenos e com ornamentações profundas, são indicativos que esses necessitavam de um tempo maior de exposição ao sol (CARVALHO, 2018; CARVALHO et al., 2021; SENA e CUBO, 2023). A pouca quantidade de vértebras e osteodermas para a Formação Brejo Santo e a grande quantidade destes fósseis para Formação Aliança, incluindo elementos cranianos, pode estar relacionado a preferência de habitat desses indivíduos ou a maior distância dos rios para os lagos da Formação Brejo Santo e menor distância do lago da Formação Aliança.

7.6 FAUNA DE VERTEBRADOS

7.6.1 Hybodontiformes

Os Hybodontiformes, são amplamente distribuídos nas bacias interiores do Nordeste (BRITO et al., 1994; PINHEIRO et al., 2011; CUPELLO et al., 2012). Os gêneros de Hybodontidae encontrados no Nordeste brasileiro são: *Acrodus*, *Tribodus*, *Hybodus*, *Parvodus* e *Planohybodus* (AGASSIZ, 1837; WOODWARD, 1888; BRITO e FERREIRA, 1989; REES e UNDERWOOD, 2008). Na Bacia do Araripe há registros de dois gêneros de tubarões, *Tribodus* e *Planohybodus* (AGASSIZ, 1837; BRITO e FERREIRA, 1989; REES e UNDERWOOD, 2008).

Para *Tribodus limae*, tem-se uma descrição baseada em um exemplar quase completo da Formação Romualdo por Brito e Ferreira (1989). Pinheiro et al. (2013) revisaram alguns espécimes de tubarão da Formação Brejo Santo (descrita pelos autores como Formação Missão Velha) durante a descrição de *Planohybodus marki*, proveniente da Formação Malhada Vermelha, na Bacia Lima Campos. Além desses, foram registrados para Formação Brejo Santo, *Planohybodus* sp. e *Parvodus* sp., descrito com base em dentes; um espinho cefálico atribuído a família Lonchidiidae; e um espinho dorsal pertencente à família Hybodontidae (CUPELLO et al., 2012).

O espécime aqui analisado (MPSC P 5247) contém lóbulos com tamanhos notadamente distintos, sendo mais largos e arredondados em relação aos espinhos cefálicos de *T. limae* (espécie descrita para Formação Romualdo), o qual possui os três lóbulos compridos e estreitos, e com mesmo tamanho (LANE, 2010). Ambos apresentam coroas curvadas, embora esta curvatura seja mais sinuosa em *T. limae* (LANE, 2010), como pode ser observado no espécime UERJ-PMB-40 descrito por Lane (2010).

Os recuos marginal e lateral de *T. limae* são mais proeminentes que no espécime MPSC P5247. Já os espinhos descritos como *Parvodus* sp. (UERJ-PMB 149) para Formação Brejo Santo da Bacia do Araripe (atribuídos pelos autores à Formação Missão Velha), apresentam uma plataforma em forma de seta, devido os lóbulos lateral e mesial serem mais curtos que o lóbulo posterior, que por sua vez, exibe forma retangular e com a extremidade posterior arredondada (CUPELLO et al., 2012).

Entretanto, os lóbulos, especialmente o mesial, em MPSC P5247, são ainda mais largos e mais robustos que em *Parvodus* sp., tendo o espinho cefálico aqui analisado (MPSC P 5247) maior semelhança ao espinho cefálico atribuído a Hybodontidae por Cupello et al. (2012) (UERJ-PMB 150). Os lóbulos no espécime MPSC P5247 são mais alongados, estreitos e recurvados na porção posterior, e apresentam uma plataforma basal em forma de “T”, que de acordo com Rees e Underwood (2008), é uma característica atribuída especificamente a Hybodontidae. Além disso, os recuos marginal e lateral do espécime MPSC P5247 são maiores que em *Parvodus* sp. Por outro lado, os recuos em UERJ-PMB 150 são mais proeminentes que em MPSC P 5247.

Os espinhos cefálicos de *Hybodus*, *Planohybodus* e *Tribodus*, exibem plataforma basal com uma arquitetura em forma de T, os lóbulos e a coroa com uma farpa abaixo e ligeiramente anterior ao ápice; estas pequenas diferenças morfológicas distinguem estes gêneros (Maisey, 1983). Quatro espécies foram descritas para o gênero *Planohybodus*: *Planohybodus peterboroughensis* Rees e Underwood, 2008, do Jurássico Médio da Inglaterra; *Planohybodus*

grossiconus Agassiz, 1843, do Jurássico Médio da Inglaterra, Escócia e França; *Planohybodus ensis* Woodward, 1916, no Jurássico Médio da Inglaterra e norte da Espanha (BERMÚDEZ-ROCHAS, 2009a; REES e UNDERWOOD, 2008), e *Planohybodus marki* para Formação Malhada Vermelha, Cretáceo Inferior, Bacia de Lima Campos e Formação Brejo Santo Jurássico Superior, Bacia do Araripe (PINHEIRO et al., 2013). Dentre estas, apenas *P. peterboroughensis* apresenta espinhos cefálico e dorsal preservados até o momento.

De acordo com Rees e Underwood (2008), *Planohybodus* contém uma coroa mais ornamentada e os lóbulos lateral e mesial mais largos e arredondados em relação no gênero *Hybodus* e *Tribodus*; os lóbulos laterais em MPSC P5247 também são mais largos e mais arredondados, acrescentando aqui também uma pequena curvatura voltada para frente, presente no lóbulo lateral tanto em *P. peterboroughensis* (P. 62254) como em MPSC P 5247. A coroa em *P. peterboroughensis* é mais ornamentada e a placa basal mais porosa que em MPSC P 5247.

O gênero *Hybodus* apresenta lóbulos oblíquos (Figura 5) e em *Tribodus* estes são delgados, alongados, com plataforma porosa, como pode ser visualizado nos espécimes AMNH 13957 e AMNH 13959 (LANE, 2010). A extremidade da coroa em MPSC P 5247 apresenta 3,9 mm de largura, sendo esta cerca de duas vezes mais larga que em *T. limae*. Diante das características mencionadas, podemos atribuir o espécime aqui estudado ao gênero *Planohybodus*, já que este não apresenta todas as características presentes nos espinhos de *P. peterboroughensis*. Vale ressaltar que espinhos cefálicos em Hybodontiformes são estruturas indicativas de dimorfismo sexual, presentes apenas em tubarões do sexo masculino, quando atingem a maturidade (LANE, 2010).

A espécie de tubarão em que foi também descrito um espinho dorsal completo e articulado, para a Bacia do Araripe é *T. limae*, caracterizado por apresentar uma superfície posterior contendo denticulos dispostos em duas linhas longitudinais (BRITO, 1992). Outros registros são feitos por meio de fragmentos de espinhos dorsais, como por exemplo, os registros para Formação Brejo Santo, de um espinho identificado para a família Hybodontidae por Cupello et al. (2012), dos quais foram preservadas apenas a porção basal, impossibilitando uma comparação mais detalhada. .

O espécime MPSC P 5248 apresenta uma arquitetura semelhante à família Hybodontidae, com formato largo na região mesial (10,9 mm de largura), se estreitando nas extremidades, com porção ventral mais retilínea e dorsal pouco curvada, entretanto com extremidade anterior mais curvada e pontiaguda (atingindo cerca de 2 mm de largura). Os denticulos deste espinho são dispostos em uma fileira paralela e ímpar, onde, de acordo com

Patterson (1966) e Maisey (1978), alguns espinhos dessa família apresentam dentículos com uma única série mediana simples, que seria derivado de duas séries, com os dentículos alternados suprimidos em ambos os lados da linha média posterior.

A base do espinho MPSC P 5248 não apresenta ornamentação. Segundo Maisey (1978), a base de espinhos que não são ornamentados, refere-se à porção que está inserida no corpo do tubarão. Essa característica foi observada em espécimes de *Hybodus obtusos*, *H. marginalis* e *Acrodus nobilis* (Maisey, 1978). Assim como em espécimes dos gêneros *Hybodus*, *Acrodus* e *Asterachantus*, o exemplar MPSC P5247 apresenta o final das estriações bem delimitado. Lesões circulares são desenvolvidas na lateral direita do espinho de MPSC P5248, assim como visto por Maisey (1978), em *Asteracanthus* (P 12521), que estão restritas à porção externa do espinho e adquiridas em vida como cicatrizes.

Na espécie *H. obtusos* (espécime P 6886), a cavidade basal estende-se até a região próxima aos dentículos posteriores inferiores, sendo mais estreita, e com dentículos dérmicos pares, dispostos em forma de zigue zague (Maisey, 1978); *H. marginalis* possui uma cavidade que se estende ainda mais próxima aos dentículos, sendo mais larga e paredes mais finas, seus dentículos dérmicos são pares e dispostos em forma de zigue-zague (MAISEY, 1978).

Em *A. nobilis* a concavidade é larga, mas não chega a se estender a porção medial do espinho, além de apresentarem dentículos dérmicos alinhados de forma paralela e com maior distribuição ao longo do espinho, atingindo até próximo a extremidade da cavidade (MAISEY, 1978). Já no espinho dorsal de *P. peterboroughensis* as nervuras são longitudinais e os dentículos formam duas fileiras alternadas, além disso as paredes da região da cavidade basal são relativamente espessas (REES e UNDERWOOD, 2008).

Desta maneira, o espinho dorsal do espécime aqui analisado (MPSC P 5248), compartilha diversas características da família Hybodontidae. Algumas espécies e gêneros de tubarões já foram descritos baseados em espinhos dorsais isolados, no entanto, poderiam pertencer a tubarões já descritos, baseados em dentes isolados. A ausência de indivíduos mais completos, com espinhos e dentes associados, faz com que a taxonomia desse grupo seja, em muitos casos, dúbia (ZHANG, 2007). Os dentes geralmente são substituídos ao longo da vida desses animais, já a presença de espinhos dorsais ou espinhos cefálicos indicam, quase que com precisão, a morte do indivíduo, pois estas estruturas seriam perdidas somente após a morte do animal (DUFFIN e SWETMAN, 2011).

Descrições de espécies de Hybodontiformes, baseadas unicamente em espinhos dorsais isolados, como é o caso de MPSC P 5248, são considerados espécies nominais investigadas (*nomen dubium*), até que uma descrição mais precisa seja elaborada (REES e

UNDERWOOD, 2008). Sendo assim, MPSC P 5248 não pode ser identificado a nível de gênero e espécie, e é associado à família Hybodontidae, devido a seus caracteres morfológicos diagnósticos. Vale ressaltar que outros registros desse tipo de associações foram registrados para Hybodontiformes na Formação Vega de Pas (Cretáceo da Bacia de Basque-Cantabrian), localizado na província da Cantábria, norte da Espanha, sendo identificados como Hybodontiformes indet. (BERMÚDEZ-ROCHAS, 2009a).

De maneira geral, o Jurássico brasileiro possui poucos registros de fósseis, provavelmente, por não ter sido uma época favorável à preservação dos mesmos ou poucas exposições pertencentes a esse período geológico. Os fósseis coletados são considerados raros e fundamentais para o entendimento da história geológica da Bacia do Araripe, contribuindo para o conhecimento do paleoambiente da região (SILVA, 2012).

7.6.2 Análise histológica do espinho dorsal

Em Chondrichthyes, análises histológicas, tomográficas e de Microscópio eletrônico de varredura vêm sendo bastante utilizadas, principalmente em dentes e espinhos, tanto atual como fósseis, pois além de trazer novas informações a respeito de sua taxonomia, ainda são fontes potenciais de caracteres filogenéticos (JARVE, 2016). Uma outra aplicação da histologia foi proposta por Beck et al. (2016), em que os autores, além de observarem estruturas internas, trazem informações sobre os estágios ontogenéticos dos espécimes estudados. Jarve (2016), por sua vez, estudou a morfologia e a histologia de espinhos de nadadeiras de representantes fósseis e das espécies viventes *Callorhinchus milii* e *Squalus acanthias*.

Além disso, espinhos de nadadeiras dorsais, são utilizados para estimar a idade de Chondrichthyes, através de estruturas como a dentina, que são distribuídas em torno de uma cavidade longa e coberta com esmalte. Tais estruturas são fixas ao organismo, crescendo com discontinuidades rítmicas e indefinidamente (PANFILI et al., 2001).

As características histológicas do espinho dorsal MPSC P 5248, mostram uma matriz interdenteonal pouco mineralizada e denteons (ou cavidades pulpares) que podem ser visualizados dispostos de forma irregular. Em quase toda área do corte observa-se apenas a camada de dentina trabecular centrifugal, sendo que a primeira a camada surge durante o processo de crescimento do animal (BECK et al., 2016). Ao longo dessas camadas de dentinas, estão presentes os denteons anastomosados, canais vasculares e tubérculos dentinais, estes últimos são estruturas onde se alojam os processos celulares dos odontoblastos, e estão

dispostos na matriz ou irradiando dos canais vasculares para as lamelas mais externas dos denteons. As linhas de crescimento são ausentes e em direção à superfície do espinho.

Estes espinhos apresentam crescimento ativo com início da formação de um traço padrão cíclico de crescimento (BECK et al., 2016). Em Xenacanthiformes, como *Orthacanthus platypternus*, a idade é atribuída em anos, levando em consideração a quantidade de camadas de dentina, onde uma camada equivale a indivíduos juvenis de até próximo a um ano de idade, com uma a duas camadas de dentina correspondem a indivíduos menos juvenis com um ano, e com três a quatro camadas são indivíduos adultos entre três e quatro anos (BECK et al., 2016).

Desta maneira, ainda levando em consideração que o ápice do espinho corresponde a porção mais antiga e a sua base a mais jovem (MAISEY, 1978), o corte histológico aqui realizado corresponde a porção mesial do espinho, a qual apresenta o início da formação de uma nova camada de dentina, com algumas linhas de crescimento, indicando assim, um estágio ontogenético migrando da fase juvenil para jovem, com cerca de um ano.

7.6.3 Lepisosteiformes

As escamas encontradas possuem as mesmas características morfológicas descritas anteriormente para essa mesma formação por Silva et al. (2005) e Melo e Carvalho (2017), das quais foram preservadas tanto a placa basal quanto uma camada fina de ganoína, lisas e ambas apresentam forma romboide. Essa forma e a presença de ganoína são características utilizadas para atribuição do gênero, no entanto, de acordo com Gallo (1998), essa descrição é questionável, principalmente quando não há dados microestruturais ou não se sabe se estas escamas pertencem ao mesmo indivíduo por esse motivo aqui foi atribuída a essas escamas como sendo do tipo *Lepidotes*, mas a princípio não foi atribuído um gênero propriamente dito. Por outro lado, a presença dessas escamas ganóides é comum em formações geológicas distribuídas pelo Brasil, e assim, muito utilizadas para datações e correlações estratigráficas (GALLO, 1998). Para a Formação Aliança (Bacia do Jatobá), correlata à Formação Brejo Santo, também foram registradas escamas, neste caso, associadas a *Lepidotes* sp. (SILVA et al. 2011; SILVA, 2020).

7.6.4 Actinistia

Os Actinistia são peixes Sarcopterygii, que surgiram no Devoniano Médio, há aproximadamente 380 milhões de anos, sendo, até o momento, a espécie mais antiga *Miguashaia bureaui* Schultze, 1973. Este grupo foi considerado extinto, durante o Neocretáceo, por um longo período de tempo (CLOUTIER e FOREY, 1991; CLOUTIER, 1991; CAVIN et al., 2020; CAVIN et al., 2021).

Hoje são representados por duas espécies viventes, uma descoberta em 1938 por Marjorie Courtenay-Latimer, *Latimeria chalumne* Smith, 1939, em seguida descrita a espécie *Latimeria menadoensis* Pouyaud et al. 1999 (AMEMIYA et al., 2013), ambas encontradas em águas profundas do Oceano Índico e na costa leste do continente africano (CLOUTIER e FOREY, 1991; BRITO e MARTIL, 1999; YABUMOTO e BRITO, 2011). Essas duas espécies, embora possuam anatomia e fisiologia semelhantes, se diferenciam geneticamente (CLOUTIER e FOREY, 1991; BRITO e MARTIL, 1999; YABUMOTO e BRITO, 2011).

Dentre os peixes ósseos os celacantos são os que apresentam uma maior história evolutiva, apresentando uma evolução no seu endoesqueleto, com maior ossificação nos primeiros representantes desse grupo, como por exemplo a espécie *Miguashaia bureaui* e redução dos elementos cranianos bem ossificados e aumento de elementos cartilaginosos ao longo de sua história evolutiva, além de apresentar elementos pós-cranianos com um relativo conservadorismo morfológico, já que muitas espécies apresentam forma corporal diferenciada a exemplo dos gêneros *Rieppelia* Ferrante e Cavin, 2023, *Foreyia* Cavin et al., 2017 e *Ticinepomis* Rieppel, 1980 (JARVIK, 1980; CLOUTIER, 1991a, 1991b; JANVIER, 1996; FOREY, 1998, FERNÁNDEZ et al., 2022).

