



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

ISA MARIELLE COUTINHO

**DIVERSIDADE E ECOMORFOLOGIA DE PEIXES FÓSSEIS DO GRUPO  
SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL**

Recife

2021

ISA MARIELLE COUTINHO

**DIVERSIDADE E ECOMORFOLOGIA DE PEIXES FÓSSEIS DO GRUPO  
SANTANA, 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 parcial para obtenção do título de Doutora em Geociências.

**Área de concentração:** Geologia Sedimentar e Ambiental.

**Orientador:** Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira.

Recife

2021

Catálogo na fonte:  
Bibliotecária Sandra Maria Neri Santiago, CRB-4 / 1267

C871d Coutinho, Isa Marielle.  
Diversidade e ecomorfologia de peixes fósseis do Grupo Santana,  
Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil / Isa Marielle Coutinho. – 2021.  
96 f.: il., figs. e tabs.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira.  
Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG.  
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Recife, 2021.  
Inclui referências.

1. Geociências. 2. Ecomorfologia. 3. Ictiofauna. 4. Diversidade. 5.  
Paleontologia. 6. Araripe. 7. Grupo Santana. I. Oliveira, Gustavo Ribeiro  
de (Orientador). II. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.)

BCTG/2022-74

ISA MARIELLE COUTINHO

**DIVERSIDADE E ECOMORFOLOGIA DE PEIXES FÓSSEIS DO GRUPO  
SANTANA, 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 parcial para obtenção do título de Doutora em Geociências. Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental.

Aprovada em: 05/02/2021.

**BANCA EXAMINADORA**

Participação por videoconferência

---

Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira (Orientador)  
Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)

Participação por videoconferência

---

Profa. Dra. Juliana Manso Sayão (Membro interno)  
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Participação por videoconferência

---

Profa. Dra. Alcina Magnólia Franca Barreto (Membro interno)  
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Participação por videoconferência

---

Profa. Dra. Valéria Gallo da Silva (Membro externo)  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ)

Participação por videoconferência

---

Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (Membro externo)  
Universidade Regional do Cariri (URCA)

Dedico essa tese a meus pais (Lourdes e Isaque) e a meu filho Pedro.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pois sem Ele não poderia ter chegado até aqui. Agradeço a toda a minha família que vem me apoiando e torcendo por mim todos esses anos, em especial a minha mãe Lourdes, meu pai Isaque e meu filho Pedrinho.

Agradeço à Universidade Federal de Pernambuco, ao Programa de Pós-Graduação em Geociências e à Dra. Alcina Barreto e Krishnamurti. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

Agradeço a meu orientador Gustavo Oliveira, pelo apoio e oportunidade, pela orientação profissional e pessoal, sempre paizão ajudando em todos os momentos, gratidão.

Agradeço a todas as instituições e coleções que disponibilizaram os materiais e seu pessoal para a realização desse documento. Meu muito obrigada ao American Museum of Natural History (AMNH) (Division of Paleontology, Fossil Fish) e ao Professor Dr. John Maisey, (minha inspiração acadêmica); ao Museu de Ciências da Terra da Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais do Rio de Janeiro (MCTer – CPRM – RJ) e ao Dr. Rafael Costa; ao Instituto de Geociências da USP (IG – USP) e a Ivone Cardoso por sempre me receber com toda dedicação e competência; ao Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens em Santana do Cariri (MPSC) e a meu colega paleoictiólogo Lucio Silva que sempre me acompanhou com toda atenção e cuidado; ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e ao Dr. Alberto B. Carvalho por ter me recebido com todo carinho; ao Setor de Paleovertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional (MN – UFRJ); ao Departamento de Zoologia (Professora Dra. Valéria Gallo, a musa dos peixes fósseis) e Geologia (Professor Dr. Hermínio Araújo) da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ); a Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ/IGeo) (Instituto de Geociências – Departamento de Geologia), Professor Dr. Ismar Carvalho e a curadora Flavia Figueiredo; a Universidade Regional do Cariri (URCA) e ao Professor Dr. Álamo Saraiva e toda sua equipe, e por fim a Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE).

Meu agradecimento especial vai a equipe do LAPASI/UFRPE, que no decorrer desses poucos anos vem me ajudado nas expedições, coletas, triagens, tocas de conhecimento sobre assuntos que acabei de aprender, meu muito obrigada... nossos cafés “princesos”, conversas, apoio e amizade incondicional sempre estarão em minha memória, somos uma grande família: Tássia Bertotto, Thales, Mariana Sena, Artur Gerra, Janylle Simas, Jhonata, Deivson, Rodolfo, Felipe, Rafael, Natália e Amanda Li (nossa agregada).

Agradeço a todos do ECOFUN do Departamento de Biologia da UFRPE, principalmente ao professor Thiago Souza e seu aluno Reginaldo Gusmão, que sempre deram um suporte na análise dos dados.

Aos meus colaboradores do Departamento de Pesca e Aquicultura de UFRPE do LEP Sidney, Sara e Victor Sacramento, e aos colaboradores do Bioimpact Alex Lira e Lucas, vocês são FERAS, aprendi demais, vou levar para vida todo conhecimento que com a maior disponibilidade foi dado a mim.

Não poderia deixar de lado os amigos de longa data que suportam meus dilemas estando presentes em todos os momentos, perto ou longe, as M.Os (Polly, Alê, Deinha, Mari Porto, Nanda, Mirna, Nath e Leide), as M.Ms (Káka, Aline e Lívia), Dani e Marcelo Melo (pela estada em SP), Geremias (pelas quase terapias/conversas intermináveis), Anderson Rodrigues e Kátia Rodrigues (Pela cumplicidade e apoio)... muito obrigada a todos.

Gratidão a todos e aos que esqueci de citar, sem vocês nada disso seria realidade, escrever essas poucas palavras me trazem muitas recordações, todos moram no meu coração.

## RESUMO

A ictiofauna da Bacia Sedimentar do Araripe tem sido amplamente pesquisada. A maior parte dos estudos, voltados ao contexto da paleontologia clássica (prospecção, identificação e diversidade), se dá graças à abundância e ao excelente grau de preservação dos fósseis. Ainda assim, dados relacionados a ecologia, estrutura de comunidades e ecomorfologia são escassos. Contribuindo para a redução dessa lacuna, o presente trabalho analisou a diversidade e a ecomorfologia dos peixes de três formações do Grupo Santana da Bacia Sedimentar do Araripe. Para a análise da estrutura da comunidade foram analisados, em 11 coleções paleontológicas, dados de 10.474 exemplares de três Classes principais de peixes (Actinopterygii, Chondrichthyes e Sarcopterygii) e 33 táxons, divididos entre 15 famílias. Desse universo amostral, 12 espécies de Actinopterygii (totalizando 371 exemplares) foram utilizados na análise da ecomorfologia. A Bacia Sedimentar do Araripe se revela um Lagerstätte com alta abundância, porém com baixa diversidade. As formações Crato, Ipupiá e Romualdo mostram disparidades entre si, principalmente quanto à diversidade de táxons. Isso ocorre provavelmente devido à mudança de configuração ambiental, dado que a formação possui características ambientais distintas. Entre as três, a Formação Romualdo é a mais diversa (32 táxons), com a presença de componentes da fauna Tetiana, mostrando reflexo da influência da transgressão marinha durante a deposição da formação. Através do estudo foram obtidos os primeiros dados de relações comprimento x comprimentos de exemplares de peixes fósseis da Bacia do Araripe. As análises mostraram crescimento alométrico positivo e isométrico, indicando um bom desenvolvimento das espécies num ambiente próspero, quanto a disponibilidade de alimento e recursos para a sua sobrevivência. A diversidade morfológica foi baixa com a maioria dos exemplares apresentando formato fusiforme, com algumas poucas exceções. Os resultados indicam que espécies diferentes estavam inseridas em um ambiente mais uniforme, e elas em diversas ocasiões competiram por recursos semelhantes intercalando os mesmos nichos.

**Palavras-chave:** Grupo Santana; diversidade; Ecomorfologia; ictiofauna; Araripe; Paleontologia.

## ABSTRACT

The ichthyofauna of the Araripe Sedimentary Basin has been extensively researched. Most of the studies have focused on the context of classical paleontology (prospecting, identification, and diversity), taken place thanks to the abundance and excellent fossils preservation. Still, data related to ecology, community structure, and ecomorphology are scarce. To reduce this gap, the present work analyzed the diversity and ecomorphology of fish from three formations of the Santana group of the Araripe sedimentary basin. For community structure analyses, data from 10,474 specimens from three main classes of fish (Actinopterygii, Chondrichthyes, and Sarcopterygii) and 33 taxa, divided between 15 families were analyzed in 11 paleontological collections. From this sample, 12 species of Actinopterygii (totaling 371 specimens) were used for ecomorphology analyses. The Araripe Sedimentary Basin is a Lagerstätte with high abundance, but low diversity. The Crato, Ipubi, and Romualdo formations show dissimilarity between them, mainly regarding taxa diversity. This was likely due to the change in the environmental configuration, given that the formation has different environmental characteristics. Among the three, the Romualdo Formation is the most diverse (32 taxa), with the Titian fauna's components showing a reflection of marine transgression's influence during the deposition of the formation. The first data of length x length ratios of specimens of fossil fish from the Araripe Basin were obtained through the study. The analyses showed positive and isometric allometric growth, indicating a good development of the species in a prosperous environment regarding food and resources available for their survival. Morphological diversity was low, with most of the specimens having a fusiform shape, with a few exceptions. The results indicate that different species were inserted in a more uniform environment, and on several occasions, they competed for similar resources, interspersing the same niches.

**Keywords:** Santana Group; diversity; Ecomorphology; ichthyofauna; Araripe; Paleontology.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Mapa Geológico da Bacia do Araripe 18
- Figura 2 – Estrutura estratigráfica do Andar Alagoas na Bacia do Araripe representado por três sequências deposicionais limitadas por desconformidades, com *onlap* costeiro de ENE para NNW (SD-1 = sequência deposicional 1; SD-2 = sequência deposicional 2; SD-3 = sequência deposicional 3) 20
- Figura 3 – Seção carbonático-siliciclástica da parte superior da sequência SD-2, litoestratigraficamente pertencente à Formação Crato. (A) Vista geral de frente de lavra em Nova Olinda – CE, exibindo calcários laminados na parte inferior e sucessão de arenitos com folhelhos interestratificados na parte superior; (B) Seção da Formação Crato em Santana do Cariri, onde está localizado o geossítio Pedra Cariri; Peixe comum da Formação Crato (*Dastilbe crandalli*), com presença de filamentos algálicos (*Setas e círculos*) 22
- Figura 4 – Seção evaporítica da parte superior da sequência SD-2, litoestratigraficamente pertencente à Formação Ipubi, (A) Formação Ipubi na pedreira Serrolândia do município de Trindade, (B) gipsita da Pedreira Pedra Branca no município Nova Olinda 25
- Figura 5 – Terceira sequência deposicional (SD-3), corresponde à Formação Romualdo, (A) Formação Romualdo, região de Sobradinho, setas apontando concreções; (B) Formação Romualdo pedreira Serrolândia do município de Trindade, setas apontando folhelho contendo concreções 27
- Quadro 1 – Presença (•) e ausência (-) de táxons nas formações do Grupo Santana (Crato, Ipubi e Romualdo). Segundo: Polkc, et al., 2015; Brito; Yabumoto, 2011 32
- Figura 6 – Número de exemplares obtidos através das coleções 39
- Figura 7 – Táxons que não entraram na amostragem de ecomorfologia. (A) *Stahlraja sertanensis* (BRITO; LEAL; GALLO, 2013), Formação Romualdo, URCA 01, holótipo. (B) *Iansan beurleni* (SANTOS, 1968), Formação Romualdo, IG – USP GP/2E 2274. (C) *Tribodus limae* (BRITO;

	FERREIRA, 1989), Formação Romualdo, MPSC P 1013. (D) Axelrodichthys araripensis (MAISEY, 1986), Formação Romualdo, IG – USP VPAA01. (E) Mawsonia gigas (WOODWARD in MAWSON; WOODWARD, 1907), Formação Romualdo, MN 7220-V	43
Quadro 2	– Medidas morfométricas utilizadas para obtenção dos índices ecomorfológicos das espécies de peixes da Bacia do Araripe	44
Figura 8	– Medidas morfométricas e suas respectivas localizações: 1 – CT; 2 – CP; 3 – CC; 4 – AC; 5 – AMC; 6 – DOO; 7 – AMeC; 8 – CPe; 9 – CNPT; 10 – LNPT; 11 – ANC 12 – CNC	45
Quadro 3	– Descrição dos índices ecomorfológicos e suas respectivas explicações ecológicas	46
Figura 9	– Perfil de diversidade (números de Hill) para assembleia com uniformidades diferentes. Riqueza interpolada para a amostra da Formação Ipubi (n= 254; em azul claro). Comparando as ordens do número de Hill (q=0, Riqueza; q=1, Diversidade de Shannon; q=2, Diversidade de Simpson) da ictiofauna fóssil da Bacia do Araripe	53
Figura 10	– Dendrograma gerado a partir do índice de similaridade de Jaccard entre a ictiofauna das Formações Crato, Ipubi e Romualdo	54
Figura 11	– Relações morfométricas para as espécies de Actinopteryigii encontradas na Bacia do Araripe com morfologia coletada	59
Figura 12	– Dendrograma da análise de agrupamentos para atributos ecomorfológicos de doze espécies de peixes da Bacia do Araripe	61
Figura 13	– Diagrama de ordenação dos peixes da Bacia do Araripe, a partir dos dois primeiros componentes principais para os atributos ecomorfológicos de doze espécies estudada	62
Figura 14	– Morfotipos dos peixes da Bacia do Araripe, a partir dos dois primeiros componentes principais para os atributos ecomorfológicos de doze espécies estudada	63

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Quantidade de espécimes de cada táxon, contidos nas coleções analisadas 39
- Tabela 2 – Lista de espécies de peixes fósseis coletadas na Bacia do Araripe, NE – Brasil; contidas em 11 coleções paleontológicas. Legenda: n= número de espécimes coletadas; FR (%) = Frequência relativa 50
- Tabela 3 – Número de espécies de Actinopterygii encontradas na Bacia do Araripe com morfometria coletada 55
- Tabela 4 – Mínimo, máximo e média do comprimento total (CT) e padrão (CP) das espécies de Actinopterygii encontradas na Bacia do Araripe com morfologia coletada 56
- Tabela 5 – Relações e parâmetros da regressão para as espécies de Actinopterygii encontradas na Bacia do Araripe com morfologia coletada. Legenda: CT (Comprimento Total); CP (Comprimento Padrão); CC (Comprimento da Cabeça); AC (Altura da Cabeça); AMC (Altura máxima do corpo); a (intercepto da curva de regressão); b (inclinação de regressão) 57
- Tabela 6 – Análise dos componentes principais para os dois primeiros eixos gerados, PC1 e PC2, onde os valores em negrito são aqueles que mais contribuíram para a variação 60