Os Actinistia presentes na Bacia do Araripe pertencem à família Mawsoniidae, os quais grande têm distribuição temporal ao longo das camadas geológicas que compõem esta bacia, encontrados desde o Jurássico Superior (Formação Brejo Santo) até o Cretáceo Inferior (formações Barbalha, Crato e Romualdo), com as espécies *Mawsonia gigas* Woodward, 1907, *M. brasiliensis*, Yabumoto, 2002, *Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986, e um registro do gênero *Mawsonia* sp. para a Formação Barbalha, relatado por Batista et al. (2019). Apesar disso, o registro fóssil desses animais durante o Período Cretáceo, de maneira geral, não é abundante (MIGUEL et al., 2014; CAVIN et al., 2021).

Na Formação Brejo Santo foram encontrados inúmeros ossos isolados, sendo classificados como *Mawsonia* cf. *gigas* por Cupello et al. (2016). Aqui foram analisados seis paresfenoides, um pós-parietal, um supratemporal, um opérculo, três pterigoides, um coronoide principal, seis angulares, dois espleniais, cinco dentários, três ceratobranquiais, uma placa gular, um cerato-hial, um cleitro, e uma clavícula.

O parasfenoide mais completo é o MPSC P 7659, entretanto, parte da porção anterior e posterior foram perdidas. Dentes pequenos, hemisféricos, na região ventral e marcados por estrias finas, que irradiam do ápice mais posteriormente, são características marcadas para os Mawsoniidae (*Mawsonia* e *Axelrodichthys*) (CAVIN et al., 2016), e, com exceção do espécime MPSC P 7660, que preservou apenas a porção anterior e parte da asa lateral, todos os demais espécimes aqui analisados apresentam essas características.

Em todos os espécimes o parasfenoide alarga-se, formando duas “asas” laterais, as quais apresentam pouco dentes, sendo predominantemente cobertas por sulcos finos. Conforme Cavin et al. (2016), não há menção dessa característica para *A. araripensis*, mas presente em *M. lavocati* (WENZ, 1981, CAVIN e FOREY, 2004), e em *M. gigas*, (CARVALHO e MAISEY, 2013).

Já em *M. libyca*, este osso (parasfenoide) exibe dentes numerosos e pequenos, mas também com expansões laterais, já *M. lavocati* e *M. tegamensis*, não possuem expansões laterais na área dentada (WEILER, 1935; WENZ, 1981; CARVALHO e MAISEY, 2013). Desta forma, os espécimes analisados apresentam maior afinidade taxonômica a *M. lavocate* e *M. gigas*. Nos exemplares observados os dentes ficam mais largos na porção posterior, o que difere de *A. megadromos*, descrito por Cavin et al. (2020). Dorsalmente apresenta um canal profundo longitudinal, como visto em *M. gigas* (MAWSON e WOODWARD, 1907; CARVALHO, 1982; CARVALHO e MAISEY, 2013).

O pós-parietal contém fortes estriações, e seu canal ótico está localizado na margem lateral, assim como visto em *M. gigas* e *M. ubangiensis* (CASIER, 1961; CARVALHO e MAISEY, 2013), contudo, em *M. gigas* este canal fica mais distante da apófise, como visto no espécime UFRJ-DG 356g-P em Carvalho e Maisey (2013), em contraste com o espécime MPSC P 7663, em que o canal se aproxima mais da apófise. Esta característica também foi observada para *M. aff. tegamensis* (WEZZ, 1975).

O exemplar aqui estudado se diferencia de *M. gigas* por apresentar o processo descendente menos projetado para baixo. Wenz (1981), observou uma ponte óssea entre a apófise anterior e o processo descendente em *M. tegamensis*, mas não está presente em *M. lavocati*, sugerindo que possa ser uma característica distintiva dessas espécies (WENZ, 1981). Uma estrutura semelhante a uma ponte óssea também foi observada em MPSC P 7663.

Um supratemporal mais longo que largo, cristas bifurcadas na região dorsal e a ausência do processo descendente, são de acordo com Carvalho (2002), características do gênero *Mawsonia*, e essas podem ser observadas no espécime MPSC P 7664 (LPU 882). Essas cristas, tanto em *Mawsonia ubangiensis* como em *Mawsonia gigas*, partem de um ponto

próximo à apófise anterior e se ramificam em direção à borda posterior do osso, onde se bifurcam, e não apresentam orientação definida, como visto em Casier (1961) e Carvalho e Maisey (2013). No entanto, no espécime MPSC P 7664 (LPU 882), essas cristas partem de uma região mais distante a apófise, e apesar de apresentarem algumas bifurcações, apresentam uma orientação definida com linhas paralelas.

Opérculo em *M. gigas* é triangular e com estriações suaves; margens posterior e ventral laminares e a anterior espessa e retilínea; concavidade anteroventral (CARVALHO, 2002; CARVALHO e MAISEY, 2013). *Mawsonia brasiliensis* também exibe ornamentações radiais delicadas que se estendem anteroventralmente e com concavidade anteroventral (YABUMOTO, 2008), esta concavidade é ausente em MPSC P 7665, e a margem anterior do osso é espessa, e o osso tem forma ovalada.

Já em *A. araripensis*, o opérculo possui a margem anterior espessa com ornamentações mais marcantes, com forma sub-semicircular (MAISEY, 1986). O espécime UERJ-PMB 481 foi minuciosamente analisado para comparações neste trabalho é identificado como pertencente a *M. gigas* da Formação Romualdo, e não Formação Brejo Santo. Isso se deve às características da rocha matriz, que consiste em arenitos esbranquiçados finos, típicos de concreções calcáreas. Além disso, observou-se feições preservacionais distintas, como alta densidade dos ossos, em consequência da preservação por substituição. Em contraste, na Formação Brejo Santo, os ossos são leves, pois não sofreram substituição, havendo praticamente apenas perda de substâncias para o meio, como demonstrado pelas análises de infravermelho realizadas neste estudo e corroboradas por Freire et al. (2013b). Este osso difere de MPSC P 7665 por exibir forma triangular; ornamentação com sulcos profundos e paralelos, irradiando a partir do nível do ponto de articulação com o hiomandibular. As margens ântero-dorsal são mais espessas do que a margem póstero-ventral; com concavidade anteroventral (CUPELLO et al., 2016). Além disso, as ornamentações em MPSC P 7665, partem da porção quase medial do osso, onde também são encontradas duas cristas formando uma concavidade, ausente nas espécies citadas acima.

Foram analisados aqui sete angulares onde MPSC P 7670 - LPU 847 e MPSC P 7672 - LPU 879, são os mais completos, descritos por Batista et al. (2019). Para MPSC P 7672 - LPU 879, foi proposto por Cavin et al. (2021), a possibilidade de pertencer ao gênero *Axelrodichthys*, pois, de acordo com os autores, MPSC P 7670 - LPU 847 exibe margens rasas, ponto de articulação com o coronoide de tamanho pequeno ou ausente, em contraste com MPSC P 7672 - LPU 879, a qual é bem desenvolvida em LPU 879. Além disso, MPSC P 7670

- LPU 847 tem a região de articulação com o pré-articular bem desenvolvida, a qual está ausente em MPSC P 7672 - LPU 879 (CAVIN et al., 2021).

Nos dois exemplares podem ser observados vários detalhes do osso, no entanto, em MPSC P 7672 - LPU 879 algumas estruturas estão pouco desenvolvidas, incluído as ornamentações, por, provavelmente, se tratar de um indivíduo juvenil. MPSC P 7672 - LPU 879 apresenta três forames correspondentes aos poros sensoriais e, MPSC P 7670 - LPU 847, apresenta ornamentações proeminentes, tais como: o ápice do osso está voltado anteriormente e apresenta, dorsalmente, o ponto de articulação com o coronoide principal, bem como a cavidade onde se encaixam os músculos elevadores da maxila; possui canal sensorial mandibular, com quatro forames, correspondentes aos poros sensoriais, na região dorsal e, na face mesial, pode-se observar a fossa de Meckel (ponto de articulação com o quadrado).

Quanto aos poros sensoriais do angular, em *A. maiseyi*, estes apresentam-se delimitados em duas regiões: uma na parte superior com estriações e outra na região inferior lisa, além do ponto mais alto do angular, que está localizado na região medial deste osso (CARVALHO et al., 2013). *A. araripensis* poros sensoriais mandibulares maiores do que em *M. gigas* (CARVALHO et al., 2013). Vale notar que, como Carvalho (2002) aponta, este osso apresenta ornamentações marcantes em todas as espécies de Mawsoniidae. No presente trabalho foi possível observar esta diferença em *A. araripensis* da Formação Romualdo, (MPSC P2488) e *M. gigas* da Formação Brejo Santo (MPSC P 7672 - LPU 879 e MPSC P 7670 - LPU 847), onde os poros sensoriais do angular estão preservados. *M. brasiliensis* é caracterizado por exibir ossos mais delgados, um angular mais alongado e extremidade anterior desse osso mais estreita, com angulação voltada anteriormente e concavidade mais proeminente (YABUMOTO, 2008).

O coronoide principal (MPSC P 7669 – LPU 875) é um osso que se articula dorsalmente ao gular e sua identificação torna-se notável por apresentar forma de cela e margem posterior larga, que são características diagnósticas do gênero *Mawsonia* (CUPELLO et al., 2016; CARVALHO e MAISEY, 2013; CARVALHO, 2002), além das suas extremidades (porções caudal e cranial) robustas e curtas, sendo que a porção posterior é mais fina e mais curta que a porção anterior do osso. O coronoide principal de *M. gigas* consiste em um formato de sela, com suturas robustas e uma forte crista na sua face externa, a qual segue o contorno do músculo adutor (MAWSON e WOODWARD, 1907; CARVALHO, 2002; e CUPELLO et al., 2016).

Estas características são bem observadas no osso isolado da Formação Brejo Santo (MPSC P 7669 - LPU 875), no entanto, nota-se aspectos que o diferem de *M. gigas*, como

uma placa basal mais curta no comprimento e com as porções caudal e cranial com largura mais expandida que em *M. gigas*. Em *A. araripensis*, *A. maiseyi* e *M. brasiliensis*, o coronoide possui formato de bigorna (YABUMOTO, 2002; CARVALHO et al., 2013; FRAGOSO et al., 2018), entretanto, em *A. araripensis*, a porção mesial do osso é estreita e mais alongada que nos demais táxons (CARVALHO et al., 2013).

O dentário, MPSC P 7679 - LPU 823, embora não esteja completo, pode-se notar em sua porção anterior uma ramificação em forma de gancho deste osso e a ramificação superior, que é mais fina e menos prolongada que a inferior. Dos espécimes MPSC P 7678 e MPSC P 7680 foi preservada apenas a porção medial, no entanto pode ser observado o início das projeções em forma de gancho. Já MPSC P 7681 e UERJ-PMB476 estão completos. Em *P. maranhaoensis*, o dentário exhibe uma linha reta com uma protuberância destacada na sua extremidade anterior e uma ramificação em formato de dois ganchos estreitos e longos, de tamanho similar (YABUMOTO, 2008).

Tanto em *M. gigas*, quanto em *A. araripensis*, o dentário é mais espesso e possui a porção anterior curvada, e em ambos os casos, a ramificação do dentário ocorre em duas partes desiguais, entretanto, em *M. gigas* observa-se a presença de uma protuberância lateral (FOREY, 1998; CARVALHO, 2002; CUPELLO et al., 2016). Essa protuberância pode ser observada em MPSC P 7679 - LPU 823, MPSC P 7681 e UERJ-PMB476, sendo que nos dois últimos não há curvatura nos ganchos e estes possuem duas partes desiguais. MPSC P 7683 – LPU 823 corresponde a uma placa gular quase completa, possuindo uma evidente crista longitudinal lateral que se estende por quase todo osso, no entanto, sua morfologia não é diagnóstica.

A inclinação oblíqua dos metapterigoides observada nos espécimes MPSC P 7666 e MPSC P 7667, é uma característica associada ao gênero *Mawsonia* (CARVALHO, 2002). Em todos os espécimes é notável a pequena quantidade de dentes em sua região ventral, no entanto, essa característica é mais evidente no espécime MPSC P 7666. Em MPSC P 7668 se nota uma menor quantidade de estriações na porção dorsal do osso (bem como ausência da inclinação do osso), que por sua vez são mais evidentes em MPSC P 7666 e MPSC P 7667.

O Cerato-hial juntamente com o hiomandibular, interhial e simplético, compõem os arcos branquiais (FOREY, 1998). O inchaço ventral presente em direção ao comprimento médio do osso, e um processo expandido dorsoventralmente, são caracteres típicos de celacantos de maneira geral (TORIÑO et al., 2022). MPSC P 7684 exhibe um achatamento transversal, mas com lateral alargada, tendo mesma altura ao longo de todo osso, diferente de *M. brasiliensis* que sua porção posterior é mais achatada que a porção anterior (BATISTA et

al., 2019). Além disso, em *M. brasiliensis* a porção anterior do osso onde encontra-se o achatamento lateral é menos alargada que no espécime aqui analisado (MPSC P 7684).

Dois ossos da cintura escapular foram preservados: o cleitro (MPSC P 7685 - LPU 835) e a clavícula (MPSC P 7686 - LPU 1530). Apesar de também desarticulados, estes ossos podem pertencer ao mesmo indivíduo, pois foram encontrados no mesmo nível e muito próximos, embora desarticulados e dispersos na rocha. Ambos apresentam sua cavidade de articulação, onde se encaixam perfeitamente. Vale ressaltar que esses não apresentam características diagnósticas.

Assim, procedemos com a reclassificação desse material, anteriormente referido como *Mawsonia* cf. *gigas* por Cupello et al. (2016), agora designando-a exclusivamente ao gênero *Mawsonia* sp., revelando um considerável potencial para sua identificação como uma nova espécie.

7.6.5 Dipnoiformes

Os Dipnoiformes são peixes pulmonados que surgiram no Devoniano, tendo representantes até os dias atuais, com espécies dos gêneros *Neoceratodus* na Austrália, *Lepidosiren*, América do Sul, e *Protopterus* na África, e com maior representatividade durante todo o Paleozoico, por outro lado, com registro fragmentado no Mesozoico, especialmente para o Jurássico (BENTON, 2005; MARSHALL, 1986).

Na Bacia do Araripe, até o momento, há registros para o Jurássico Superior, de moldes de tocas de estivação na Formação Missão Velha (BARRETO JUNIOR e FAMBRINI, 2022), e uma placa dentária isolada esquerda, com forma alongada, contendo seis cristas, com superfície mastigatória convexa e ornamentações na superfície oclusal pontuada em decorrência de desgastes, atribuída a *Neoceratodus* sp. (MN-4345-V), para a Formação Brejo Santo (SILVA e AZEVEDO, 1992, 1996; BRITO et al., 1994). Em primeiro momento, MN-4345-V, foi atribuída a *Neoceratodus sulamericanus* Silva e Azevedo, 1992, posteriormente Silva e Azevedo (1996) reconsideraram a descrição, identificando-o como *Neoceratodus* sp., e, Cavin et al. (2005), designa que estes organismos são morfologicamente aliados a *Neoceratodus gregory* e *N. djelleh*.

Dos dois espécimes aqui descritos, MPSC P 7687 é o mais completo. Tanto MPSC P 7687 como MPSC P 7688 têm uma superfície oclusal côncava, provavelmente devido ao desgaste, e assim como visto em Gallo e Azevedo (1996), onde o espécime MN-4345-V, identificado como *Neoceratodus* sp., exibe o mesmo número de cristas que o espécime MPSC

P 7687 (seis cristas bem definidas), sendo estas sem inclinação e sulcos proeminentes, como visto em ambos os espécimes analisados (MPSC P 7687 e MPSC P 7688).

Já em *Ceratodus* sp. (DGEO-CTG-UFPE 6617) observado por Silva (2012) (material referente a Formação Aliança, correlata com a Formação Brejo Santo), a placa dentária também contém seis cristas, entretanto com leve inclinação posterior, característica ausente nos espécimes aqui estudados. Além disso, DGEO-CTG-UFPE 6617 também exibe ornamentações em forma de estria em alto relevo, no entanto, nos espécimes MPSC P 7687 e MPSC P 7688 aqui analisados, estas estriações ocorrem em maior quantidade e com espaços mais curtos entre elas. Em outro material, apesar de incompleto, associado a *Ceratodus* sp. (UERJ-PMB 156) por Alves et al. (2013), percebe-se que suas cristas posteriores são pontiagudas e com orientação subparalela entre elas, e a crista anterior é curvada em direção oposta. Desta forma as placas dentárias MPSC P 7687 e MPSC P 7688 são associadas a *Neoceratodus* sp.

7.6.6 Crocodyliformes

Aqui apresentamos a primeira descrição de restos esqueléticos de Crocodyliformes, MPSC R 7689, representado por uma vértebra, MPSC R 7690 e MPSC R 7691, representado por dois osteodermas. Os exemplares foram encontrados após coletas sistemáticas em um afloramento da Formação Brejo Santo, localizado no município de Missão Velha (CE), nas proximidades da CE-293 (coordenadas: 07°15'52"S 039°7'15"W). Nesta mesma localidade foram reportados materiais associados a Crocodyliformes anteriormente (BRITO et al. 1994; MELO e CARVALHO, 2017).