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AC	Altura da Cabeça
AMC	Altura Máxima do Corpo
AMeC	Altura Média do Corpo
ACP	Análise de Componentes Principais
AMNH	American Museum Of Natural History
ANC	Altura da Nadadeira Caudal
ARC	Altura Relativa da Cabeça
ARNC	Área Relativa da Nadadeira Caudal
ARNP	Área Relativa da Nadadeira Peitoral
ARO	Área do Olho
CC	Comprimento da Cabeça
CNC	Comprimento da Nadadeira Caudal
CNPT	Comprimento da Nadadeira Peitoral
CP	Comprimento Padrão
CPe	Comprimento do Pedúnculo
CRC	Comprimento Relativo da Cabeça
CRPe	Comprimento Relativo do Pedúnculo
DGM	Diretoria de Geologia e Recursos Minerais
DOO	Diâmetro da Órbita Ocular
ID	Índice de Depressão
IG – USP	Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo
LNPT	Largura da Nadadeira Peitoral
MCTer–CPRM–RJ	Museu de Ciências da Terra da Companhia Pesquisa de Recursos Minerais do Rio De Janeiro
MN–UFRJ	Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro
MPSC	Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
RANC	Razão Aspecto da Nadadeira Caudal
RANP	Relação de Aspecto da Nadadeira Peitoral
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UFRPE	Universidade Federal Rural de Pernambuco

UFRJ–IGeo	Universidade Federal do Rio de Janeiro (Instituto de Geociências / Departamento de Geologia)
UPGMA	<i>Unweighted Pair Group Method With Arithmetic Mean</i>
URCA	Universidade Regional do Cariri

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>16</b>
1.1	Apresentação	16
1.2	Contexto geológico da Bacia do Araripe (Revisão Bibliográfica)	17
1.3	Estrutura e diversidade da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe	29
1.4	Ecomorfologia de peixes do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil	34
<b>2</b>	<b>HIPÓTESES E OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS</b>	<b>37</b>
<b>3</b>	<b>MATERIAL E METÓDOS</b>	<b>38</b>
3.1	Metodologia: Contexto geológico da Bacia do Araripe (Revisão Bibliográfica)	38
3.2	Metodologia: Estrutura e diversidade da ictiofauna fóssil do Grupo Santana da Bacia do Araripe	38
<b>3.2.1</b>	<b>Origem dos dados</b>	<b>38</b>
<b>3.2.2</b>	<b>Identificação dos exemplares</b>	<b>40</b>
<b>3.2.3</b>	<b>Procedimento amostral</b>	<b>41</b>
<b>3.2.4</b>	<b>Medidas da biodiversidade</b>	<b>41</b>
<b>3.2.5</b>	<b>Análise de dados</b>	<b>41</b>
3.3	Metodologia: Ecomorfologia de peixes do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil	42
<b>3.3.1</b>	<b>Amostragem</b>	<b>42</b>
<b>3.3.2</b>	<b>Análise de dados</b>	<b>44</b>
<b>4</b>	<b>RESULTADOS</b>	<b>50</b>
4.1	Análises: Estrutura e diversidade da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe	50
4.2	Análises: Ecomorfologia de peixes do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil	55
<b>5</b>	<b>CONSIDERAÇÕES E DISCUSSÕES GERAIS</b>	<b>64</b>
5.1	Análises: Estrutura e diversidade da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe	64

5.2	Análises: Análises: Estrutura e diversidade da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe	68
<b>6</b>	<b>CONCLUSÕES</b>	<b>73</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>74</b>

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 Apresentação

A principal proposta dessa tese foi agrupar dados que possibilitem o esclarecimento de alguns aspectos ecológicos da paleoictiofauna da Bacia do Araripe. As informações geológicas pré-existentes servem de base para a interpretação dos dados encontrados, trabalhados e apresentados aqui; e essas

informações foram filtradas e canalizadas para uma abordagem paleoecológica do Grupo Santana.

Foram coletados dados de peixes provenientes do Grupo Santana, oriundos de três formações (Crato, Ipubi e Romualdo). Cada formação geológica possui suas peculiaridades ambientais e variações quanto à estrutura, mostrando o surgimento e extinção de algumas espécies de peixes durante o Aptiano-Albiano dentro da bacia. Baseado nessas observações, os objetivos do tema “ESTRUTURA E DIVERSIDADE DA ICTIOFAUNA DO GRUPO SANTANA DA BACIA DO ARARIPE”, foram compreender as mudanças de composição, abundância e diversidade das espécies de peixes do Grupo Santana da Bacia do Araripe, comparando as formações Crato, Ipubi e Romualdo isoladamente e entre si, aplicando índices de diversidade ecológica adequados à amostragem.

Algumas amostras foram selecionadas e utilizadas para gerar dados ecomorfológicos dos peixes fósseis do Grupo Santana, o tópico “ECOMORFOLOGIA DE PEIXES DO GRUPO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL” permitiu recriar e conhecer parte do modo de vida e das interações entre esses organismos com o ambiente quando em vida. Foram considerados, principalmente, aspectos da morfologia da boca, bem como formato da mandíbula e morfologia dentária, todos correlacionados com a função de alimentação em peixes modernos, também, foram considerados a forma do corpo, forma e posição das nadadeiras, que têm sido correlacionadas com o modo de natação e desempenho, a fim de permitir o conhecimento ecológico trófico dessa ictiofauna.

Estes estudos resultaram na elaboração desta tese, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutora em Geociências, área Geologia Sedimentar e Ambiental, realizada no âmbito do Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco.

## 1.2 Contexto geológico da Bacia do Araripe (Revisão Bibliográfica)

Localizada entre as coordenadas 7 ° 02' -7 ° 49 'S e 38 ° 30'-40 ° 55 'W, na região nordeste do Brasil, a Bacia do Araripe engloba parte dos estados de Pernambuco, Ceará e Piauí, sendo a mais extensa das bacias interiores do Nordeste do Brasil. Sua área de ocorrência não se limita à Chapada do Araripe, estendendo-se também pelo Vale do Cariri, num total de aproximadamente 9.000 km<sup>2</sup> (ASSINE, 1992; 2007) (Figura 1).

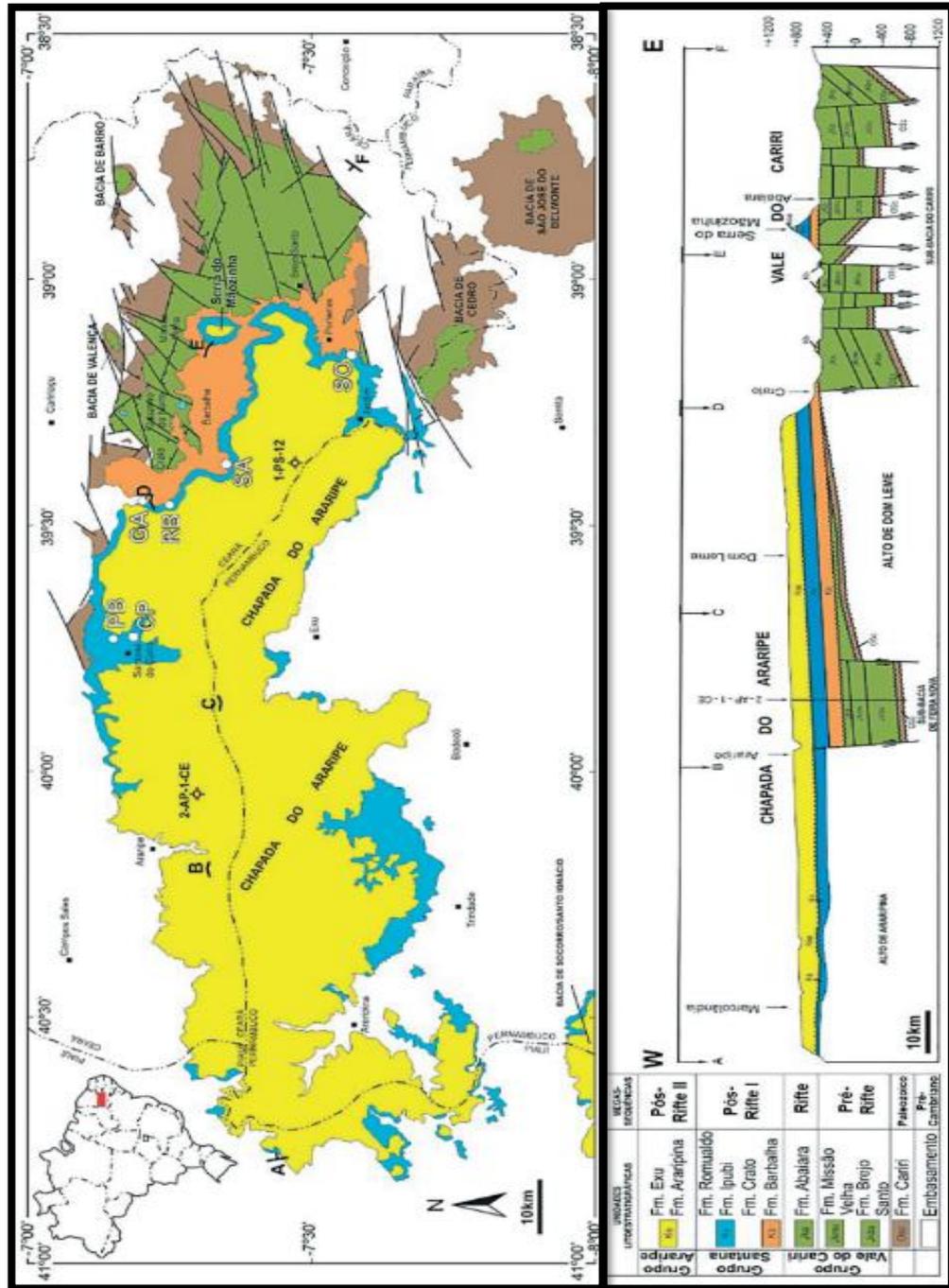
A Bacia do Araripe, de evolução poligenética (ASSINE, 1990; BRITO NEVES 1990; PONTE; APPI, 1990), tem sua origem e evolução relacionadas com os eventos tectônicos que resultaram na ruptura e fragmentação do Supercontinente Gondwana e na abertura do Oceano Atlântico Sul (MATOS, 1999). Os estágios iniciais de deformação associados à abertura do Atlântico Sul começaram durante os períodos Triássico-Jurássico (225-160 Ma), consideravelmente mais cedo do que o principal evento de rifteamento do Cretáceo (160-115 Ma) (CONCEIÇÃO et al., 1988).

Matos (1992) descreveu três fases de rifte, durante a segunda fase, as deformações extensionais saltaram do extremo leste das bacias do Recôncavo-Tucano-Jatobá e Gabon-Sergipe-Alagoas para oeste, formando uma série de tendências nas bacias intracratônicas do Nordeste, dentre elas a Bacia do Araripe. Outros autores consideram cinco estágios principais (Fase Sinéclise, Pré-rifte, Rifte, Pós-rifte I e II), seguindo a nomenclatura de Assine (2007), evolutivos tectônico-sedimentares entre o Jurássico Médio e o médio Cretáceo para esta bacia (ASSINE, 1994; PONTE; PONTE FILHO, 1996; MABESOONE, 1998).

Os conhecimentos estratigráficos modernos da Bacia do Araripe foram apresentados nos anos 1980, tendo início com os levantamentos gravimétricos e magnetométricos de Rand e Manso (1984), apresentando modelos bidimensionais realizados em poucos cortes regionais nas bacias do Araripe e Rio do Peixe. Esses autores calcularam profundidades superiores a 2.000 m na porção leste e 2.400 m na porção oeste da bacia. Além dos trabalhos com gravimetria (RAND; MANSO, 1984; RAND, 1984; CASTRO; BRANCO, 1999), os trabalhos de mapeamento geológico (GHIGNONE et al., 1986) propiciaram grande avanço no conhecimento da

estratigrafia da bacia, que foi consolidado nos trabalhos de Ponte e Appi (1990), Assine (1990; 1992), Ponte e Ponte Filho (1996).

Figura 1 – Mapa Geológico da Bacia do Araripe.



Fonte: Assine et al., 2014 (modificado de Assine, 2007).

Aqui serão adotadas as concepções estratigráficas apresentadas por Assine (2007), com as atualizações propostas em Assine et al. (2014), que tem como base as proposições feitas nos trabalhos de Ponte e Appi (1990) e Assine (1992). A coluna estratigráfica é constituída de megassequências originadas de diferentes ações tectônicas. Suas unidades dividem-se em Sequência Paleozoica, Pré-rifte, Rifte, Pós-rifte I e Pós-Rifte II (ASSINE, 2007).

A sequência neoaptiana-eoalbiana registra o advento do estágio pós-rifte na Bacia do Araripe, resultado de subsidência flexural térmica. A sequência distingue-se estrutural e estratigraficamente das duas sequências sotopostas, sobre as quais se assenta. Trata-se da discordância pré-Alagoas, uma descontinuidade regional reconhecida em todas as bacias da margem leste brasileira. O contato basal do Andar Alagoas é uma discordância angular na porção leste da bacia, evidente em seções de sísmica. Na porção ocidental da bacia, os estratos do Andar Alagoas repousam em discordância litológica diretamente sobre o embasamento pré-cambriano (ASSINE, 2007; ASSINE et al., 2014).

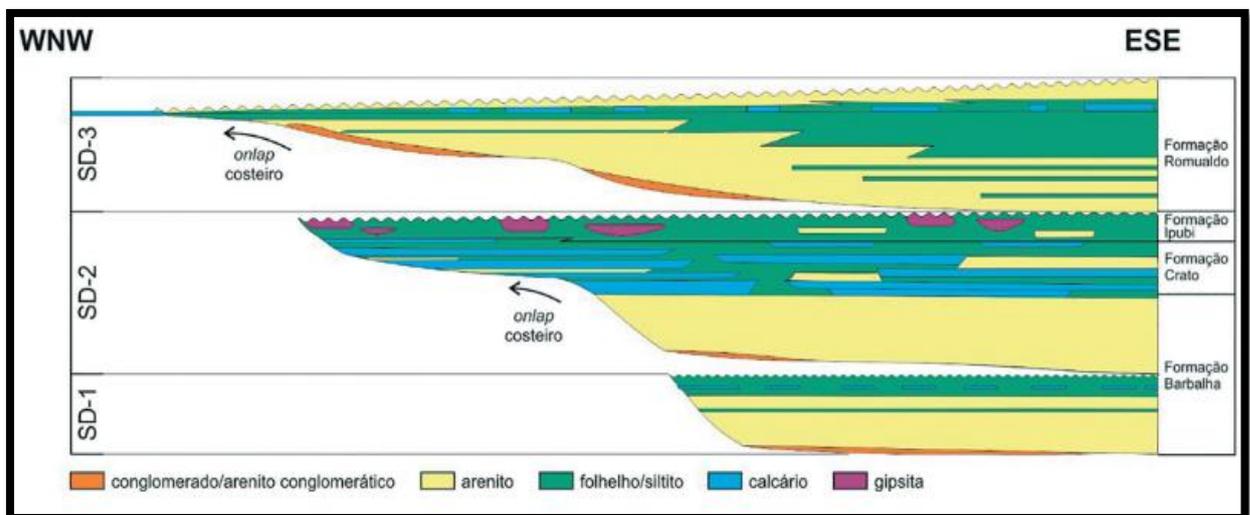
A discordância presente no topo do Andar Alagoas constitui o contato entre os grupos Santana e Araripe. Duas desconformidades importantes foram identificadas na bacia dentro da sucessão estratigráfica do Andar Alagoas (no topo da Camada Batateira e no topo da Formação Ipubi). Estas desconformidades permitiram subdividir o Andar Alagoas em três sequências deposicionais. Aqui o foco do estudo será o Grupo Santana, sendo levado em consideração parte da sequência deposicional 2 (SD-2), referente às Formações Crato e Ipubi, e parte da sequência deposicional 3 (SD-3), referente à Formação Romualdo (Figura 2) (ASSINE, 1992; 2007; ASSINE et al., 2014).