Apesar de MPSC R 7689 ser representado por uma vértebra isolada, e da dificuldade de distinguir em Crocodyliformes, a última vértebra cervical da primeira vértebra dorsal, sem que seja observada a sua posição em relação ao esterno (ROMER, 1956; HOFFSTETTER e GASC, 1973), nós identificamos o exemplar como uma vértebra cervical, tendo em vista as similaridades com os táxons com vértebras descritas.

Como preservado, o espinho neural de MPSC R 7689 está localizado muito posteriormente na região do arco neural, com as pós-zigapófises projetadas posteriormente além do limite posterior do centro vertebral. Esta condição contrasta com a presente nos crocodilos atuais, nos quais o espinho neural está posicionado mais centralmente na área dorsal do arco neural.

Apenas uma zigapófise está fragmentada (pós-zigapófise esquerda), entretanto, das que estão preservadas, ambas possuem formato arredondado em vista ventral, sendo a faceta de articulação da pós-zigapófise ligeiramente maior, látero-medialmente, do que a da pré-zigapófise.

Ventralmente, entre as pós-zigapófises, há um contato através de uma protuberância fina em forma arredondada que as une. O centro vertebral é ligeiramente curto anteroposteriormente e a diapófise direita está posicionada anteriormente e orientada ventrolateralmente.

As parapófises aparecem anteriormente na superfície lateral do centro vertebral, posicionada mais dorsalmente e com formato alongado dorsoventralmente, o que pode indicar um posicionamento mais posterior ao longo da coluna cervical.

Ventralmente, o centro vertebral possui uma quilha sagital pequena, contrastando com a condição presente nos crocodilos vivos, nos quais não há evidência de hipófises cervicais (HOFFSTETTER e GASC, 1973).

Devido às características anatômicas os osteodermas puderam ser classificados como caudal e lateral, possuindo várias cavidades (côncavas) na superfície dorsal, enquanto a basal é lisa. O osteoderma caudal possui quilha baixa e medial de comprimento muito reduzido e ornamentação composta por perfurações circulares. Em contrapartida, o osteoderma lateral tem formato oval, quilha medial prolongando-se da extremidade anterior à posterior e ornamentação composta também por perfurações circulares.

O padrão macro anatômico dos osteodermos é similar ao de Neosuchia. Além disso, é válido destacar que, Crocodyliformes, de maneira geral, são típicos de ambientes de clima quente e úmido, e osteodermas pequenos e com ornamentações profundas, como observado nos espécimes aqui analisados, são indicativos que esses necessitavam de um tempo maior de exposição ao sol (BROCHU, 2009; CARVALHO, 2018; CARVALHO et al., 2021), desta forma o ambiente da Formação Brejo Santo seria propício para esse grupo.

8. CONCLUSÃO

Após prospecções e coletas de campo em afloramentos da Formação Brejo Santo da Bacia do Araripe, localizados no Município de Missão Velha (CE), coordenadas 07°14'20.1" S / 39°06'05" W, foi possível concluir que:

- O paleoambiente deposicional da Formação Brejo Santo, é caracterizado por lagos típicos de ambientes de baixa energia, com substancial aporte de rios. Desta forma, é possível inferir que a desarticulação dos organismos ocorreu durante o transporte fluviolacustre em épocas de cheias dos rios. Entretanto, esse transporte não foi intenso nem prolongado para a maioria dos bioclastos, como indicado pelas poucas marcas de abrasão. Esse baixo desgaste sugere que tenham sido transportados por suspensão e/ou saltação. Além disso, a análise histológica revela a preservação da microestrutura dos fósseis, evidenciando que não houve compactação significativa ao longo do tempo.
- Foi possível a identificação de três tipos de feições preservacionais, caracterizadas com TF1, TF2 e TF3, onde na TF1 são encontrados os ossos dispersos e menor abundância, com raros ossos isolados completos de *Mawsonia* sp., além de escamas do tipo *Lepidotes*, costelas de peixes isoladas, além de pequenos fragmentos ósseos não identificados. Já TF2, apresentam os *bone beds*, rica em fósseis, principalmente de *Mawsonia* sp., além de tubarões Hybodontidae, escamas do tipo *Lepidotes*, Dipnoiformes, bem como vértebras e osteodermas de Crocodilyformes. Sendo estes desarticulados, encontrados dispersos ou em raras aglomerações. Em TF3, os fósseis são mais raros, desarticulados, de difícil identificação e altamente friáveis, graças, principalmente, aos agentes intempéricos físicos e químicos atuantes nessas camadas mais expostas.
- O grau de corrosão nos ossos de coloração avermelhada é mais acentuado, sugerindo uma exposição prolongada ao meio subaéreo. A fossilização ocorreu por soterramento rápido, evidenciado pela alta taxa de sedimentação, caracterizada pelos sedimentos finos e selecionados, bem como pela presença da hidroxiapatita nos ossos. No entanto, a maioria dos fósseis apresentam quebra causadas pelo transporte, processos diagenéticos, e intemperismo atual. Este último afeta o afloramento de forma expressiva, principalmente na TF3, onde os elementos ósseos são esporádicos, friáveis e mal preservados.
- A análise composicional de infravermelho mostra predominância de aluminossilicatos, calcita, quartzo e traços de hematita, nas matrizes minerais das três

tafofácies. E nos ossos, calcita, hidroxiapatita e substituição de íons do grupo fosfato por íons carbonatos, resultando em uma hidroxiapatita carbonatada do tipo B, indicando que o carbonato do ambiente substituiu parte do grupo fosfato durante o processo de fossilização. A hidroxiapatita, além de promover resistência ao osso, é indicativo de rápido soterramento. A incorporação do carbonato na estrutura da bioapatita pode ter ocorrido durante a decomposição da matéria orgânica, desencadeando a recristalização como tipo de fossilização. Os fósseis de ambas as tafofácies apresentam a mesma composição, desta forma, a má preservação dos ossos na TF3, pode estar relacionada a uma maior exposição do sedimento ao meio subaéreo após sua deposição, dado também a sua coloração marrom/arroxeadas, e a maior atuação do intemperismo nas rochas, quando relacionado às demais tafofácies TF1 e TF2.

- Foi identificado um Hybodontiformes associado à família Hybodontidae, por meio de um espinho dorsal. A análise histológica revelou que se trata de um indivíduo jovem, com aproximadamente um ano de idade. Além disso, foi registrada mais uma ocorrência de *Planohybodus* sp., identificada com base em um espinho cefálico.
- Designamos como *Mawsonia* sp. o táxon até então identificado como *Mawsonia* cf. *gigas*, notando diversas diferenças anatômicas como: processo descendente do pós-parietal menos pronunciado. Supratemporal com cristas que partem de uma região mais distante a apófise, e apesar de apresentarem algumas bifurcações, exibem uma orientação definida com linhas paralelas. Opérculo com margem anterior do osso é espessa, mas não retilínea, e de forma ovalada. Coronoide principal com placa basal mais curta no comprimento e com as porções caudal e cranial com largura mais expandida que em *M. gigas*.
- Com relação a correlação da fauna de vertebrados fósseis da Formação Brejo Santo com a de outras bacias sedimentares, foram identificadas: a Formação Aliança e a Formação Bananeiras. A Formação Aliança (presente nas Bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá) apresenta uma litologia e fauna semelhante à Formação Brejo Santo, apresentando peixes Hybodontiformes, Actinistia, Dipnoiformes, e Lepisosteiformes, além de osteodermos, dentes e vértebras de Crocodyliformes. Já à Formação Bananeiras, localizada na Bacia de Sergipe-Alagoas, apresenta litologia semelhante, e apesar de fósseis mais raros, há também uma correlação faunística entre essas formações, como escamas associadas ao gênero *Lepidotes* e um fragmento de espinho pertencente à família Hybodontidae.

REFERÊNCIAS

ALVES, Y.M.; MACHADO, L.P.; BERGQVIST, L.P.; BRITO, P.M. Redescription of two lungfish (Sarcopterygii: Dipnoi) tooth plates from the late Cretaceous Bauru group, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 40, p. 243-250, 2013.

AMEMIYA, C.T.; ALFOLDI, J.; LEE, P.A.; FAN, S.; PHILIPPE H.; MACCALLUM, I.; BRAASCH, I.; MANOUSAKIS, T.; SCHNEIDER, I.; ROHNER, N.; ORGAN, C.; CHALOPIN, D.; SMITH, J.J.; ROBINSON, M.; DORRINGTON, R.A.; GERDOL, M.; AKEN, B.; BISCOTTI, M. A.; BARUCCA, M.; BAURAIN, D.; BERLIN, A.M.; BLATCH, G. L.; *et al.* The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution. **Nature**. v. 496, p. 312, 2013.

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

ASSINE, M.L. Bacia do Araripe. **Geociências Petrobras**. Rio de Janeiro, v. 15, p. 317-389, 1993.

ASSINE, M.F. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**. v. 22, p. 289-300, 2007.

AGASSIZ, L. **Recherches sur les poissons fossiles, Neuchâtel et Soleure (Petitpierre)**, 5:1420, 1837.

AGASSIZ, L. **Recherches sur les poissons fossiles, Neuchâtel et Soleure (Petitpierre)**, v. 5. 1843, p. 1420.

BARRETO JUNIOR, A.M. Estudo estratigráfico e petrográfico da Formação Missão Velha, Jurássico Superior da Bacia do Araripe. **Dissertação (Mestrado)**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. 2020.

BARRETO JUNIOR, A.M.; FAMBRINI, G.L. First Mesozoic lungfish aestivation burrows of West Gondwana (Late Jurassic of Araripe Basin, northeastern Brazil). **Journal of South American Earth Sciences**. v. 119, p. 104028, 2022.

BARROS, C.L. Ostracodes da Formação Brejo Santo (Neojurássico?), Sub-Bacia leste do Araripe, Nordeste do Brasil: Implicações bioestratigráficas. **Dissertação (Mestrado)**. Recife: UFPE. 2010.

BARROS, C.L.; FAMBRINI, G.L.; GALM, P.C.; AGOSTINHO S. Ostracodes da Formação Brejo Santo (Neojurássico?), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: implicações paleoambientais e sistemática paleontológica. **Estudos Geológicos (UFPE)**, n. 21, v. 1, p. 105-122, 2011.

BARTON, D.G.; WILSON, M.V.H. Taphonomic variations in Eocene fish-bearing varves at Horsefly, British Columbia, reveal 10 000 years of environmental change. **Canadian Journal of Earth Sciences**, n. 2, v. 42, p. 137-149, 2005.

BATISTA, T.A.; BANTIM R.A.M.; LIMA, F.J.; SANTOS FILHO, E.B.; SARAIVA, A.A.F. New data on the coelacanth fish-fauna (Mawsoniidae) from the Late Jurassic and Early Cretaceous of Araripe Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 95, p. 102280, 2019.

BATISTA, T.A.; GALLO, V.; BANTIN, R.A.M.; SENA, M.V.A.; SANTOS FILHO, E.B.; LIMA, F.J.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, J. L.; LIMA, M. J. F.; OLIVEIRA, G. R. New data about the shark fauna of the Brejo Santo formation, Late Jurassic of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 123, p. 104193, 2023.

BECK, K.G.; SOLER-GIJÓN, R.; CARLUCCI, J.R.; WILLES, R.E. **Acta Palaeontologica Polonica**, n. 61, v. 1, p. 97–117, 2016.

BEHRENSMEYER, A.K. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblage east of Lake Rudolf, Kenya. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**. v. 146, p. 473-578, 1975.

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

BENTON, M.J. **Paleontologia dos Vertebrados**. Atheneu Editora, São Paulo, 3ed, 67p.
Bermúdez-Rochas, D. 2009a. New Hybodont shark assemblage from the Early Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin. *Geobios*, v. 42, p. 675-686, 2005.

BERTONE-MACHADO, C. Tafonomia de Paleovertebrados em sistemas continentais do Estado do rio Grande do Sul, Brasil e do Departamento de San José, Uruguai. **Tese (Doutorado)**. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 2008, p. 18.

BISHOP, J.L., RAMPE, E.B., BISH, D.L., ABIDIN, Z., BAKER, L.L., MATSUE, N., HENMI, T. Spectral and hydration properties of allophane and imogolite. **Clays and Clay Minerals**, v. 61, n. 1, p. 57-74, 2013.

BRAUN, O.P.G. **Estratigrafia dos Sedimentos da Parte Inferior da Região Nordeste do Brasil (Bacias do Tucano-Jatobá, Mirandiba e Araripe)**. Rio de Janeiro, DNPM/DGM. 75p. (Boletim 236). 1966.

BRETT, C.E.; SPEYER, S.E.; BAIRD, G.C. **Storm-generated sedimentary units: tempestite proximity and event stratification in the Middle Devonian Hamilton Group of New York**, in Brett, C. E., ed., **Dynamic Stratigraphy and Depositional Environments of the Hamilton Group (Middle Devonian) in New York State**. Pt. 1: N.Y. State Mus. Bull.1986, p. 457.

BRETT, C.E.; BAIRD, G.C. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. **Palaos**, v. 1, p. 207-227, 1986.

BRITO, N.N; SILVA, V.B.M. Processo oxidativo avançado e sua aplicação ambiental. **REEC-Revista Eletrônica de Engenharia Civil**, v. 3, n. 1, 2011.

BRITO, P.M.; FERREIRA, P.L.N. The first hybodont shark, *Tribodus limae* n.g., n. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 611, p. 53-57, 1989.

BRITO, I.M.; CAMPOS, D.A. O Cretáceo no Brasil. Rio de Janeiro, **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 1987.

BRITO, P. M. Elasmobrânquios do Meso-Cenozóico Brasileiro. **Anuário do Instituto de Geociências/UFRJ**, Rio de Janeiro. v. 1987, p. 23-24, 1990.

BRITO, P.M. Nouvelles données sur l'anatomie et la position systématique de *Tribodus limae* Brito e Ferreira, 1989 (Chondrichthyes, Elasmobranchii) du Crétacé Inferieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil). **Géobios**, v. 25, p. 143-150, 1992.

BRITO, P.M.; BERTINI, R.J.; MARTILL, D.M.; SALLES, L.O. Vertebrate fauna Brazil. from the Missão Velha Formation (Lower Cretaceous NE, Brazil). In: Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil, 3, Rio Claro-SP. **Boletim de resumos**. 1994, p. 139-140.

BRITO, P.M.; MARTILL, D.M. Discovery of a juvenile coelacanth in the Lower Cretaceous, Crato Formation, Northeastern Brazil. **Cybium**. v. 23, p. 311–314, 1999.

BRITO, P.M.; MEUNIER, F.J.; CLEMENT, G.; GEFFARD-KURIYAMA, D.I.E.R. The histological structure of the calcified lung of the fossil coelacanth *Axelrodichthys araripensis* (Actinistia: Mawsoniidae). **Palaeontology**, v. 53, n. 6, p. 1281-1290, 2010.

BRITO, P.M.; MARTILL, D.M.; EAVES, I.; SMITH, R.E.; COOPER, S.L. A marine Late Cretaceous (Maastrichtian) coelacanth from North Africa. **Cretaceous Research**, v. 122, p. 104768, 2021.

BROOKFIELD, M.E.; STEBBINS, A.G.; RAMPINO, M.R.; HANNIGAN, R.E. Significance of carbon, nitrogen and their isotopic changes in a Permian-Triassic non-marine boundary section at Carlton Heights (Karoo Basin), South Africa. **Journal of African Earth Sciences**, v. 145, p. 170-177, 2018.

BROCHU, C.A.; WAGNER, J.R.; JOUVE, S.; SUMRRAL, C.D.; DENSMORE, A.L. A correction corrected: Consensus over the meaning of crocodylia and why it matters. **Systematic Biology**, n. 58, v. 5, p. 537–543, 2009.

CAIXETA, J.M.; BUENO, G.V.; MAGNAVITA, L.P.; FEIJÓ, F.J. Bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, v. 8. 1994.

CARVALHO, M.S.S. O gênero Mawsonia na ictiofauna do Cretáceo do estado da Bahia. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 54, p. 519–539, 1982.

CARVALHO, M.S.S. O Gênero Mawsonia (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das Bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luís. **Tese**. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 2002.

CARVALHO, M.S.S.; MAISEY, J.G. New Occurrence of Mawsonia (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, Southeastern Brazil. **The Geological Society of London**, New York, USA. 2013.

CARVALHO, A.R.A. Novos vertebrados fósseis mesozoicos do Nordeste do Brasil: descrição osteológica e considerações tafonômicas. 2018. **Tese (Doutorado)**. Universidade Federal de Pernambuco. 2018, p. 81.

CARVALHO, A.R.A.; OLIVEIRA, G.R.; BARRETO, A.M.F. New Crocodylomorpha remains from the late jurassic Aliança Formation (Dom João stage), Jatobá Basin. **Journal of South American Earth Sciences**. v. 109, p. 103256, 2021.

CASIER, E. Matériaux pour la faune ichthyologique Eocrétacique du Congo. **Ann. Mus. roy. Afr. Centr., Sciences Géologiques**, n. 8, v. 39, p. 1-96, 1961.

CASIER, E. Addenda aux connaissances sur la faune ichthyologique de la série de Bokungu (Congo). **Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Géologiques**, v. 62, p. 1-24, 1969.