Geocronologicamente o Grupo Santana é posicionado no Aptiano Superior (ARAI; ASSINE, 2020; MELO et al., 2020). Há, entretanto, divergências quanto à cronoestratigrafia. Com base em palinomorfos, Regali (1989) considera os evaporitos de idade aptiana superior, enquanto Lima (1978a) atribui idade albiana inferior para todo o Grupo. Anteriormente o Grupo Santana era conhecido como Formação Santana e suas subdivisões eram chamadas de Membros (Membro Crato, Ipubi e Romualdo), esse critério de divisão foi adotado por Beurlen (1962; 1971), porém essa divisão não é inteiramente factível, fato já destacado por Lima (1979),

pois foi baseada em critérios ambientais (bioestratigráficos ou paleoecológicos), e não em bases litoestratigráficas (ASSINE, 1992).

A segunda parte da Sequência deposicional 2 (SD-2) de granodecrescência ascendente termina com os calcários micríticos laminados da Formação Crato do Grupo Santana (Figura 3, A), que formam bancos descontínuos com espessuras que ultrapassam 20 metros, interdigitados lateralmente com folhelhos verdes (ASSINE et al., 2014). A base da primeira camada de calcário é definida como contato entre as Formações Barbalha e Crato (ASSINE et al., 2014). A existência de pseudomorfos de halita nos calcários laminados evidencia que a bacia experimentou condições de crescente aridez (MARTILL et al., 2007; HEIMHOFER et al., 2010). A deposição de calcários laminados consolida a implantação de sistemas lacustres na bacia, indicando condições de baixa energia no ambiente deposicional, com influxo terrígeno e turvação das águas paulatinamente decrescentes, sendo comum nos carbonatos a presença de filamentos algálicos (Figura 3, C) (ASSINE, 1992; CATTO et al., 2016).

Figura 2 – Estrutura estratigráfica do Andar Alagoas na Bacia do Araripe representado por três sequências deposicionais limitadas por desconformidades, com *onlap* costeiro de ENE para NNW (SD-1 = sequência deposicional 1; SD-2 = sequência deposicional 2; SD-3 = sequência deposicional 3).



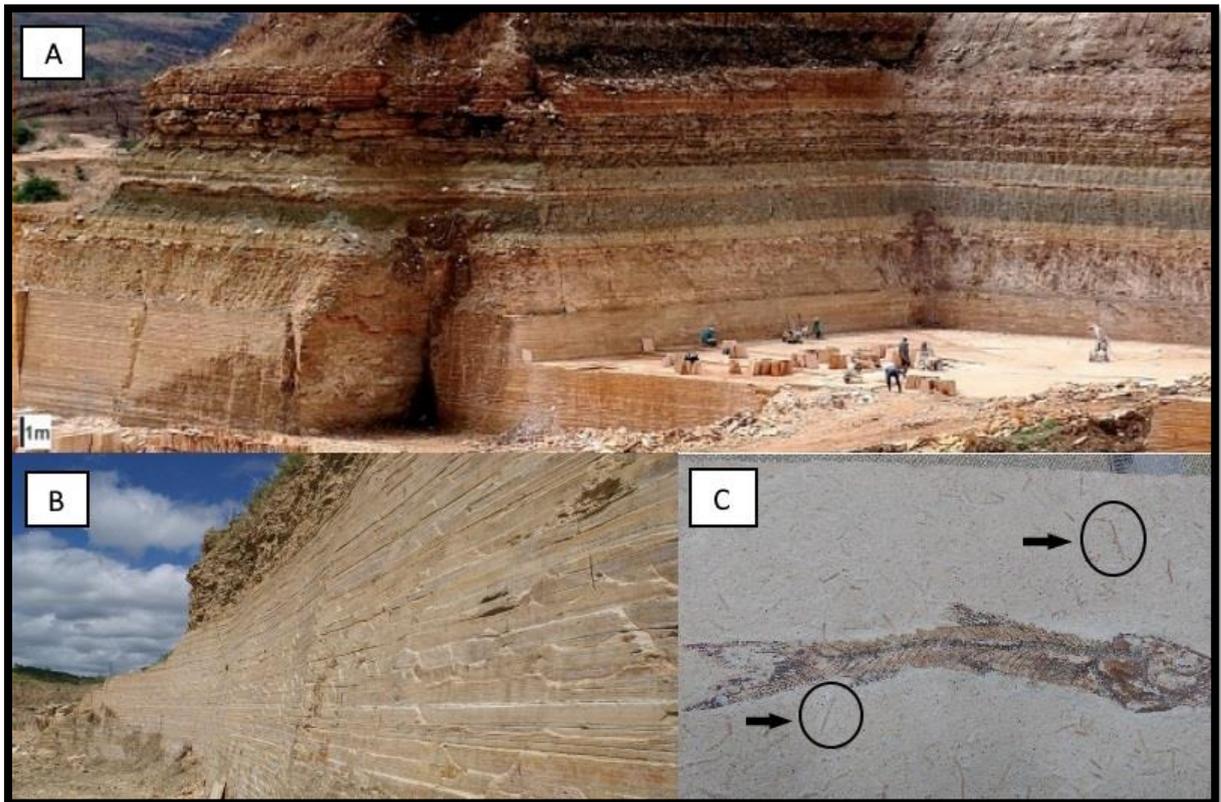
Fonte: Assine et al., (2014)

A Formação Crato é constituída principalmente por seis unidades carbonáticas, incluindo litofácies de ritmito argila-carbonato e de calcário laminado (Figura 3, B). Em ambas as litofácies foram observadas estruturas de microfalhas,

porém apenas no calcário laminado foram encontradas microdeformações. Os calcários são predominantemente constituídos de calcita de baixo teor de magnésio, contendo as seguintes submicrofácies: lâminas onduladas e estruturas de microdeformações, peloides, lâminas onduladas do tipo *microslumps* e *microripples* e lâminas plano paralelas ricas em ostracodes. Essas unidades representam uma sedimentação carbonática lacustres interna, e estão separadas entre si, tanto lateralmente como verticalmente, por arenitos e siltitos deltaico lacustre da camada Rio da Batateira, e por siltitos e folhelhos lacustres, formando um complexo com espessura de cerca de 50 a 70 m (NEUMANN; CABRERA, 1999).

De acordo com dados paleogeográficos e paleobotânicos, o sistema lacustre da Formação Crato evoluiu sob um paleoclima tropical-subtropical e de regime quente, provavelmente caracterizado por precipitação sazonal e ciclos alternados de úmidos a secos. O surgimento do nível de água lacustre durante episódios climáticos úmidos resultou no aumento da coluna de água que, como consequência das condições climáticas, foi propenso ao desenvolvimento de uma estratigrafia térmica permanente, na qual em determinadas profundidades não ocorria mistura da água (lagos meromíticos). Além disso, havia queda do nível de água lacustre e a subsequente retração do tamanho do lago durante os episódios de aridez, levando à geração de lagos mais rasos, com corpos d'água salgados (NEUMANN et al., 2003).

Figura 3 – Seção carbonático-siliciclástica da parte superior da sequência SD-2, litoestratigraficamente pertencente à Formação Crato. (A) Vista geral de frente de lavra em Nova Olinda – CE, exibindo calcários laminados na parte inferior e sucessão de arenitos com folhelhos interestratificados na parte superior; (B) Seção da Formação Crato em Santana do Cariri, onde está localizado o geossítio Pedra Cariri; Peixe comum da Formação Crato (*Dastilbe crandalli*), com presença de filamentos algálicos (Setas e círculos).



Fonte: (A) Assine et al., (2014); (B) Assessoria de Comunicação GEOPARK (2020); (C) Coutinho, I.M. (2021).

Este lago era muito extensivo e superava os limites registrados no contexto geológico (VALENÇA et al., 2003). Alguns calcários laminados, litológica e paleontologicamente semelhantes aos da Formação Crato, capeiam a Serra de Tonã, situada na porção norte da Bacia do Tucano (ROLIM, 1984), revelando que os sistemas lacustres, que deram origem à Formação Crato, ocupavam significativa uma área a sul do Lineamento de Pernambuco (ASSINE, 2007). A Formação Crato possui um rico conteúdo fóssilífero (MABESOONE; TINOCO, 1973), estando presentes, entre outros, insetos (PINTO; PURPER, 1986; BRITO, 1987; MARTINS-

NETO, 1987; 1988a; 1988b; MARTINS-NETO; VULCANO, 1988; 1989a; 1989b), ostracodes (SILVA, 1978; CARMO et al., 2004), peixes (BRITO et al., 1998; BRITO; MARTILL, 1999; DIETZE, 2007), testudines (OLIVEIRA; KELLNER, 2005; 2007; BATISTA; CARVALHO, 2007), anuros (BÁEZ et al., 2009; KELLNER; CAMPOS, 1986), penas (KELLNER et al., 1994; SAYÃO et al., 2011; PRADO et al., 2016), pterossauros (FREY; MARTILL, 1994; SAYÃO, 2007; KELLNER; CAMPOS, 1988), lagartos (BONFIM JÚNIOR; MARQUES, 1997; SIMÕES, 2012), dinossauros avianos (NAISH et al., 2007; CARVALHO et al., 2015 a, b).

A variação litológica e a diversidade fossilífera sugerem que existiram modificações ambientais locais que devem ter condicionado a biota que também vivia no entorno do corpo aquoso onde os sedimentos da Formação Crato se depositaram (MARTILL et al., 2007). A sucessão vertical, desde os conglomerados e arenitos da Formação Barbalha até a seção carbonático-siliciclástica da Formação Crato, é decodificada como associação de fácies de trato de sistemas transgressivos (ASSINE et al., 2014).

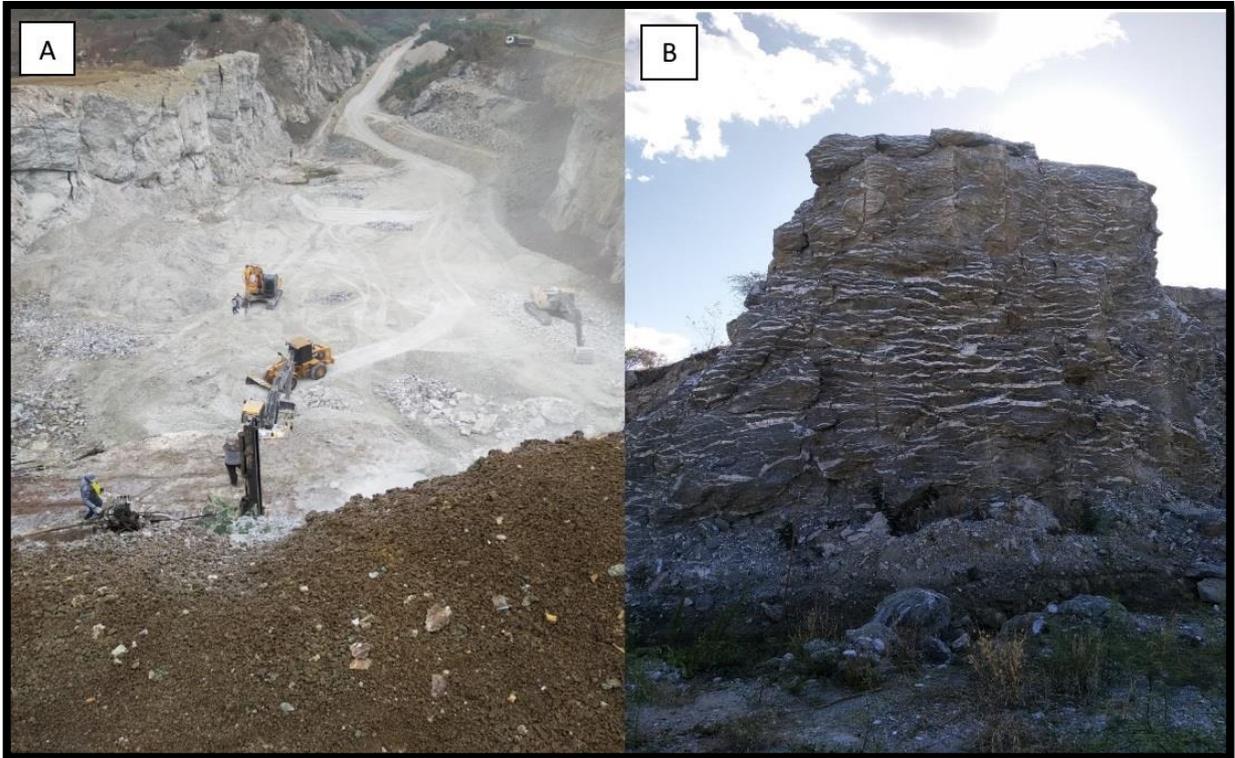
Logo acima da Formação Crato estão depositados os folhelhos e evaporitos da Formação Ipubi (Figura 4A), esses evaporitos e as fácies associadas compõem uma seção sedimentar de até 30m de espessura (ASSINE et al., 2014), onde esses evaporitos evidenciam prolongados períodos de salinidade elevada na bacia do Araripe (MENOR; AMARAL, 1991; MARTILL et al., 2007). Em várias partes da bacia, nem sempre os evaporitos estão presentes. Na porção oeste da bacia, a unidade apresenta-se bem desenvolvida, especialmente nos municípios pernambucanos de Ipubi, Trindade e Araripina.

Os corpos descontínuos de gipsita, que compõem parte das outras fácies associadas desta formação, têm espessura variável de 5-15m e são agregadas a folhelhos verdes e/ou pretos pirobotuminosos. Essas camadas de gipsita podem apresentar laminação (Figura 4B), em algumas ocasiões com dobras internas e feições dômicas (ASSINE et al., 2014). A segunda geração de gipsita é representada pelas variedades alabastro, selenita (rosa) e nodular (ASSINE, 2007). A última por variedades fibrosas, originadas da recristalização a partir de soluções ricas em sulfato de cálcio mobilizadas nos processos diagenéticos, podendo ocorrer também anidrita laminada e nodular (SILVA, 1983; 1988).

Os folhelhos pretos, ricos em matéria orgânica, possuem uma gama de fósseis como: conchostráceos, ostracodes, peixes e troncos de madeira carbonificada (ASSINE et al., 2014), além de, apesar de raros, restos de tartarugas e de dinossauros (OLIVEIRA et al., 2011; SILVA et al., 2013; SAYÃO et al., 2020). Lima (1978 a, b) afirma que o conteúdo de microfósseis inclui dinoflagelados, supostamente marinhos, trazendo uma interpretação da inserção de água oceânica nesse momento, porém, para outros autores, é mais aceito que o modelo paleogeográfico seja semelhante aos *sabkhas* atuais, sem interferência marinha (MENOR et al., 1993; ASSINE, 2007), sendo um ambiente subaquoso costeiro, com alguns quilômetros quadrados de extensão, mas sem conexão com o mar, assemelhando-se as modernas salinas existentes no sul da Austrália (WARREN; KENDALL, 1985). Na parte superior da SD-2, a seção evaporítica registra um aumento das condições de aridez. Mesmo considerando dados geoquímicos, que indicam ambientes não marinhos (SILVA, 1983), a associação de fácies sedimentares e a geometria dos corpos evaporíticos revelam a possibilidade de que os evaporitos foram gerados em planícies costeiras em ambiente de clima árido (ASSINE et al., 2014).