CASTANET J.; FRANCILLON-VIEILLOT H.; MEUNIER F.J.; DE RICQLÈS A. **Bone and individual aging**. In: Hall BK, ed. Bone: Bone Growth-B. Boca Raton, FL: CRC Press, v. 7, n. 245–283, 1993.

CASTANET J. ; MEUNIER F.J.; DE RICQLES A. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poïkilothermes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* v. 270, n. 2853–2856, 1977.

CAVIN, L. ; FOREY, P.L. ; BUFFETAUT, E. ; TONG, H. Latest European coelacanth shows Gondwanan affinities. **Biology Letters**, 2005, p. 176177.

CAVIN, L.; XAVIER V.; GÉRALDINE G. A new mawsoniid coelacanth (Actinistia) from the Upper Cretaceous of Southern France. **Cretaceous Research**. v. 62, p. 65-73, 2016.

CAVIN, L.; CUPELLO, C.; YABUMOTO, Y.; FRAGOSO, L.; DEESRI, U.; BRITO, P.M. Phylogeny and evolutionary history of mawsoniid coelacanths. **Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A (Natural History)**. v. 17, p. 3-13, 2019.

CAVIN L.; BUFFETAUT E.; DUTOIR Y.; GARCIA G.; LE LOEUFF J.; MÉCHIN A.; TONG H.; TORTOSA, T.; TURINI, E.; VALENTIN, X. The last known freshwater coelacanths: New Late Cretaceous mawsoniid remains (Osteichthyes: Actinistia) from Southern France. **PLoS ONE**. n. 15, v. 6, p. 0234183, 2020.

CAVIN L.; TORIÑO P.; VAN V.N.; CARTER B.; POLCYN M.J.; WINKLER D. The first late cretaceous mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) from North America: Evidence of a lineage of extinct 'living fossils'. **PLoS ONE**. n. 16, v. 11, p. e0259292, 2021.

CAVIN, L.; TONG, H.; BUFFETAUT, E.; WONGKO, K.; SUTEETHORN, V.; DEESRI, U. The First Fossil Coelacanth from Thailand. **Diversity**, v. 15, p. 286, 2023.

ČIULADIENĖ, A.; LUCKUTĖ, A.; KIUBERIS, J.; KAREIVA, A. Investigation of the chemical composition of red pigments and binding media. **Chemija**, v. 29, n. 4., 2018.

CHAGAS, D. B. Litoestratigrafia da Bacia do Araripe: Reavaliação e Propostas para Revisão. **Dissertação (Mestrado)**, Universidade Estadual Paulista. 2006.

CHINSAMY, A.; RAATH, M.A. Preparation of Fossil Bone for Histological Examination. **Palaeontologica Africana**, v. 29, p. 39-44, 1992.

CHUKANOV, N.V.; CHERVONNYI, A.D. **Infrared spectroscopy of minerals and related compounds**. Springer, 2016.

CIONE, A.L.; ACOSTA, H.C.; MENNUCCI, J.A. The first shark from the Triassic-Jurassic of South America. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**. v. 1, p. 9-18, 2002.

CLOUTIER, R. Patterns, trends, and rates of evolution within the Actinistia. **Environmental Biology of Fishes**. v. 32, p. 23–58, 1991.

CLOUTIER, R.; FOREY, P.L. Diversity of extinct and living Actinistian fishes (Sarcopterygii). **Environmental Biology of Fishes**. v. 32, p. 59-74, 1991.

COIMBRA, J.C., ARAI, M., CARREÑO, A.L. Lower Cretaceous microfossils from Araripe basin, Northeastern Brazil: an stratigraphical approach. **Geobios**, v. 35, n. 6, p. 687-698, 2002

COSTA, I.P.; BUENO, G.V.; MILHOMEM, P.S.; SILVA, H.S.L.; KOSIN, M.D. Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, p. 445-453, 2007.

CRUZ, L.R. Caracterização tectono-estratigráfica da sequência transicional na subbacia de Sergipe. **Tese**. Natal, 2008.

CUPELLO, C.D.; ROCHAS, D.D.B.; MARTILL, D.M., BRITO, P.M. The Hybodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Missão Velha Formation (?Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. **Comptes Rendus Palevol**, v. 11, n. 1, p. 7, 2012.

CUPELLO, C. ; MEUNIER, F. J. ; HERBIN, M.; CLÉMENT, G.; BRITO, P.M. Lung anatomy and histology of the extant coelacanth shed light on the loss of air-breathing during deep-water adaptation in actinistians. **Royal Society Open Science**, v. 4, n. 3, p. 161030. 2017.

CUPELLO, C.; MEUNIER, F. J.; HERBIN, M.; JANVIER, P.; CLÉMENT, G.; BRITO, P. M. The homology and function of the lung plates in extant and fossil coelacanths. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 9244, 2017.

CUPELLO, C.; CLÉMENT, G.; MEUNIER, F.J.; HERBIN, M.; YABUMOTO, Y.; BRITO, P. M. The long-time adaptation of coelacanths to moderate deep water: reviewing the evidences. **Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A (Natural History)**. v. 17, p. 29-35, 2019.

CUPELLO, C.; BATISTA, T.A.; FRAGOSO, L.; BRITO, P. Mawsoniid remains (Sarcopterygii: Actinistia) from the lacustrine Missão Velha Formation (Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. **Cretaceous Research**. Rio de Janeiro. 2016.

DA SILVA, D.R.A.; MIZUZAKI, A.M.P.; MILANI, E.J.; TASSINARI, C.C.G. Idade deposicional da Formação Bananeiras (Bacia de Sergipe-Alagoas): uma aplicação do método radiométrico Rb-Sr em rochas sedimentares. **Geociência Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 2, p. 235-245, 2006.

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

DE ARAÚJO, J.T.; NEUMANN, V.H.L.M.; FAMBRINI, G.L.; ROCHA, D.E.G.A. As Fases Lacustres Pré-Rifte (Formação Aliança) e Rifte (Formação Candeias) Da Bacia Do Jatobá-Pe Como Provável Geradores De Hidrocarbonetos. **Rio Oil & Gas Expo and Conference**. 2010.

DE OLIVEIRA, L.M.; OLIVEIRA, E.V.; FAMBRINI, G.L. The first dinosaur from the Jurassic Aliança Formation of northeastern Brazil, west Gondwana: a basal Neotheropoda and its age and paleobiogeographical significance. **Journal of South American Earth Sciences**. v. 116, p. 103835, 2022.

DERBY, O.A. Contribuições para o estudo da geologia do Valle do rio São Francisco. **Archivos do Museu Nacional**. v. 4, p. 87-119, 1879.

DERBY, O.A. Geology of the Rio São Francisco, Brazil. **American Journal of Sciences, 3rd Series**. n. 19, v. 119, p. 236, 1880a

DERBY, O.A. Reconhecimento geológico do vale de São Francisco. In: Roberts, W. M., **Relatório sobre o exame do Rio São Francisco**. Tipographia Nacional, Rio de Janeiro, (anexo). 1880b, p. 1-24

DIALLO-GARCIA, S.; OSMAN, M. B.; KRAFFT, J. M.; CASALE, S.; THOMAS, C.; KUBO, J.; COSTENTIN, G. Identification of surface basic sites and acid–base pairs of hydroxyapatite. **The Journal of Physical Chemistry C**, v. 118, n. 24, p. 12744-12757, 2014.

DIEDRICH, C.G. A coelacanthid-rich site at Hasbergen (NW Germany): taphonomy and palaeoenvironment of a first Systematic excavation in the Kupferschiefer (Upper Permian, Lopingian). **Palaeobio Palaeoenv**. v. 89, p. 67-94. 2009.

DRISCOLL, E.G. Selective bivalve destruction in marine environments, a field study. **Jornal of Sedimentary Petrology**. v. 40, p. 898-905, 1970.

DRISCOLL, E.G., WELTIN, T.P. Sedimentary parameters as factors in abrasive shell reduction. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. 13: 275 - 288. 1973.
DUFFIN, C.J.; SWEETMAN S.C. 17. **Sharks**. In: Batten DJ, ed. Field Guide to Fossils. **Palaeontological Association**. London, v. 14, p. 205–224, 2011.

EFREMOV, J.A. Taphonomy: new branch of paleontology. **Pan-American Geology**. v. 74, p. 81-93, 1940.

ELDER, R.L.; SMITH, G. R. Fish taphonomy and Paleoecology. **Geobios**, v. 62, p. 287-291, 1984.

ELLERBROCK, R.; STEIN, M.; SCHALLER, J. Comparing amorphous silica, short-range-ordered silicates and silicic acid species by FTIR. **Scientific Reports**, v. 12, n. 1, p. 11708, 2022.

FARA, E.; SARAIVA, A.A.F.; CAMPOS, D.A.; MOREIRA, J.K.R.; SIEBRA, D.C.; KELLNER, A.W.A. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 218, p. 145-161, 2005.

FAGERSTROM, J.A. Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance. **Geological Society of America Bulletin**. v. 75, p. 1197-1216, 1964.

FAMBRINI, G.L.; NEUMANN, V.H.M.L.; SILVA-FILHO, W.F.; VALENÇA, L.M.M.; LIMA-FILHO, M.F.; BARBOSA, J.A.; TESSER JR. S.; SOUZA, B.Y.C. Sistemas lacustres da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, resposta à subsidência e tectônica de bacias rifte. **XXII Simpósio Geologia do Nordeste**, Natal: SBG-Núcleo Nordeste. 2007, p. 101.

FAMBRINI, G.L.; NEUMANN, V.H.M.L.; SILVA-FILHO, W.F.; TESSER J.R.S.; VALENÇA, L.M.M.; LIMA-FILHO, M.F.; ARAÚJO, J.T.; SOUZA, B.Y.C.; LEMOS, D.R. Eventos de subsidência e instalação de sistemas lacustres na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **XLIV Congresso Brasileiro de Geologia**, Curitiba: SBG. 2008, p. 118.

FAMBRINI, G.L.; NEUMANN, V.H.M.L.; LEMOS, D.R.; ARAÚJO, J.T.; LIMA-FILHO, M.F.; TESSER J.R. Stratigraphy and sedimentology of Rift Initiation to Rift Climax stages of the Araripe Basin, Northeastern Brazil, new considerations. **XVIII International Sedimentological Congress**, 104p. Mendoza: IAS/Petrobras. 2010a.

FAMBRINI, G.L.; NEUMANN, V.H.M.L.; BARROS, C.L.; GALM, P.C.; AGOSTINHO, S. M.; ARAÚJO J.T.; MENEZES FILHO, J.A.B. Análise de fácies da Formação Brejo Santo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, implicações paleogeográficas. **XXIV Simpósio de Geologia do Nordeste**, Aracaju: SBG. 2011c, p. 267.

FAMBRINI, G.L.; NEUMANN, V.H.M.L.; BARROS, C.L.; GALM, P.C.; AGOSTINHO, S.M.; ARAÚJO J.T.; MENEZES FILHO, J.A.B. Análise de fácies da Formação Brejo Santo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, implicações paleogeográficas. **Estudos Geológicos**, v. 22, p. 131-155, 2012b.

FAMBRINI, G.L.; NEUMANN, V.H.M.L.; BARROS, C.L.; SILVA, S.M.O.A.; GALM, P.C.; MENEZES FILHO, J.A.B. Análise estratigráfica da Formação Brejo Santo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: implicações paleogeográficas. **Revista do Instituto de Geociências – USP**. v. 13, n. 4, p. 3-28, 2013b.

FAMBRINI, G.L.; SILVESTRE, D.C.; BARRETO JUNIOR, A.M.; SILVA-FILHO, W.F. Estratigrafia da Bacia do Araripe: estado da arte, revisão crítica e resultados novos. **Geologia USP. Série Científica**, v. 20, n. 4, p. 169-212, 2020.

FERNÁNDEZ, J.M.; MEUNIER, F.J.; CLOUTIER, R.; CLÉMENT, G.; LAURIN, M. Life history and ossification patterns in Miguashaia bureau reveal the early evolution of osteogenesis in coelacanths. **PeerJ**, v. 10, p. 13175, 2022.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; PESQUERO, M.D.; TORMO, L. Now a bone, then calcite. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 444, p. 60-70, 2016.

FERRETTI, A.; MEDICI, L.; SAVIOLI, M.; MASCIA, M.T.; MALFERRARI, D. Dead, fossil or alive: Bioapatite diagenesis and fossilization. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 579, p. 110608, 2021.

FIGUEIREDO, A.E.Q. **Estudo tafonômico de afloramentos contendo vertebrados fósseis das Bacias de Iguatu, Cretáceo inferior, Nordeste do Brasil**. Dissertação. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 2009.

FLESSA, K.Y.; KOWALEWSKI, M.E.; VALKER, S.E. Post-collection taphonomy: shell destruction and the Chevrolet. **Palaios**, v. 7, p. 553-554, 1992.

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

FOREY, P.L. History of the Coelacanth Fishes. Springer Science & Business Media. 1998, p. 419.

FRAGOSO, L.G.C.; BRITO, P.; YABUMOTO, Y. Axelrodichthys araripensis Maisey, 1986 revisited. **Historical Biology**, v. 38, p. 1–24, 2018.

FÜRSICH, F.T.; CUSTÓDIO, M.A.; MATOS, S.A.; HETHKE, M.; QUAGLIO, F.; WARREN, L.V.; ASSINE, M.L.; SIMÕES, M.G. Analysis of a Cretaceous (late Aptian) high-stress ecosystem: The Romualdo Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 95, p. 268-296, 2018.

GALLO-DA-SILVA, V.; AZEVEDO, S.A. Um dipnóico da Formação Brejo Santo, Eocretáceo da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. **Acta Geológica Leopoldensia**, v. 43, p. 43- 58, 1996.

GALLO-DA-SILVA, V. **Revisão das Espécies do Gênero *Lepidotes* Agassiz, 1832 (Actinopterygii, Semionotiformes) do Mesozóico do Brasil, com comentários sobre as Relações Filogenéticas da Família Semionotidae**. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo. v. 2, p. 5, 1998.

GEE, H. Cretaceous unity and diversity. **Nature**, 1988, p. 332-487.

GEFFEN A.J.; DE PONTUAL H.; WRIGHT P.J.; MOSEGAARD H. **Life history events**. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ, eds. *Manual of Fish Sclerochronology*. Brest, France: Ifremer-Ird coedition, v. 99, n. 104, 2002.

GOUVEIA, D.S. Obtenção de pós nanométricos de hidroxiapatita sintetizados com magnésio utilizando ultra-som. **Tese de (Doutorado)**. Sc., USP, São Paulo – SP. 2008.

GUZMÁN- GONZALÉZ, J.; FAMBRINI, G.L.; OLIVEIRA, E.V.; USMA, C.D. Estratigrafia Da Bacia De Jatobá: Estado Da Arte. **Estudos Geológicos**. v. 25, n. 1, p. 53-76, 2015.

GUZMÁN-GONZÁLEZ, J.; SIAL, A.N.; PIOVESAN, E.K.; OLIVEIRA, E.V.; FAMBRINI, G.L. Paleolimnological reconstruction of a marginal area of Jurassic Capianga Lake, Jatobá Basin, northeast Brazil. **Journal of Paleolimnology**, v. 63, p. 113-128, 2020.

HACK, H.R.G.K. Weathering, erosion and susceptibility to weathering. 1 In: **Kanji, M., He, M., Ribeiro E Sousa, L. (Eds), Soft Rock Mechanics and Engineering**, 1 ed, Ch. 11. Springer Nature Switzerland AG, Cham, Switzerland. ISBN: 9783030294779. 2020, p. 291-333.

HOFFSTETTER, R.; GASC, J.P. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: Gans, C.; Bellairs, A. d'A.; Parsons, T. (Eds.), **Biology of Reptilia**, London Academic Press, London, v. 1: Morphology A. 1973, p. 201-233.

HOLZ M., BARBERENA M.C. A importância da tafonomia para o estudo de vertebrados fósseis. **Acta Geol. Leopoldensia**, n. 29, v. 12, p. 77-92. 1989.

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. **Elementos fundamentais de Tafonomia**. Porto Alegre. Ed. Universidade/UFRGS. 2002.

JAEKEL, O.M.J. Über Fossile Ichthyodorulithe. **Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin**. Berlin. 1890. p. 125.

JANVIER P. **Early vertebrates**. Oxford, UK: Clarendon Press. 1996.

JARVE, A. Development and threedimensional histology of vertebrate dermal fin spines. **Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology**. 2016, p. 1382.

JARVIK, E. **Basic structure and evolution of vertebrates**. Vol. I. London: Academic Press. 1980.

JOHNSON, R.G. Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. **Geological Society of America Bulletin**. v. 7, p. 1075-1086. 1960.

JOHNSON, R.G. Pelecypod death assemblages in Tomales Bay, California. **Journal Paleontology**. v. 39, p. 80-85, 1965.

KÜCHLE, J., SCHERER, C.M.S., BORN, C.C., ALVARENGA, R.S., ADEGAS, F. A contribution to regional stratigraphic correlations of the Afro-Brazilian depression e The

Dom João Stage (Brotas Group and equivalent units e Late Jurassic) in Northeastern Brazilian sedimentary basins. **Journal of South American Earth Sciences**. v. 31, p. 358-371, 2011.