Nascimento Jr. et al. (2016) identificaram três fácies deposicionais na Formação Ipubi a partir das sucessões evaporito-lutito, relacionadas a eventos de aridez variável em um sistema lacustre durante o Eocretáceo. Estas flutuações climáticas ocorriam com frequência e ficaram registradas em forma de laminações impuras dentro dos intervalos de gipsita (Figura 4B). Apesar de variações no seu nível, o corpo d'água era perene, com ausência de estruturas ligadas à exposição subaérea na formação de evaporitos.

Figura 4 – Seção evaporítica da parte superior da sequência SD-2, litoestratigraficamente pertencente à Formação Ipubi, (A) Formação Ipubi na pedreira Serrolândia do município de Trindade, (B) gipsita da Pedreira Pedra Branca no município Nova Olinda.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021).

A terceira sequência deposicional (SD-3) corresponde fielmente à Formação Romualdo, que é caracterizada por uma gama de litologias (conglomerados estratificados, arenitos finos a grossos, calcários laminados, margas, folhelhos, calcários coquinoídes e coquinas). Ela é conhecida internacionalmente pelo grande conteúdo fóssilífero, especialmente de peixes encontrados em concreções (Figura 5A) (MAISEY, 1991a; KELLNER, 2002; FARA et al., 2005), nas quais, grande parte contém peixes em seu interior, num total de 32 espécies registradas até o momento. Petrograficamente, as concreções são constituídas por calcário micrítico argiloso, finamente laminado, concordante com o acamamento dos folhelhos verdes nos quais estão alojadas (Figura 5B), sendo marcante a presença de ostracodes articulados, constituindo comumente biomicritos cimentados por calcita espática (ASSINE, 1992).

Na porção inferior dessa formação, os arenitos costeiros tornam-se mais grossos em direção às regiões mais proximais da bacia, onde a descontinuidade é marcada por contato erosivo sobre a associação de fácies evaporítica da Formação Ipubi. Essa descontinuidade foi reconhecida por Silva (1986), que descreveu feições de exposição no topo das camadas de gipsita. Os evaporitos ocorrem em níveis delgados de conglomerados, verificados em minas das porções centro-norte (Nova Olinda e Santana do Cariri – CE) e oeste (Araripina – PE) da bacia (ASSINE, 1992; 2007). Nesta mesma porção da bacia os arenitos conglomeráticos e conglomerados com geometrias canalizadas e padrão de afinamento textural para o topo, presentes na base da Formação Romualdo, são fácies de origem aluvial (ASSINE et al., 2014).

A respeito dos conglomerados e arenito conglomerático, podem ocorrer folhelhos pretos, calcíferos, fossilíferos, com intercalações de calcários nodulares, caracterizando fácies heterolíticas. Fácies psamito-psefíticas existentes no embasamento da sequência são recobertas por arenitos intercalados por siltitos e lamitos verdes. Os arenitos se tornam progressivamente mais finos para o topo, com filmes e clastos de argila nos *foresets* e entre os *sets*, interpretados como barras de canais de maré, tornando-se mais delgados e desaparecendo, mas acima, predominando folhelhos verdes e cinza-escuros a preto, ricos em matéria orgânica e com espessura de até 5m, caracterizados pela presença de concreções carbonáticas fossilíferas, portadores de uma paleoictiofauna considerada marinha (SANTOS; VALENÇA, 1968; FARA et al., 2005). A leste, nas porções mais distais da bacia, a descontinuidade da base da sequência é marcada por brusca mudança de fácies, de calcários laminados da Formação Crato para arenitos da Formação Romualdo, frequentemente sem a presença da seção evaporítica da Formação Ipubi (ASSINE et al., 2014).

Possui uma assembleia de microfósseis bem diversificada de grãos de pólen, esporos e ostracodes, dinocistos (ARAI; COIMBRA, 1990; COIMBRA et al., 2002) e foraminíferos miliolídeos (DIAS-BRITO et al., 2015) que indicam ambientes deposicionais com irrefutável influência marinha. Quanto à paleoictiofauna, a excelente preservação dos peixes nas concreções indica que as águas eram calmas e que a mortalidade em massa ocorreu devido a mudanças drásticas da salinidade ou da temperatura nas águas superficiais (MARTILL, 1988; MARTILL et al., 2008). As camadas de calcários bioclásticos, presentes na porção superior da sucessão

pelítica, ocorrendo no entorno de toda a Chapada do Araripe, muitas vezes coquinas, têm espessuras centimétricas a decimétricas e são portadoras de acumulações de fósseis de invertebrados, tais como gastrópodes (turritelídeos), bivalves e equinoides. A presença de representantes exclusivamente marinhos, como os equinoides, confirma a ingressão marinha na bacia (BEURLEN, 1966. 1971; MANSO; HESSEL, 2007; 2012).

Figura 5 – Terceira sequência deposicional (SD-3), corresponde à Formação Romualdo, (A) Formação Romualdo, região de Sobradinho, setas apontando concreções; (B) Formação Romualdo pedreira Serrolândia do município de Trindade, setas apontando folhelho contendo concreções.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021).

A Formação Romualdo apresenta uma associação de fácies geradas por correntes derivadas de tempestades, durante eventos de alta energia (tempestitos), originados a profundidades de água variáveis, que produziram diferentes tipos de concentrações de conchas de invertebrados, dependendo da topografia de plataforma e da paleogeografia costeira (SALES, 2005; PRADO et al., 2016). Esses depósitos foram também alternativamente interpretados como *lags* residuais sobre superfície de ravinamento e considerados um marco estratigráfico (ASSINE, 2007).

Assine et al. (2014) descreveram, em Sobradinho, uma seção colunar com quatro camadas, com espessuras de 30-50 cm, posicionadas sobre a seção de

folhelhos e cerca de 30-40m acima do nível com concreções fossilíferas. O empilhamento da sequência é retrogradacional, desde os arenitos basais até os folhelhos marinhos do topo. A arquitetura estratigráfica da sequência mostra para *onlap* costeiro de sudeste para noroeste, com deposição de fácies marinhas diretamente sobre o embasamento nas porções oeste e noroeste da bacia. Nas camadas de calcário bioclástico tem início a associação de fácies de trato de nível alto, que são constituídas por arenitos finos com intercalação de siltitos e folhelhos portadores de fósseis de água doce (conchostráceos e moluscos) (BEURLEN, 1971).

As fácies produzidas pela migração de barras de marés são interpretadas através de arenitos que apresentam concentração de clastos de argila na base das camadas e lâminas de argila nos *foresets*. Esta seção progradacional pode estar ausente na parte superior da Formação Romualdo devido à erosão durante a geração da discordância no topo da SD-3. O reconhecimento de uma superfície de máxima inundação marinha no final da megassequência (Formação Romualdo) permitiu a caracterização de um ciclo transgressivo-regressivo (ASSINE et al., 2014).

Segundo Assine (1992) a máxima transgressão marinha é registrada com a deposição de folhelho diretamente no embasamento da porção oeste da bacia. Esse folhelho contém concreções carbonáticas fossilíferas, marcando eventos de mortandade em massa. A partir desse ponto, seguindo em direção ao topo da formação, voltam a predominar condições continentais, dedutíveis pelo padrão de engrossamento textural ascendente e pela presença de fósseis não marinhos. Esta evolução paleoambiental corresponde a relatada anteriormente por outros autores (BEURLEN, 1971; LIMA, 1978 a, b). Originalmente a sequência estratigráfica tinha dimensões maiores que sua atual área de ocorrência, ocorrendo em outras localidades (Bacia de Socorro na fronteira dos estados de Pernambuco e do Piauí e a morro testemunho da Serra Negra na Bacia de Jatobá), onde se encontra quase que completamente preservada, inclusive em cotas altimétricas, similares às da Chapada do Araripe (BRAUN, 1966; MABESOONE; TINOCO, 1973).