KIDWELL, S.M.; BOSENCE, D.W. Chapter 4: Taphonomy and time averaging of marine shelly faunas, in P.A. Allison and D.E.G. Briggs (eds.), New York. **Plenum Publishers**, 1991, p. 115–209.

LAMM, E.T. **Preparation and sectioning of specimens. In: Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation**, 55-160p. Padian, K., Lamm, E., Eds, University of California Press, Berkeley. 2013.

LANE, J.A. Morphology of the braincase in the Cretaceous hybodont shark *Tribodus limae* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), based on CT scanning. **American Museum Novitates**, 2010, 70p.

LAWRENCE, D.R. Taphonomy and information losses in fossil communities. **Geological Society of America Bulletin**. v. 82, p. 237-265, 1968.

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

LEE, Y.C., CHIANG, C.C., HUANG, P.Y., CHUNG, C.Y., HUANG, T.D., WANG, C.C., REISZ, R.R. Evidence of preserved collagen in an Early Jurassic sauropodomorph dinosaur revealed by synchrotron FTIR microspectroscopy. **Nature communications**, v. 8, n. 1, p. 14220, 2017.

LENHARDT, K.R., BREITZKE, H., BUNTKOWSKY, G., REIMHULT, E., WILLINGER, M., RENNERT, T. Synthesis of short-range ordered aluminosilicates at ambient conditions. **Scientific reports**, v. 11, n. 1, p. 4207, 2021.

LI, Y.; LUO, W.; YANG, Y.; JIANG, S.; WANG, X. A preliminary study of the weathering mechanism of fossilized Cretaceous Hamipterus bones. **Science China Earth Sciences**, v. 64, p. 458-469, 2021.

MAISEY, J.G. Growth and form of finspines in hybodont sharks. **Palaeontology**. v. 21, p.13-14, 1978.

MAISEY, J.G. Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. **American Museum Novitates**. 1983, p. 1-26.

MARSHALL, C.R.A list of fossil and extant dipnoans. **Journal of Morphology, Supplement**. v. 1, p. 15-23, 1986.

MAISEY, J.G. Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil, vol. 2866. **American Museum Novitates**, New York. 1996, p. 1–30

MAWSON, J.; WOODWARD, A. S. On the Cretaceous formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 63, p. 128–139, 1907.

MELO, B.G.V.; CARVALHO, I.S. A Fauna da Formação Brejo Santo, Neojurássico da Bacia do Araripe, Brasil: Interpretações Paleoambientais. **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ**. v. 40, n. 3, p. 62-74, 2017.

MEUNIER F.J. ; JOURNIAC N. ; LAVOUÉ S. ; RABET N. Caractéristiques histologiques des marques de croissance squelettique chez l'Atipa, *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Teleostei, Siluriformes), dans le marais de Kaw (Guyane française). **Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture**. v. 364, p. 49–69, 2002.

MIGUEL, R.M.; GALLO, V.; MORRONE, J.J. Distributional patterns of †Mawsoniidae (Sarcopterygii: Actinistia). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v.86, n. 1, p. 159-160, 2014.

MONDÉJAR-FERNÁNDEZ, J.M.; MEUNIER, F.J.; CLOUTIER R.; CLÉMENT G.; LAURIN M. Life history and ossification patterns in *Miguashaia bureaui* reveal the early evolution of osteogenesis in coelacanths. **Peerj**. v.10, n. e13175, 2022.

MONDÉJAR-FERNÁNDEZ, J.; MEUNIER, F. J.; CLOUTIER, R.; CLÉMENT, G.; LAURIN, M. A microanatomical and histological study of the scales of the Devonian sarcopterygian *Miguashaia bureaui* and the evolution of the squamation in coelacanths. **Journal of Anatomy**, v. 239, n. 2, p. 451-478, 2021.

MONTEFELTRO F.C.; LARSSON H.C.E.; FRANCA M.A.G.; LANGER M.C. A new Neosuchian with Asian affinities from the Jurassic of northeastern Brazil. **Naturwissenschaften**, v. 100, p. 835–841, 2013.

MORALES-NIN B.; PANFILI J. **Age estimation**. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ, eds. *Manual of Fish Sclerochronology*. Brest, France: Ifremer-Ird coedition, 2002, p. 91–98.

MOUNGUENGUI, M.M.; LANG, J.; GUIRAUD, M. Sedimentary dynamics and extensional structuring related to early Cretaceous rifting of Neocomian and Barremian deposits of the interior Basin of Gabon. **Journal of African Earth Sciences**, v. 51, p. 239-256. 2008.

NASCIMENTO, P.M.; ZAHER, H. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. **Papéis avulsos de Zoologia**, v. 50, p. 323-361, 2010.

NEUMANN, V.H.M.L., CABRERA, L., **Una nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, noreste de Brasil**. In: Boletim de resumos do Simpósio Cretáceo Brasileiro. v.5, p. 279-285, 1999.

NOGUEIRA, R.F.P.; TROVÓ, A.G.; SILVA, M.R.A.; VILLA, S.R.D.; OLIVEIRA, M.C. Fundamentos e aplicações ambientais dos processos Fenton e foto-Fenton. **Química nova**, v. 30, p. 400-408, 2007.

PADILLA, S.; IZQUIERDO-BARBA, I.; VALLET-REGÍ, M. High specific surface area in nanometric carbonated hydroxyapatite. **Chemistry of Materials**, v. 20, n. 19, p. 5942-5944, 2008.

PANFILI, J.; PONTUAL, H.; TROADEC, H.; WRIGHT, P.J. **Manual of fish sclerochronology**. Brest, France: Ifremer-IRD coedition. 2001.

PATTERSON, C. British Wealden Sharks. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology**, v.11, n. 7, p. 281-350, 1966.

PETERSON, C.H. Relative abundances of living and dead molluscs in two California lagoons. **Lethaia**, v. 9, p. 137-148, 1976.

PINHEIRO, F.L.; FIGUEIREDO, A.E.Q.; FORTIER, D.C.; VIANA, M.S.S.; SCHULTZ, C.L. Fauna de vertebrados Eocretácicos de um afloramento da Bacia de Lima Campos, Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v.14, n. 2, p. 189-198, 2011.

PINHEIRO, F.L.; FIGUEIREDO, A.E.Q.; DIAS, P.C.D.; FORTIER D.C.; SCHULTZ, C.L.; VIANA, M.S.S. *Planohybodus marki* sp. nov., a new fresh-water hybodontid shark from the Early Cretaceous of northeastern Brazil, **Cretaceous Research**, v. 41, n. 8. 2013.

POL, D. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* (Archosauria: Crocodyliformes) from the upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Ameghiniana**, v. 42, n. 1, p. 1-17, 2005.

PONTE, F.C.; PONTE FILHO, F.C., **Estrutura geológica e evolução tectônica da Bacia do Araripe**. Recife: DNPM, 1996, 68p.

PORALAN, G.M.; GAMBE, J.E.; ALCANTARA, E.M.; VEQUIZO, R.M. X-ray diffraction and infrared spectroscopy analyses on the crystallinity of engineered biological hydroxyapatite for medical application. In: **IOP conference series: materials science and engineering**. IOP Publishing. 2015, p. 012028.

REES, J.; UNDERWOOD, C.J. Hybodont sharks of the english bathonian and callovian (middle jurassic). **Palaeontology**, v. 51, n. 1, p. 117-147, 2008.

RICH, A.J.; ZAMBITO, J.J. Insights from fossil fish taphonomy into the depositional environment of the Lower Milwaukee Formation (Berthelet Member, Latest Middle Devonian). **Palaaios**, v. 37, n. 1, p. 1-15, 2022.

RIFF, D.; SOUZA, R.G.; CIDADE, G.M.; MARTINELLI, A.G.; SOUZA-FILHO, J.D. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. **Terra**, v. 1/2, n. 9, p. 12-40, 2012.

RIOS-NETTO, A.M., PAULA-FREITAS, A.B.L.; CARVALHO, I.S.; REGALI, M.S.P.; BORGHI, L.; FREITAS, F.I. Formalização estratigráfica do Membro Fundão, Formação Rio da Batateira, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Freitas, FI. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 42, p. 281-292, 2012.

- RIOS-NETTO, A.M.; REGALI, M.S.P.; CARVALHO, I.S.; FREITAS, F.I. Palinoestratigrafia do intervalo Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Freitas, F.I. **Revista Brasileira de Geociências**. v. 42, p. 331-342, 2012.
- ROMER, A.S. Osteology of the Reptiles. **The University of Chicago Press**. 1956, p. 722.
- SAINT-SEINE, P. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). **Ann. Musée Congo Belge**. v. 14, p. 1-126, 1955.
- SARAIVA, A.A.F.; HESSEL, M.H.; GUERRA, N.C.; FARA, E. Concreções Calcáreas da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**. v.17, n. 1, p. 40-58, 2007.
- SAWAYA, P.; SHINOMIYA, N. Biologia da Tambaki-m'boya -*Lepidosiren paradoxa* (fitz. 1836) Peixe, Dipnóico- Metabolismo da glicose. **Boletim de Zoologia e Biologia Marinha**. v. 29, 1972.
- SCHERER, C.M.S.; GOLDBERG, K. Palaeowind patterns during the latest Jurassic earliest Cretaceous in Gondwana: evidence from aeolian cross-strata of the Botucatu formation, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 250, p. 89-100, 2007.
- SCHERER, C.M.S.; JARDIM DE SÁ, E.F.; CÓRDOBA, V.C.; SOUSA, D.C.; AQUINO, M.M.; CARDOSO, F.M.C. Tectono-stratigraphic evolution of the Upper Jurassic–Neocomian rift succession, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**. v. 49, p. 106-122, 2014.
- SCHOBENHAUS, C.; CAMPO, D. A.; DERZE, G. R.; ASMUS, H.E. **Geologia do Brasil**. Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional da Produção Mineral – DNPM. Brasília, 1984. p. 167-168.
- SCHOPF, T.J.M. Fossilization potential of an intertidal fauna: Friday Harbor, Washington. **Paleobiology**. v. 4, p. 261-270. 1978.
- SCHUCHT P.J.; KLEIN N.; LAMBERTZ M. What's my age again? On the ambiguity of histology-based skeletochronology. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. v. 288(1955), n. 20211166, 2021.
- SEILACHER, A. Sonderforschungsbereich 53, "Paläoökologie": arbeitsbericht 1970-1975. **Zentralblatt für Geologie und Mineralogie**, II v. 5/6, p. 203-494, 1976.
- SENA, M.V.; CUBO, J. Inferring the lifestyles of extinct Crocodyliformes using osteoderm ornamentation. **Science of Nature**, v. 110, p. 41, 2023.
- SHIPMAN, P. **Life History of a Fossil: an Introduction to Taphonomy and Paleoecology**. Harvard University Press, Cambridge. 1981.
- SILVA, D.R.A.; MIZUSAKI, A.M.P.; MILANI, E.J.; TASSINAR, C.C.G. Idade deposicional da Formação Bananeiras (bacia de Sergipe-alagoas): uma aplicação do método

radiométrico Rb-Sr em rochas sedimentares. **Boletim de Geociências da Petrobras**. v. 14, n. 2, p. 235-245, 2006.

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

SILVA, J.S.T.F. O Jurássico Superior na Bacia de Sergipe-alagoas (Formações Candeeiro, Bananeiras e Serraria) e a Correlação com Outras Bacias no Nordeste do Brasil. **Tese**. Arapiraca-AL: Universidade Federal de Alagoas, 2018. p. 12-51.

SILVA, L.K.C. **Novos materiais de vertebrados da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia do Jatobá, Pernambuco**. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade Federal de Alagoas, Arapiraca. 2020.

SILVA, M.C.; LIMA FILHO, M.; VIANA, M.S.S.; RIBEIRO, A.M.; FERIGOLO, J.; GOIN, F. Contribuição Paleontológica sobre o Jurássico Superior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Porto Alegre, **Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia - Paleontologia em Destaque**, 2004. p. 65.

SILVA, M.C.; CARVALHO, M.S.S.; BARRETO, A.M.F.; CARVALHO, I.S. Paleoictiofauna da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil. In: CARVALHO, I. de S. (ed.). **Paleontologia: cenários da vida**. 1. ed. Rio de Janeiro, RJ: Interciência. v. 4, p. 595-608, 2011.

SILVA, M.C. **Paleovertebrados da Formação Aliança, Jurássico Superior da Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil**. 2012. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, 2012. p. 209.

SILVA, M.C.; VIANA, M.S.S.; RIBEIRO, A.M.; FERIGOLO, J.; GOIN, F.; LIMA FILHO, M. Distribuição e Abundância Fossilífera da Parte Superior da Formação Brejo Santo, Neojurássico da Bacia do Araripe. In: **Congresso Brasileiro de Paleontologia e VI Congresso Latino-Americano de Paleontologia**, 19, Aracaju-SE. CD-ROM de Resumos. 2005.

SIMÕES, M.G.; RODRIGUES, S.C.; BERTONI-MACHADO, C.; HOLZ, M., **Tafonomia: processos e ambientes de fossilização**. In: Carvalho, IS. **Paleontologia: conceitos e métodos**. Editora Interciência Ltda., 3ª ed, Rio de Janeiro: Interciência. 2010. p. 19-51.

SILVA, V.G.; AZEVEDO, S.A. Um Dipnóico da Formação Brejo Santo, Jurássico da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 64, p. 419-420, 1992.

SILVESTRE, D.C., FAMBRINI, G.L., SANTOS, A.A.F. Caracterização Faciológica das Formações Cariri e Brejo Santo em Afloramentos a NE do Município Missão Velha (Ceará – Brasil). **Estudos Geológicos**, v. 27, n. 1, p. 19-33, 2017.

SOUSA, E.P.D. Os Dipnoiformes da Formação Alcântara (Albo-Cenomaniano). **Tese**. Universidade Estadual Paulista: Ilha do Cajual, Maranhão. 2006.

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. **Palaios**, v. 1, p. 312–327, 1986.

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E. Taphofacies models for epeiric sea environments: middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 63, p. 225–262, 1988.

STANTON, R.J. Relationship of fossil communities to original communities of living organisms, in Scott, R. W., and West, R. R., eds., *Structure and Classification of Paleocommunities*. **Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson and Ross**, p. 291. 1976.

TEISSERENC, P.; VILLEMIN, J. Sedimentary basin of Gabone Geology and oil systems. *In: Edwards, J.D., Santogrossi, P.A. (Eds.), Divergent/Passive Margin Basins. Memoir, Vol. 48. American Association of Petroleum Geologists*. 1990. p. 117-199.

TOLEDO, C.E.V.; BERTINI, R.J. Occurrences of the fossil dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and chronological distributions. **Revista Brasileira de Paleontologia**, n. 8, v. 1, p. 47-56, 2005.

UNDERWOOD, C.J. Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. **Paleobiology**, v. 32, n. 2, p. 215-235, 2006.

VAREJÃO, F.G.; WARREN, L.V.; SIMÕES, M.G.; FÜRSICH, F.T.; MATOS, S.A.; ASSINE, M.L. Exceptional preservation of soft tissues by microbial entombment: insights into the taphonomy of the Crato konservat-lagerstätte. **Palaios**. v. 34, n.7, p. 331–348, 2019.

VIANA, C.F.; GAMA JUNIOR, E.G.; SIMÕES, I.A.; MOURA, J.A.; FONSECA, J.R.; ALVES, R.J. Revisão estratigráfica da Bacia Recôncavo/Tucano. **Boletim Técnico da Petrobras**. v. 14, n. 3-4, p. 157-192, 1971.

VIANA, C.F. Stratigraphic distribution of Ostracoda in the Bahia Supergroup (Brazil). *In: West African Micropaleontological Colloquium, 2, Ibadan, 1965, Proceedings*, Leiden, p. 240-256, 1966.

VIANA, J.R.; MACÊDO, A.A.M.; SANTOS, A.O.; FAÇANHA FILHO P.F.; GRAÇA, M.P.F.; VALENTE, M.A.; SILVA, C.C. Análise comparativa da síntese de hidroxiapatita via estado sólido. **Revista Matéria**, v. 25, n. 1, 2020.

VIANA, M.S.S.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.N.; GOIN, F.; SILVA, M.C.; AGOSTINHO, S. Feições preservacionais de *bone beds* do Jurássico da Bacia do Araripe. *In: Paleo 2002 - Nordeste*, Aracaju (SE), 2002.

VOITENKO, Z.V.; YEGOROVA, T.V.; KOVTUNENKO, V.A.; ZUBATYUK, R.I., SHISHKINA, S.V.; SHISHKIN, O.V.; TSAPKO, M.; TUROV, A.V. The structure of cyanine dyes of tetrazoloisoindole row. 1. Bis-(1-Methyltetrazolo [5, 1-a] isoindole-5) monomethyncyanine perchlorate. **Journal of molecular structure**, v. 707, n. 1-3, p. 193-198, 2004.

VOORHIES, M.R. Taphonomy and populations dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. **Contributions to Geology**, v. 1, p. 1-69, 1969.

WARME, J. E.; EKDALE, A. A.; EKDALE, S. F.; PETERSON, C. H. Raw material of the fossil record, in Scott, R.W., and West, R. R., eds., *Structure and Classification of Paleocommunities*. **Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson and Ross**, 1976. p. 143-170.

WEILER, W. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Agyptens. II. Wirbeltierreste der Baharîje-Stufe (unterstes Cenoman). Neue Untersuchungen an den Fishresten. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung. **Neue Folge**: 1e57, 1935.

WENZ, S. Un nouveau Coelacanthidé du Crétacé Inférieur du Niger, remarques sur la fusion des os dermiques. In: Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 1973. **Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)**. Centre National de la Recherche Scientifique, p. 175–190, 1975.

WENZ, S. Un coelacanth géant, *Mawsonia lavocati* Tabaste, de l'Albien-base du Cénomanien du sud marocain. **Annales de Paléontologie (Vertébrés)**, v. 67, p. 1-20, 1981.

WOODWARD, A.S. Notes on some vertebrate fossils from the province of Bahia, collected by Joseph Mawson. **Annals and Magazine of Natural History**, 6: 135-136, 1888.

WOODWARD, A.S. The Fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. **Palaeontographical Society Monographs**, 1: 1-48, 1916.

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

YABUMOTO, Y.A. New coelacanth from the Early Cretaceous of Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). **Paleontological Research**, v. 6, p. 343–350, 2002.

YABUMOTO, Y.A. A new Mesozoic coelacanth from Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). **Paleontological Research**, n. 12, v. 4, p. 329–343, 2008.

YUSUF, M.O. Bond characterization in cementitious material binders using Fourier-transform infrared spectroscopy. **Applied Sciences**, v. 13, n. 5, p. 3353, 2023.

ZHANG, J. Two shark fin spines (Hybodontoidae) from the Mesozoic of North China. **Cretaceous Research**, 28(2): 4. 2007.

ZHANG, W.; WEN, Y.; HE, D.X.; WANG, Y. F.; LIU, X. L.; LI, C.; LIANG, X. J. Near-infrared AIEgens as transformers to enhance tumor treatment efficacy with controllable self-assembled redox-responsive carrier-free nanodrug. **Biomaterials**, v. 193, p. 12-21, 2019.

ANEXO 01: Ficha para descrição tafonômica utilizadas durante os trabalhos de campo.

Ficha Tafonômica				
Data:				
Localidade:	Desenho do afloramento (perfil lateral)		N° no mapa base	
Coordenada NS:				
Coordenada EW:				
Cota/altitude:				
Tipo de fóssil:				
<u>Modo Tafonômico de ocorrência:</u> ☐ Ossos inteiros e fragmentados com denso empacotamento ☐ Ossos isolados fragmentados ☐ Ossos isolados inteiros ☐ Segmentos articulados inteiros ☐ Segmentos articulado de esqueleto ☐ Esqueleto articulado e bastantes completo		Amostra Número:	Rocha () Fóssil ()	Fotos:
		Atitude dos ossos longos		
		Tipo de osso	Direção	Mergulho
Observações adicionais:				

Fonte: Adaptada de Holz e Barberena (1989).

APÊNDICE 01: Ficha para análise dos padrões preservacionais de 200 fósseis
analisados

FEIÇÕES TAFONÔMICAS

Número da caixa e data da coleta:

Número do fóssil:

Des/articulação
Articulado ☐
Desarticulado ☐
Desarticulado, mas com osso associado ☐

Abrasão
Com marcas de impacto ☐ Se sim: Saltação ☐ Rolamento ☐ Arrastado ☐
Bordas: Arredondada ☐ Pontiaguda ☐

Quebra
Sim ☐ Não ☐
Se sim: Ocasional pelo intemperismo ☐ Durante a fossilização ☐

Intemperismo
Sim ☐ Não ☐
Se sim: Físico ☐ Físico/Biológico ☐ Químico ☐ Químico/Biológico ☐
Marca Recente: Sim ☐ Não ☐

Corrosão
Sim ☐ Não ☐
Ornamentação: Sim ☐ Não ☐ Parcialmente preservadas ☐
Naturalmente não tem ornamentação ☐

Observações adicionais: _____

Fonte: Autor.

APÊNDICE 02: Artigo Publicado na Revista “Journal of South American Earth Sciences”.

**(NEW DATA ABOUT THE SHARK FAUNA OF THE BREJO SANTO
FORMATION, LATE JURASSIC OF THE ARARIPE BASIN, NORTHEASTERN
BRAZIL - <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104193>)**



New data about the shark fauna of the Brejo Santo formation, Late Jurassic of the Araripe Basin, Northeastern Brazil

T.A. Batista^{a,b,*}, V. Gallo^c, R.A.M. Bantim^d, M.V.A. Sena^d, E.B. Santos Filho^{a,b}, F.J. De Lima^e, A.A.F. Saraiva^b, J.L. Silva^d, M.J.F. Lima^b, G.R. Oliveira^f

^a Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, 1235, 50670-901, Cidade Universitária, Recife, PE, Brazil

^b Laboratório de Paleontologia do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Regional do Cariri, URCA, Rua Cel. Antônio Luiz, 1161, 63105-000, Pimenta Crato, CE, Brazil

^c Laboratório de Sistemática e Biogeografia (LabSisBio) do Departamento de Zoologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier, 524, 20550-013, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

^d Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens da Universidade Regional do Cariri, URCA, Rua Plácido Cidade Nuvens, 326, 63190-000, Santana do Cariri, CE, Brazil

^e Gondwanan Plants Lab, Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, Rua do Alto Reservatório S/n, Bela Vista, 55608-680, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brazil

^f Laboratório de Paleontologia e Sistemática da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manuel de Medeiros, S/n, 52171-900, Dois Irmãos, Recife, PE, Brazil

ARTICLE INFO

Keywords:

Brejo Santo Formation
Jurassic
Araripe basin
Shark
Hybodontidae
Paleohistology

ABSTRACT

The Late Jurassic fauna of the Araripe Basin is represented by chondrichthyans and osteichthyans (Actinopterygii and Sarcopterygii). At the present study, we describe new records of hybodontid shark from the Brejo Santo Formation (Upper Jurassic – Tithonian) and characterize their paleohistology. They are represented by a complete cephalic spine of *Planohybodus* sp., which indicates sexual dimorphism, being present only in male sharks; as well as by a dorsal spine, which is the most complete found so far for this formation. Microstructural analyzes were performed in the dorsal spine, indicating this specimen as a juvenile, early sub-adult individual, approximately one year old.

1. Introduction

In the fossil record, skeletons of Chondrichthyes (sharks, rays and chimeras) are rarely preserved, given the fragility of the cartilaginous tissue (Leuzinger et al., 2017). For this reason, isolated spines, teeth and dermal denticles are frequently used to their taxonomical identification (Leuzinger et al., 2017). Chondrichthyes from the Araripe Basin are represented for sharks and rays (see Brito and Yabumoto, 2011). The Santana Group sharks belong to the Hybodontidae, and by unique record for the Lonchidiidae, both preserved in the strata from the Romualdo Formation, Early Cretaceous (Aptian) (Maisey, 1991, 1996; Brito and Yabumoto, 2011; Polck et al., 2015); and in the Brejo Santo Formation, Upper Jurassic (Tithonian) (Fambrini et al., 2012, 2013, 2020; Silvestre et al., 2017).

The most abundant fossils of the Brejo Santo Formation are represented by fish, which occur in layers named “bone beds” (Fambrini et al., 2012, 2013, 2020; Viana et al., 2002). At this level, the fossils are disarticulated and mostly fragmented (Batista et al., 2019). These layers correspond to fine reddish to greenish sediments, which represent an environment with a typical oxidizing condition, as a result of lake level variations, with shallow and wide depressions (Fambrini et al., 2012, 2013, 2020).

Up to date, Chondrichthyes record of the Brejo Santo Formation is restricted to teeth belonging to *Planohybodus* sp. (Hybodontidae) and *Parvodus* sp. (Lonchidiidae), a dorsal spine attributed to the Hybodontidae, and cephalic spines associated to Lonchidiidae (Pinheiro et al., 2013; Batista et al., 2019). In the present study, we describe new occurrences of a dorsal spine (MPSC P5248) and a cephalic spine (MPSC

* Corresponding author. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, 1235, 50670-901, Cidade Universitária, Recife, PE, Brazil.

E-mail addresses: thatiany.batista@ufpe.br (T.A. Batista), gallo@uerj.br (V. Gallo), renanbantimbiologo@gmail.com (R.A.M. Bantim), mvasena18@gmail.com (M.V.A. Sena), edilson.bsf@gmail.com (E.B. Santos Filho), flavianajorge@gmail.com (F.J. De Lima), alamocariri@yahoo.com.br (A.A.F. Saraiva), joseluciosilvapaleo@gmail.com (J.L. Silva), mariajoycelima0@gmail.com (M.J.F. Lima), gustavoliveira@gmail.com (G.R. Oliveira).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104193>

Received 14 October 2022; Received in revised form 5 January 2023; Accepted 6 January 2023

Available online 20 January 2023

0895-9811/© 2023 Elsevier Ltd. All rights reserved.

P5247) for the Brejo Santo Formation (Late Jurassic - Tithonian). The dorsal spine is the most complete found so far for this formation. In addition, we carried out thin-sections of the dorsal spine to reinforce the comparison and morphological description of the specimen, providing new information about the microstructure and ontogeny of the MPSC P5248.

2. Material and methods

The specimens analyzed here correspond to cephalic (MPSC P5247) and dorsal (MPSC P5248) spines, housed in the paleontological collection of the Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (Santana do Cariri, NE Brazil). These specimens were collected in the bone beds of the Brejo Santo Formation. The field work was carried out on the slopes of the access road from the municipality of Missão Velha to Milagres (Road CE 293) about 2.5 km away from the Missão Velha municipality (coordinates: 07°15'52"S 039°7'15"W) (Fig. 1). Other specimens used for comparative purposes are listed in "Compared material", but they were not personally examined, otherwise we used literature data.

The spines were photographed (Canon EOS 60D Camera - DS126281) and measured (Zaos Precision Digital Caliper Digit "6" Galiper). The measurements include: fragment length, width and height at the widest and narrowest points, and width at the thin section. The specimens were mechanically prepared, with different steel tips and needles, with the total removal of the matrix involving the spines. The complete preparation process took place with the aid of a manual magnifying glass with a magnification of 3.75×. During and after the preparation process, the fossils were covered with a layer of protective resin (paraloid B 72) diluted with acetone at a concentration of 10%.

2.1. Slide preparation

For histological analysis, the specimens were hand-measured and photographed following by Lamm (2013). Samples were removed from each spine to prepare the histological slides. The section was then prepared using standard fossil histology techniques (Chinsamy and Raath, 1992) at the Gondwanan Plants Lab (Centro Acadêmico de

Vitória-UFPE). The specimen was embedded in clear epoxy resin Resapol T-208, catalyzed with Butanox M50 and cut with a diamond-tipped blade mounted on a saw. The mounting side of the sections was wet-ground using a metallographic polishing machine (Aropol-E, Arotec Ltda) with Arotec abrasive sandpapers of increasing grit size (60/P60, 120/P120, 320/P400, 1200/P2500) until a 60 µm thick section was reached.

Sections were observed using petrographic polarizing microscopes under normal light. Images were obtained using a Zeiss AxioCam ICc 5, mounted to a Zeiss Axio Scope. A1. The images were taken at the Laboratório de Crustáceos do Semiárido of the Universidade Regional do Cariri (LACRUSE/URCA).

2.2. Material examined

MPSC P5247 - Cephalic spine.

MPSC P5248 - Dorsal spine.

2.3. Compared material

UERJ-PBM-40 *Tribodus limae* Brito and Ferreira (1989); Lane (2010) (Fig. 2 A–C).

AMNH 13957 *Tribodus limae* Brito and Ferreira (1989); Lane (2010) (Fig. 2 A–C).

AMNH 13959 *Tribodus limae* Brito and Ferreira (1989); Lane (2010) (Fig. 2 D–E).

P6886 Maisey (1978) *Hybodus obtusus* (Fig. 1 AIII).

P12521 Maisey (1978) *Asteracanthus ornatissimus* (fig. C–D).

UERJ-PMB 149 *Lonchidiidae* indet. Cephalic spine Cupello et al., 2012 (Fig. 2L–M).

UERJ-PMB 150 *Hybodontidae* indet. Cephalic spine Cupello et al., 2012 (Fig. 2N–O).

2.4. Institutional abbreviations

AMNH - American Museum of Natural History, New York.

UERJ-PBM - Universidade do Estado do Rio de Janeiro-Paulo Marques Brito, Rio de Janeiro, Brazil.

MPSC - Museu de Paleontologia de Santana do Cariri.

MPPCN - Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens.

3. Geological settings

The Araripe Basin is worldwide famous due to its exceptionally preserved fossils (Assine, 2007). The Brejo Santo Formation (Upper Jurassic, Dom João stage), represents the beginning of the subsidence process that formed the Afro-Brazilian depression (Assine, 2007; Fambrini et al., 2012, 2013, 2020).

The Brejo Santo Formation is composed of gray-white to greenish siltstones, sandstones and fine to very fine shales, represented by claystones and calciferous shales with limestone nodules, reddish brown, massive to laminated, which are mostly mottled with spots and levels that range from light green to whitish gray (Fig. 1) (Assine, 2007; Fambrini et al., 2012, 2013, 2020). Silvestre et al. (2017) grouped these levels into three patterns of lacustrine sedimentation facies, which correspond to a "Fsc facies" (well-defined lacustrine lamination shales), "Fm facies" (massive claystones/siltites), which does not present an internal environment structuring with rapid precipitation of suspended particles, and the "Sc facies" (calciferous sandstones), with wave marks, uphill cross lamination, with ephemeral fluvial inflow at flood intervals (Fig. 2).

The depositional environment of the Brejo Santo Formation is characterized by a lacustrine system of the playa-lake type (Fambrini et al., 2013). This is considered the first lacustrine phase of the Araripe Basin with fluvial influence, containing the contribution of sediments carried by ephemeral rivers, under hot climatic conditions and

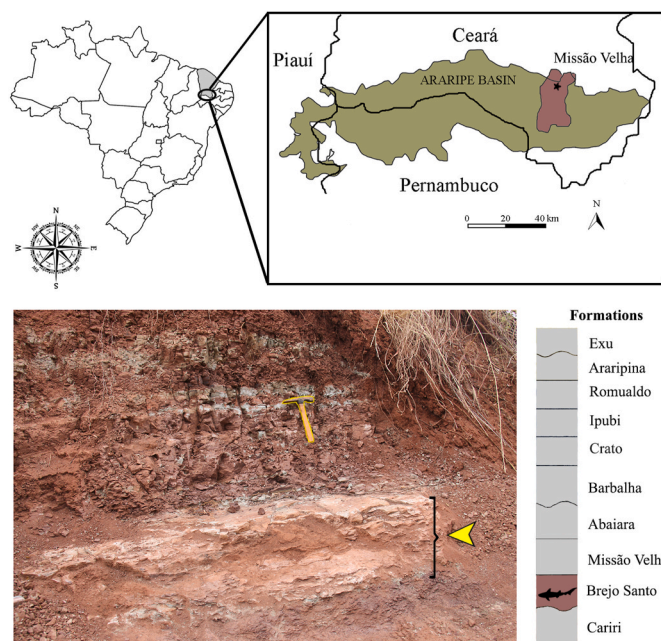


Fig. 1. Location map of the Araripe Basin, northeastern Brazil. The black star corresponds to the fossils site in the Brejo Santo Formation, Araripe Basin (Missão Velha Municipality). Yellow arrowhead indicates the level of bone beds.

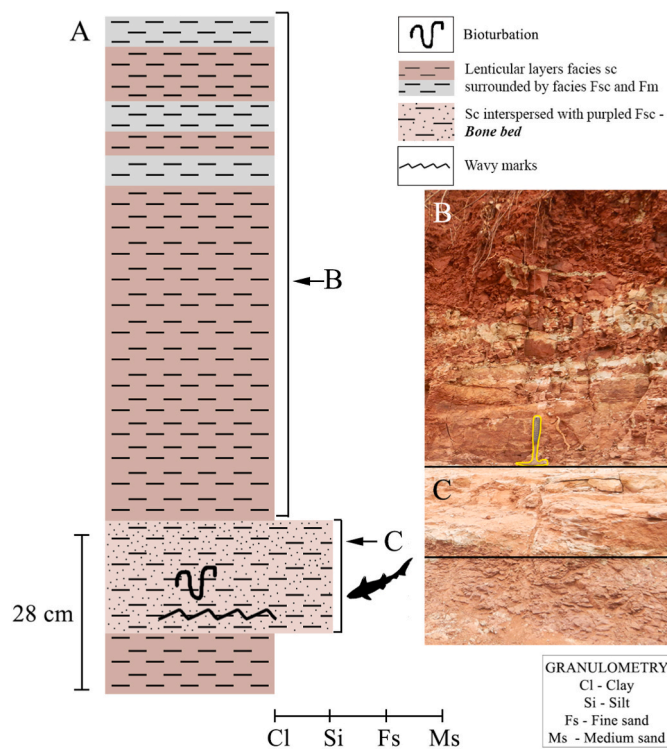


Fig. 2. Sedimentological log showing lithofacies from the outcrop of the Brejo Santo Formation A) Depositional sequence; B) Lenticular layers facies Sc surrounded by facies Fsc and Fm; C) Sc interspersed with purpled Fsc - Bone bed. The spines were found in the bone beds levels as indicated in the stratigraphic profile.

well-defined seasons, formed by intermittent lakes or ponds, which evaporate mainly because of weather conditions, thus having a large variation in the level of these lakes (Fambrini et al., 2007, 2008, 2010a, 2010b, 2011, 2012, 2013). The levels of greenish color represent deeper phases in the lake level and the levels of red color represent extreme aridity events that led to more exposure and oxidation of the sediment (Fambrini et al., 2013; Silvestre et al., 2017).

The bone beds layers are intercalated between calciferous sandstones (Sc) and purplish shales (Fsc). Most of the organisms of this formation are found in these layers, as well as the specimens studied here. The hybodontids are found associated with other bone fragments such as dissociated parts of the skulls of fish of the genus *Mawsonia*, which make up more than half of the fossiliferous material found; semionotiforms scales; dipnoic dental plate identified as *Neoceratodus* sp. (Silva and Azevedo, 1996). In addition to Osteichthyes, the presence of dorsal

vertebrae and osteoderms of crocodylomorphs has also been reported (Silva et al., 2004, 2005).

4. Systematic paleontology

Chondrichthyes Huxley, 1880.

Euselachii Hay, 1902.

Hybodontiformes Patterson, 1966.

Hybodontidae Owen, 1846.

Planohybodus Rees and Underwood, 2008.

Referred material: Cephalic spine - MPSC P5247 (Fig. 3).

Description: Almost complete cephalic spine, three-dimensionally preserved. It reaches approximately 10.9 mm from the base to the tip of the crown and 6.1 mm wide from the lateral lobe to the mesial. It has a spongiose basal plate, trilobed, “T” in shape, with rounded and short lobes. The lateral lobe is slightly shorter and thicker than the mesial lobe. From the lateral to the mesial lobe, it has an approximately 30 mm in length; the posterior lobe is shorter, 20 mm long, but wider than the lateral and mesial lobes; the mesial and lateral marginal indentations are prominent and similarly angled. The mesial marginal indentation is greater towards the crown and has a notable narrowing in its central portion. The crown is enameled, slightly fluted, and curved posteriorly. The distal end of the crown is fragmented, therefore, the presence of a splinter barb is uncertain.

Taxonomical remarks: Three lobes, these being wide and rounded; slightly prominent marginal and lateral indentations; Robust basal platform with a T-shaped architecture, a slight forward-facing curvature present in the lateral lobe.

Referred material: Dorsal spine - MPSC P5248 (Fig. 4).

Description: This three-dimensional specimen has a length of 145 mm, being the most complete spine of a *Chondrichthyes* found in the Brejo Santo Formation. The proximal end of the denticulated region reaches approximately 2.2 mm in thickness; close to the basal opening of the pulp cavity, it measures approximately 10.9 mm; and the posterior end reaches 10.3 mm.

It is elongated, one-third straight, with a slight curvature at its anterior end. In this region, it becomes pointed forward. It bears a wide central cavity, reaching up to half of the spine. The lateral walls along this cavity are relatively thin. It bears a single row of seven rounded denticles at its anterior end. The ornamentation is composed of 19 longitudinal ribs. The base of the spine is smooth, so it would be attached inside the body. These features indicate it as a hybodontid dorsal spine (see Maisey, 1978; Cione et al., 2002). Circular protuberances are observed on the right lateral extremity of the spine, suggesting healing of lesions caused by extensive old injury (see Jaekel, 1890; Maisey, 1978).

Taxonomical remarks: wide in the mesial region and narrowing at



Fig. 3. Cephalic spine of *Planohybodus* Rees and Underwood, 2008 (MPSC P5247), A: anterior view; B: lateral view; C: posterior view. Abbreviations: c: crown; ll: lateral lobe; lmi: lateral marginal indentation; ml: mesial lobe; mmi: mesial marginal indentation; pl: posterior lobe; s: striae.

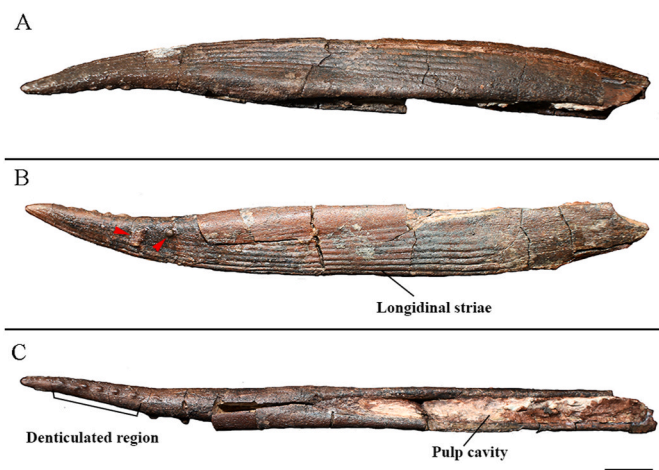


Fig. 4. Hybodontidae dorsal spine (MPSC P5248). A) Left side view; B) Right side view (red arrowheads indicate the apparent lesions caused by extensive old injury); C) dorsoventral view.

the ends, with a more straight ventral portion and slightly curved dorsal portion, however with a more curved and pointed anterior end; denticles of this thorn are arranged in a parallel and odd row. The base of the thorn has no ornamentation. Basal cavity extending to the region near the mandibular posterior denticles.

Two thin-sections in transversal cut were prepared: the first one (Fig. 5) is a complete section of the spine; Removed from the medial portion of the spine. The first section shows an almost oval shape (Fig. 5) and an interdental matrix with randomly distributed dentine was observed, with vascular canals and trabecular dentine associated (with these canals) or distributed in the matrix (Fig. 5C). The centrifugal trabecular dentine is highly vascularized (Fig. 5B) and shows mainly anastomosed denteons and vascular canals branch up to the external bone surface and few longitudinal oriented denteons (Fig. 5C). Dentine tubules radiated out from the outermost lamellae of denteons (Fig. 5C). Orthodentine (dark color) forms the border of the cross-sections (Fig. 5B). Growth marks are absent in the spine surface.

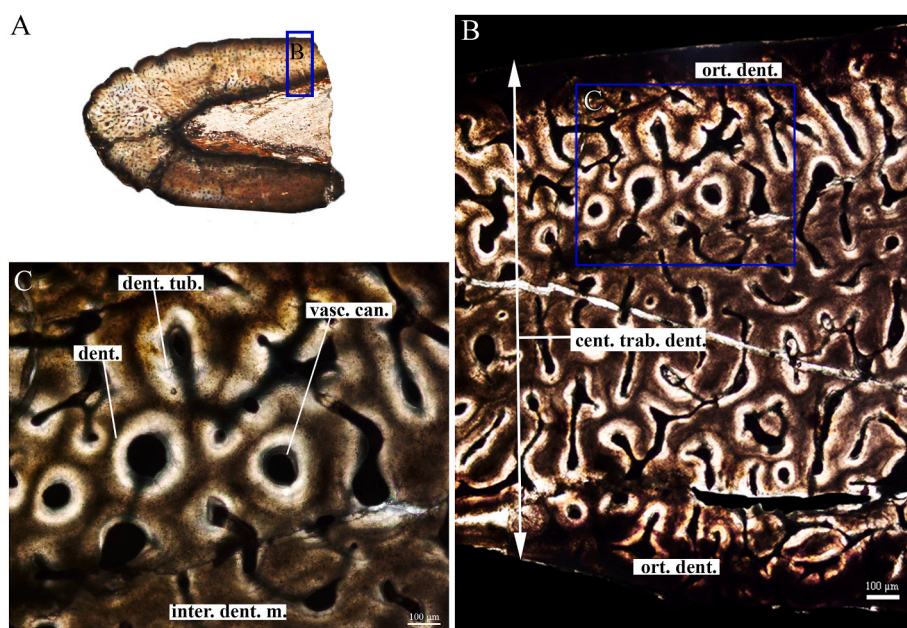


Fig. 5. Thin-sections in transversal cut of MPSC P5248. Abbreviations: cent. Trab. Dent: centrifugal trabecular dentine; dent: denteon; dent. Tub: dentine tubule; inter. Dent. m: interdental matrix; ort. Dent: orthodentine; vasc. Can: vascular canal.

5. Discussion

Hybodontiformes are widely distributed in the interior basins of the Northeast Brazil, represented by the genera: *Acrodus*, *Tribodus*, *Hybodus*, *Parvodus* and *Planohybodus* (Agassiz, 1837; Woodward, 1888; Brito and Ferreira, 1989; Brito et al., 1994; Rees and Underwood, 2008; Pinheiro et al., 2011; Cupello et al., 2012). However, as far as known, in the Araripe Basin only *Tribodus* and *Planohybodus* are recorded (Agassiz, 1837; Brito and Ferreira, 1989; Rees and Underwood, 2008). Regarding *Tribodus limae* Brito and Ferreira (1989), there is a detailed description based on an almost complete specimen from the Romualdo Formation. This species was mentioned by Pinheiro et al. (2013), who reviewed some shark specimens from the Missão Velha Formation which reviewed some shark specimens from the Brejo Santo Formation (called by the authors as the Missão Velha Formation), during the description of *Planohybodus marki* for the Malhada Vermelha Formation, in the Lima Campos Basin. In addition, *Planohybodus* sp. Was recorded in the Brejo Santo Formation, based on teeth; the Lonchidiidae *Parvodus* sp., also described based on teeth; a cephalic spine assigned to the Lonchidiidae; and a dorsal spine including in Hybodontidae (Cupello et al., 2012).

The specimen MPSC P5247 has lobes with sizes notably different from those of *T. limae*, being wider and more rounded in relation to the cephalic spines of this species, which has three long and narrow equal-sized lobes (Lane, 2010). Both have curved crowns, although this curvature is more sinuous in *T. limae* (Lane, 2010), as can be seen in the UERJ-PMB-40 specimen. The marginal and lateral indentations of *T. limae* are more prominent than in specimen MPSC P5247. The cephalic spines described as *Parvodus* sp. (UERJ-PMB 149) for the Brejo Santo Formation (attributed by the authors to the Missão Velha Formation), have an arrow-shaped platform, due to the lateral and mesial lobes are shorter than the posterior lobe, which in turn, has a rectangular shape and a rounded posterior end (Cupello et al., 2012).

However, the lobes, especially the mesial, in MPSC P5247 (Fig. 3A) are even wider than in *Parvodus* sp., being more similar to the cephalic spine attributed to the Hybodontidae (UERJ-PMB 150) by Cupello et al. (2012). In this specimen, the lobes are more elongated, narrow and recurved in the posterior portion, and the basal platform is “T”-shaped, typical of the Hybodontidae group according to Rees and Underwood (2008). However, they differ in width and size of the lobes and the

crown, these being wider and more robust in MPSC P5247. The marginal and lateral indentations of MPSC P5247 are greater than in *Parvodus* sp.; on the other hand, the indentations in UERJ-PMB 150 are more prominent than in MPSC P5247.

The cephalic spines of the genera allocated in the Hybodontidae (*Hybodus*, *Planohybodus* and *Tribodus*) have a “T”-shaped basal platform, lobes and crown with ventral barb and slightly anterior to the apex, such differences distinguish these genera (Maisey, 1983). Four species were described for the genus *Planohybodus*: *Planohybodus peterboroughensis* Rees and Underwood (2008), from the Middle Jurassic of England; *Planohybodus grossiconus* Agassiz (1843), from the Middle Jurassic of England, Scotland and France; *Planohybodus ensis* Woodward (1916), from the Middle Jurassic of England and Spain (Rees and Underwood, 2008; Bermúdez-Rochas, 2009), and *Planohybodus marki* Pinheiro et al. (2011), for the Lower Cretaceous of Brazil. Among these taxa, only *P. peterboroughensis* has cephalic and dorsal spines preserved so far.

According to Rees and Underwood (2008), *Planohybodus* has wider and more rounded lateral and mesial lobes than in *Hybodus* and *Tribodus*, but in *Planohybodus* the crown is coarsely ornamented. The lateral lobes in MPSC P5247 (Fig. 3) are also wider and have rounded shape, as well as a small forward-facing curvature is present in the lateral lobe in *P. peterboroughensis* (P. 62,254) and MPSC P5247. The crown in *P. peterboroughensis* is more ornamented and the basal plate is more spongiose than in MPSC P5247. The genus *Hybodus* has oblique lobes and in *Tribodus* the lobes are thin, elongated, with a cancellous platform, as seen in AMNH 13957 and AMNH 13959 (Lane, 2010). The crown tip in MPSC P5247 has 3.9 mm of width (Fig. 3A and B), which is about twice wider than in *T. limae*. So, based on the mentioned features, the specimen studied here was attributed to *Planohybodus* sp. It is worth emphasizing that cephalic spines in Hybodontiformes indicate sexual dimorphism, being present only in male sharks (Lane, 2010).

Tribodus limae has a complete and articulated dorsal spine with a posterior surface containing denticles arranged in two longitudinal rows (Brito, 1992). Other records are based on fragments of dorsal spines, such as the Hybodontidae records for the Brejo Santo Formation, a spine with a maximum height of 51.1 mm and a maximum width of 17.3 mm (Cupello et al., 2012). As only the basal portion of the dorsal spine was preserved, further detailed comparison is not possible. Our material has an exceptional preservation because shark dorsal fin spines are not usually well preserved, with preserved fragments. They are less common than teeth in the fossil record, due to their fragile nature and possible destruction through transport to deposition sites (Bermúdez-Rochas, 2009). Herein we explored information about the external morphology, growth rate and microstructural features.

The specimen MPSC P5248 (dorsal spine) presents an architecture similar to the Hybodontidae, with a wide shape in the mesial region (10.9 mm wide) and narrowing at the ends, with a more straight ventral and a little curved dorsal portions, and an anterior extremity more curved and pointed (reaching about 2 mm in width) (Fig. 4). The denticles of this spine are arranged in a single row (Fig. 4C). According to Patterson (1966) and Maisey (1978), some spines of Hybodontidae have denticles with a single simple median series, which would be derived from two series, with the alternate denticles suppressed on either side of the posterior midline.

The base of the spine in MPSC P5248 is smooth (Fig. 4A and B). According to Maisey (1978) the smooth base in selachium spines is the portion inserted in the body of the shark. This feature was observed in *Hybodus obtusos*, *H. marginalis* and *Acrodus nobilis* (Maisey, 1978). Similarly in *Hybodus* sp., *Acrodus* sp. And *Asteracanthus* sp., MPSC P5247 has a well-delimited end of the striations. The circular lesions developed on the right side of the spine MPSC P5248, as reported by Maisey (1978) for *Asteracanthus* sp. (P12521), are restricted to the outer portion of the spine and acquired in life as scars (Fig. 4B).

In *H. obtusos* (P6886), the basal cavity extends to the region close to the lower posterior denticles. This region is narrower and presents paired denticles with a chevron pattern (Maisey, 1978). In *H. marginalis*,

the basal cavity extends closer to the denticles, which are wide and have thinner walls. Its paired denticles show a chevron or zigzag arrangement (Maisey, 1978). In *Acrodus nobilis*, the concavity is wide but it does not extend to the medial portion of the dorsal spine. The denticles are parallel and show a greater distribution, reaching close to the end of the cavity (Maisey, 1978). In the dorsal spine of *Planohybodus peterboroughensis*, the veins are longitudinal and the denticles form two alternate rows; the walls of the basal cavity are relatively thick (Rees and Underwood, 2008).

Thus, the dorsal spine analyzed herein (MPSC P5248) shares several characteristics with Hybodontidae. Some taxa have already been described based on isolated dorsal spines, but they could belong to taxa already described based on isolated teeth. The best scenery for identification of sharks is an assemblage composed by spines and teeth (Zhang, 2007). Teeth and dermal denticles are usually replaced throughout the life of elasmobranchs.

Descriptions of hybodontid species based solely on isolated dorsal spines, as is the case with the specimen described here, are considered nominal investigated species (*nomen dubium*), until a more precise description is elaborated (Rees and Underwood, 2008). Therefore, the dorsal spine described here cannot be identified at the genus and species level, being associated with Hybodontidae. This type of association was also for Hybodontiformes in the Vega de Pas Formation (Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin), located in the province of Cantabria, northern Spain, identified as Hybodontoida indet. (Bermúdez-Rochas, 2009); and in pre-Aptian localities in the Northeast Brazilian and African Rift (Woodward, 1888; Saint-Seine, 1955; Casier, 1961, 1969; Gee, 1988).

Overall, the Brazilian Jurassic fossil record is scarce, probably because it was not a favorable interval of time for preservation of fossils or there are few outcrops belonging to this geological period. The specimens collected and described herein are considered rare and fundamental for understanding the geological history of the Araripe Basin, contributing to the knowledge of the paleoenvironment of the region (Silva, 2012). In extant and fossil Chondrichthyes, histological studies have been widely developed, especially on teeth and spines. These studies provide new information about taxonomy and are potential sources of phylogenetic characters (Jarve, 2016). Another application of histology was proposed by Beck et al. (2016), in which the authors observed internal structures and ontogenetic stages. Jarve (2016) studied the morphology and histology of fin spines of fossil and living representatives of gnathostomes. In addition, dorsal fin spines are used to estimate age of some, due to these spines have structures (e.g., dentine distributed around a long cavity covered with enamel) that are fixed to the organism, growing with rhythmic discontinuities and indefinitely (Panfili et al., 2001).

The histological features of the dorsal spine MPSC P5247 show a poorly mineralized interdental matrix and denteons (or pulp cavities) irregularly arranged (Fig. 5). In the whole area of the cut, only the centrifugal trabecular dentine layer is observed (Fig. 5B), being the first layer that appears during the animal's growth process (Beck et al., 2016). Along that layer of dentine, there are anastomosed denteons, vascular canals and dentinal tubercles. The latter are structures in which cellular processes of odontoblasts are placed, and they are arranged in the matrix or radiating from the vascular canals to the outermost lamellae of the dentines (Maisey, 1978). The fragments included in this study have an unceased growth pattern which is distinct from the xenacanthid shark *Orthacanthus platypternus* (Beck et al., 2016). No growth marks were present, indicating an early ontogenetic stage and corroborating the fast deposition of the centrifugal trabecular dentine.

In other xenacanthids, such as *Orthacanthus platypternus*, the age is estimated based on the amount of dentine layers: one layer is equivalent to juveniles up to one year of age; one to two layers of dentine correspond to juveniles, around one to two years old; three to four layers are adults three to four years old (Beck et al., 2016). Thus, taking into account that the apex of the spine corresponds to the oldest portion and its

base to the youngest (Maisey, 1978), the histological section performed here corresponds to the mesial portion of the spine, which has only one layer of dentine, indicating a juvenile stage, at most one year old.

6. Taphonomic analysis

The osteohistological method was applied to the dorsal spine (MPSC P5248), and from this analysis a high degree of preservation of its internal structures can be seen. The excellent preservation of this spine, as well as the cephalic spine, and their three-dimensional shape, show that they did not suffer compaction, nor alteration of their original anatomical structure, maintaining the morphology both internally in the case of the dorsal spine, and external of both spines. The fractures present in the thorns are apparently recent, formed by the action of weathering, as the outcrop from which they come are flooded in rainy seasons, causing expansion and subsequent drying of the rocks, and also with relatively high vegetation cover, with intense penetration of roots between the sediments.

In this way, we bring here the hypothesis that the spines (cephalic and dorsal), analyzed along with other specimens present in the Brejo Santo Formation, were, after disarticulation, little transported and therefore parautochthonous, followed by a relatively fast burial, for then be fossilized. The fact that the fractures present in the thorns are caused by weathering, shows that these were not caused by transport, thus, combining this information with the fact that these thorns present their ornamentations preserved and are complete, the transport possibly occurred in suspension (the which may vary with the other bones according to their size, shape and density, and with the current and speed of this in the aquatic environment). Despite this, the cephalic spine presents a greater degree of corrosion, with its striations and porosity more worn, and may have suffered a more intense transport due to its smaller size.

7. Conclusion

The structures under study (cephalic and dorsal spines) were identified as belonging to different individuals. The cephalic spine was identified as a new record of *Planohybodus*, representing the third record of the genus for the Brejo Santo Formation. The dorsal spine is the most complete specimen described so far, and based on the analyzed features, it was assigned to the Hybodontidae, adding one more record of the family to the Brejo Santo Formation.

The histological analysis applied to the dorsal spine indicates that this individual was a juvenile. From the integration between the histological and taphonomic data, we can still point out here the excellent degree of preservation of these vertebrate fossils in the Brejo Santo Formation. The cephalic spines in Hybodontiformes indicate sexual dimorphism, being present only in male sharks. Therefore, the cephalic spine herein described belonged to an adult individual.

The thin section of MPSC P5247 shows a high degree of preservation of the internal structures. The excellent preservation of the spines indicates that these organisms did not show compactness signals preserving their original anatomical structure and morphology. The dorsal and cephalic spines of the Brejo Santo Formation have a relatively high density and are slightly reworked, considering the preservation of their striations (making them less visible, which occurs with greater intensity in the cephalic spine). Following the morphological features, we hypothesize that the fractures present in the thorns were caused by the action of weathering, and not by transport, thus, combining this information with the fact that these thorns present their ornamentation preserved and are complete, the transport took place over short distances, and possibly in suspension, followed by a rapid burial. In this way, these thorns, as well as the other fossils of the Brejo Santo Formation, despite the high degree of disarticulation, present an excellent preservation, being an important fossiliferous deposit with great scientific potential for paleontological research in the region.

CRedit authorship contribution statement

T.A. Batista: Writing – review & editing, Writing – original draft, Visualization, Validation, Supervision, Project administration, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. **V. Gallo:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Supervision, Formal analysis, Conceptualization. **R.A.M. Bantim:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Supervision, Methodology, Formal analysis. **M.V.A. Sena:** Writing – review & editing, Methodology. **E.B. Santos Filho:** Writing – review & editing, Writing – original draft. **F.J. De Lima:** Writing – review & editing, Writing – original draft. **A.A.F. Saraiva:** Writing – review & editing, Methodology, Funding acquisition. **J.L. Silva:** Writing – review & editing, Methodology. **M.J.F. Lima:** Writing – review & editing, Writing – original draft. **G.R. Oliveira:** Writing – review & editing, Supervision, Resources, Project administration, Methodology, Investigation, Funding acquisition.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

No data was used for the research described in the article.

Acknowledgements

We thank the CAPES Program for the financial support grant to T.A. Batista (88887.646164/2021–00) and E.B. Santos Filho (88887.598321/2021–00), and also the FUNCAP for the financial support grant to M. Sena (PV1-0187-00066.01.00/21), R.A.M. Bantim (#BMD-0124-00302.01.01/19; PV1-00187-00052.01.00/21), A.A.F. Saraiva (#BP3- 013900202.01.00/18). Thanks to the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq to V. Gallo has research grants from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - 306605/2019–8) (Brazilian Federal Government), from 'PROCIÊNCIA' (Rio de Janeiro State Government), and from FAPERJ (E-26/010.001567/2019). We also thank the PROAP-CAPES of the Programa de Pós-graduação em Geociências – PPGEOC/UFPE for financial support. We would like to thank Doctor Juliana Manso Sayão for her support in building the idea for the manuscript. We thank Allysson Pinheiro for providing the space and equipment of the Laboratório de Crustáceos do Semiárido for photographing of histological sections from the specimens.

References

- Agassiz, L., 1837. Recherches sur les Poissons fossiles. Neuchâtel et Soleure (Petitpierre) 5, 1420.
- Agassiz, L.R.J., 1843. Recherches sur les Poissons fossiles, 3, vol. 390. Imprimerie de Petitpierre, Neuchâtel et Soleure, viii, p. 32, 83 pl.
- Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. Bol. Geociências Petrobras 15, 2.
- Batista, T.A., Bantim, R.A.M., Lima, F.J., Santos Filho, E.B., Saraiva, A.A.F., 2019. New data on the coelacanth fish-fauna (mawsoniidae) from the late jurassic and early cretaceous of Araripe Basin, Brazil. J. S. Am. Earth Sci. 95, 102280.
- Beck, K.G., Soler-Gijón, R., Carlucci, J.R., Willes, R.E., 2016. Acta Palaeontol. Pol. 61 (1), 97–117.
- Bermúdez-Rochas, D., 2009. New hybodont shark assemblage from the early cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin. Geobios (Jodhpur) 42, 675–686.
- Brito, P.M., Ferreira, P.L.N., 1989. The first hybodont shark, *Tribodus limae* n.g., n. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil). An Acad. Bras Ciências 61, 53–57.
- Brito, P.M., 1992. Nouvelles données sur l'anatomie et la position systématique de *Tribodus limae* Brito e Ferreira, 1989 (Chondrichthyes, Elasmobranchii) du Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil). Geobios (Jodhpur) 25, 143–150.
- Brito, P.M., Bertini, R.J., Martill, D.M., Salles, L.O., 1994. Vertebrate fauna Brazil. From the Missão Velha Formation (lower cretaceous NE, Brazil). In: Simpósio Sobre O Cretáceo Do Brasil, 3. Rio Claro-SP. Boletim de resumos, pp. 139–140p.

- Brito, P.M., Yabumoto, Y., 2011. An updated review of the fish faunas from the Crato and Santana formations in Brazil, a close relationship to the Tethys fauna. *Kitakyushu Museum of Natural History* 9, 107–136.
- Casier, E., 1961. Matériaux pour la faune ichthyologique Eocretacique du Congo. *Ann. Mus. roy. Afr. Centr., Sciences Géologiques* 8 (39), 1–96.
- Casier, E., 1969. Addenda aux connaissances sur la faune ichthyologique de la série de Bokungu (Congo), vol. 62. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Géologiques*, pp. 1–24.
- Chinsamy, A., Raath, M.A., 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologica Africana* 29, 39–44.
- Cione, A.L., Acosta, H.C., Mennucci, J.A., 2002. The First Shark from the Triassic-Jurassic of South America, vol. 1. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, pp. 9–18.
- Cupello, C.D., Rochas, D.D.B., Martill, D.M., Brito, P.M., 2012. The Hybodontiformes (Chondrichthyes: elasmobranchii) from the Missão Velha Formation (?Lower cretaceous) of the Araripe Basin, north-east Brazil. *Comptes Rendus Palevol* 11 (1), 7.
- Fambrini, G.L., Neumann, V.H.M.L., Silva-Filho, W.F., Valença, L.M.M., Lima-Filho, M.F., Barbosa, J.A., Tesser Jr., S., Souza, B.Y.C., 2007. Sistemas lacustres da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, resposta à subsidência e tectônica de bacias rifte. *XXII Simpósio Geologia do Nordeste*, 101p. Natal. SBG-Núcleo Nordeste.
- Fambrini, G.L., Neumann, V.H.M.L., Silva-Filho, W.F., Tesser Jr., S., Valença, L.M.M., Lima-Filho, M.F., Araújo, J.T., Souza, B.Y.C., Lemos, D.R., 2008. Eventos de subsidência e instalação de sistemas lacustres na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: *XLIV Congresso Brasileiro de Geologia*. SBG, Curitiba, p. 118.
- Fambrini, G.L., Neumann, V.H.M.L., Lemos, D.R., Araújo, J.T., Lima-Filho, M.F., Tesser Jr., S., 2010a. Fácies and architectural elements of Missão Velha Formation (upper jurassic-eocretaceous), Araripe Basin, northeastern Brazil. In: *XVIII International Sedimentological Congress. IAS/Petrobras*, Mendoza, p. 332.
- Fambrini, G.L., Neumann, V.H.M.L., Lemos, D.R., Araújo, J.T., Lima-Filho, M.F., Tesser Jr., S., 2010b. Stratigraphy and sedimentology of Rift initiation to Rift climax stages of the Araripe Basin, northeastern Brazil, new considerations. In: *XVIII International Sedimentological Congress. IAS/Petrobras*, Mendoza, p. 104.
- Fambrini, G.L., Neumann, V.H.M.L., Barros, C.L., Galm, P.C., Agostinho, S.M., Araújo, J. T., Menezes Filho, J.A.B., 2011. Análise de fácies da Formação Brejo Santo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, implicações paleogeográficas. *SBG. XXIV Simpósio de Geologia do Nordeste*, 267pp. Aracaju.
- Fambrini, G.L., Neumann, V.H.M.L., Barros, C.L., Galm, P.C., Agostinho, S.M., Araújo, J. T., Menezes Filho, J.A.B., 2012. Análise de fácies da Formação Brejo Santo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, implicações paleogeográficas. *Estudos Geológicos* 22, 131–155.
- Fambrini, G.L., Neumann, V.H.M.L., Barros, C.L., Silva, S.M.O.A., Galm, P.C., Menezes Filho, J.A.B., 2013. Análise estratigráfica da Formação Brejo Santo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: implicações paleogeográficas. *Geologia USP. Série Científica* 13 (4), 3–28.
- Fambrini, G.L., Silvestre, D.C., Barreto Junior, A.M., Silva-Filho, W.F., 2020. Estratigrafia da Bacia do Araripe: estado da arte, revisão crítica e resultados novos. *Geologia USP. Série Científica* 20 (4), 169–212.
- Gee, H., 1988. Cretaceous unity and diversity. *Nature* 332–487p.
- Jaekel, O.M.J., 1890. Über Fossile Ichthyodorulithe. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, Berlin, p. 125p.
- Jarve, A., 2016. Development and Threedimensional Histology of Vertebrate Dermal Fin Spines. *Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology*, p. 1382p.
- Lane, J.A., 2010. Morphology of the Braincase in the Cretaceous Hybodont Shark *Tribodus limae* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), Based on CT Scanning. *American Museum Novitates*, p. 70p.
- Lamm, E.T., 2013. Preparation and sectioning of specimens. In: Padian, K., Lamm, E. (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*, 55–160p. University of California Press, Berkeley.
- Leuzinger, L., Cuny, G., Popov, E., Billon-Bruyat, J.-P., 2017. A new chondrichthyan fauna from the late jurassic of the Swiss jura (kimmeridgian) dominated by hybodonts, chimaeroids and guitarfishes. *Palaeontology* 3 (4), 471–511.
- Maisey, J.G., 1991. *Santana Fossils: an Illustrated Atlas*. T.F.C. Publications, Neptune, New York.
- Maisey, J.G., 1978. Growth and form of finspines in hybodont sharks. *Palaeontology* 21, 13–14.
- Maisey, J.G., 1983. Cranial anatomy of *Hybodus basanus egerton* from the lower cretaceous of England. *Am. Mus. Novit.* 1–26p.
- Maisey, J.G., 1996. *Discovering Fossil Fishes*. Henry Holt and Company, New York, p. 223p.
- Patterson, C., 1966. British wealden sharks. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 11 (7), 281–350.
- Panfili, J., Pontual, H., Troadec, H., Wright, P.J., 2001. *Manual of Fish Sclerochronology*. Brest, France: Ifremer-IRD Coedition.
- Pinheiro, F.L., Figueiredo, A.E.Q., Dias, P.C.D., Fortier, D.C., Schultz, C.L., Viana, M.S.S., 2013. *Planohybodus marki* sp. nov., a new fresh-water hybodontid shark from the Early Cretaceous of northeastern Brazil. *Cretac. Res.* 41, 8.
- Pinheiro, F.L., Figueiredo, A.E.Q., Fortier, D.C., Viana, M.S.S., Schultz, C.L., 2011. Fauna de vertebrados Eocretácicos de um afloramento da Bacia de Lima Campos, Ceará, Brasil. *Rev. Bras. Palaontol.* 14 (2), 189–198.
- Polck, M.A.R., Carvalho, M.S.S., Miguel, R., Gallo, V., 2015. Guia de identificação de peixes fósseis das formações Crato e Santana da bacia do Araripe. CPRM, Rio de Janeiro, pp. 13–20p.
- Rees, J., Underwood, C.J., 2008. Hybodont sharks of the English bathonian and callovian (middle jurassic). *Palaeontology* 51 (1), 117–147.
- Saint-Seine, P., 1955. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). *Ann. Musée Congo Belge* 14, 1–126.
- Silva, M.C., 2012. Paleovertebrados da Formação Aliança, Jurássico Superior da Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil. 2012. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, p. 209.
- Silva, M.C., Viana, M.S.S., Ribeiro, A.M., Ferigolo, J., Goin, F., Lima Filho, M., 2005. Distribuição e Abundância Fossilífera da Parte Superior da Formação Brejo Santo, Neojurássico da Bacia do Araripe. In: *Congresso Brasileiro de Paleontologia e VI Congresso Latino-Americano de Paleontologia*, 19, Aracaju-SE. CD-ROM de Resumos.
- Silva, M.C., Lima Filho, M., Viana, M.S.S., Ribeiro, A.M., Ferigolo, J., Goin, F., 2004. Contribuição Paleontológica sobre o Jurássico Superior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Porto Alegre. Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia - Paleontologia em Destaque*, p. 65.
- Silva, V.G., Azevedo, S.A., 1996. Um Dipnóico da Formação Brejo Santo, Eocretáceo da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Acta Geol. Leopoldensia* 43, 43–58.
- Silvestre, D.C., Fambrini, G.L., Santos, A.A.F., 2017. Caracterização Faciológica das Formações Cariri e Brejo Santo em Afloramentos a NE do Município Missão Velha (Ceará – Brasil). *Estudos Geológicos* 27 (1), 19–33.
- Viana, M.S.S., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Goin, F., Silva, M.C., Agostinho, S.M., 2002. Feições preservacionais de bone beds do Jurássico da Bacia do Araripe. In: *PALEO 2002 – Nordeste*, 3. Aracaju: SBP.
- Woodward, A.S., 1916. The fossil fishes of the English wealden and purbeck formations. *Palaeontogr. Soc. Monogr.* 1, 1–48.
- Woodward, A.S., 1888. Notes on some vertebrate fossils from the province of Bahia, collected by Joseph Mawson. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6, 135–136.
- Zhang, J., 2007. Two shark fin spines (Hybodontidae) from the mesozoic of north China. *Cretac. Res.* 28 (2), 4.