O diagnóstico das paleocorrentes tem sido de uma importância vital para a reconstituição da evolução tectosedimentar da Bacia do Araripe, já que a mesma possui lacunas em seu registro sedimentar (ASSINE, 1994). Maior parte do preenchimento sedimentar da bacia é caracterizado por sistemas deposicionais

continentais, onde o declive topográfico controla o sentido de fluxo das águas na superfície, de maneira que as medidas das paleocorrentes esclarecem o sentido do mergulho deposicional, sendo possível reconhecer mudanças de áreas-fonte, interpretar movimentações tectônicas, esboçar cenários paleogeográficos, usando dados disponíveis na literatura sobre as bacias contíguas (ASSINE, 2007).

Um assunto bastante controverso quanto a reconstruções paleogeográficas, e extensamente discutido no meio acadêmico, é o caminho da ingressão marinha na Bacia do Araripe. Sendo propostas três direções distintas: a primeira, de sudeste, a partir das bacias de Sergipe-Alagoas e do Recôncavo-Tucano (BEURLEN, 1971; MABESOONE; TINOCO, 1973; ASSINE, 1990; 1994); a segunda de nordeste, a partir da Bacia Potiguar (BEURLEN, 1962; LIMA, 1978 b; PETRI, 1987; MACHADO et al., 1989); e a terceira de norte, através das bacias de São Luís e Parnaíba (BEURLEN, 1963; 1966; BRAUN, 1966; ARAI et al., 1994; ARAI, 2014; PRADO et al., 2015).

As três sequências estratigráficas (Crato, Ipubi e Romualdo) possuem um arranjo que revelaram *onlap* costeiro de sudeste para noroeste, indicando mergulho deposicional da bacia para sudeste e áreas-fonte a noroeste. Esta reconstituição paleogeográfica é apoiada pelos dados de paleocorrentes fluviais das sequências inferiores, que indicam paleofluxo para sudeste (ASSINE et al., 2016). Com base nisso e na alegação de que as ingressões marinhas ocorrem no sentido oposto ao da drenagem continental, sendo possível concluir que a ingressão marinha neoptiana na Bacia do Araripe foi de sudeste para noroeste (ASSINE, 1994; CUSTÓDIO et al., 2017).

### 1.3 Estrutura e diversidade da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe

A ictiofauna da Bacia do Araripe tem sido bastante explorada por meio de diversas pesquisas, algumas poucas com enfoque paleoecológico (MAISEY, 1994; MAISEY, 2000; FARA et al., 2005; PARMÉRA et al., 2017;) e a maior parte basicamente sobre prospecção, identificação e diversidade dos fósseis dentro da conjuntura da paleontologia clássica (MAISEY, 1991a; MARTILL, 1993; BRITO; YABUMOTO, 2011; DUQUE; BARRETO, 2018). Os depósitos *Lagerstätten* como os presentes na Bacia do Araripe (MARTILL, 1988), são de extrema importância para os estudos paleobiológicos, pois trazem uma imagem mais completa dessas

comunidades antigas (KIDWELL; FLESSA, 1996). Tais estudos têm fornecido importantes contribuições à compreensão da evolução, extinção e diversidade biológica da região (LIMA et al., 2007).

Estudos com enfoque na organização das comunidades de peixes fósseis, associada a diversidade e riqueza, ainda são escassos para a Bacia do Araripe (FARA et al., 2005; BARROS et al., 2016; PARMÉRA et al., 2017). Apesar disso, as condições de excelente preservação e abundância da paleoictiofauna desta bacia permitem a realização de uma investigação, focando os aspectos ecológicos dessa comunidade, gerando uma visão diferenciada da paleontologia clássica (MAISEY, 1994). Com isso, esse tipo de avaliação se torna possível aplicando as análises ecológicas utilizadas nas comunidades de peixes atuais para as extintas (KOCIS et al., 2019).

As estimativas de diversidade e riqueza são importantes para a ecologia das espécies atuais no que diz respeito à conservação, manejo e defesa de áreas com necessidade de proteção (MARGULES; PRESSEY, 2000). Porém, para a paleontologia essas informações também são cruciais, pois além de agregar a essa ciência o conhecimento da ecologia das espécies extintas, e fornecer dados que permitam interpretar o panorama onde elas estavam inclusas (JABLONSKI; SEPKOSKI JR, 1996), podem auxiliar os ecólogos a compreender as pressões ecológicas naturais presentes hoje. Com tal disponibilidade, algumas características comportamentais, evolucionárias e ambientais do passado, permitem ser transportadas e aplicadas no entendimento da dinâmica de espécies viventes (VARI; MALABARBA, 1998).

Conhecer a estrutura de uma assembleia de peixes refere-se basicamente ao estudo do número de indivíduos, espécies e famílias, e suas interações predador-presa e outras relações tróficas (MATTHEWS, 1998). É certo que as relações intra e interespecíficas entre o grupo “peixes”, por si só, são bastante complexas, e que as interações vão mais além (com o meio abiótico e com outros grupos de seres vivos) (BEGON et al., 2007; ZENI; CASATTI, 2014; NIMET et al., 2015). O estudo da ecologia do ecossistema não tem só como foco as interações biológicas, mas, os efeitos de fatores físicos e climáticos sobre elementos do ecossistema. As mudanças na configuração ambiental também pode ser um fator de importância, que resultam em alterações na estrutura da comunidade, fatores abióticos como alterações de

salinidade, reduções no oxigênio dissolvido, aumento da temperatura que funcionam como distúrbios causando alterações na estrutura das comunidades aquáticas (HIGGINS; WILDE, 2005; HELFMAN et al., 2009; MERCADO-SILVA et al., 2012; HERRERA-PÉREZ et al., 2019).

A geologia descreve diferentes paleoambientes contidos na bacia do Araripe através da estratigrafia e outros aspectos físicos contidos nas formações (paleocorrentes, granulometria, sedimentologia, estratigrafia) (ASSINE, 2007; ASSINE et al., 2014; NEUMANN; CABRERA, 1999; VALENÇA et al., 2003; FABIN et al., 2018). A junção dessas duas importantes vertentes (paleontológicas e geológicas) pode ser de grande importância para a reconstituição do cenário paleoecológico existente em tempos pretéritos, que levaram a formação da Bacia do Araripe (MABESOONE; TINOCO, 1973; FARA et al., 2005; BARROS et al., 2016)

A paleoictiofauna mais estudada, e a principal, da bacia está distribuída entre três formações do Grupo Santana (Crato, Ipubi e Romualdo), cada uma com suas características ambientais peculiares (ASSINE et al., 2014; CATTO et al., 2016; NASCIMENTO et al., 2016; CUSTÓDIO et al., 2017). Possivelmente, devido a essas características paleoambientais das formações, essa fauna vai sendo modificada ao longo do tempo, porém algumas espécies perduraram da Formação Crato à Formação Romualdo, estendendo a linha temporal de existência e suportando as modificações paleoambientais.

A estratigrafia revela mudanças de ambiente, clima e fauna ao longo do tempo para as três formações (SILVA, 1986; MARTILL, 1993; MAISEY, 2000), porém, algumas espécies de peixes perduraram, sobrevivendo a essas variações ambientais e cronológicas. Um dos principais objetivos da ecologia é entender os padrões de distribuições espaciais e da diversidade de espécies (HAWKINS et al., 2003; TISSEUIL et al., 2013; STEIN et al., 2014); e um fator crucial, para a paleoecologia, é o tempo; trazendo um desafio para o estudo de uma comunidade fóssil com evidente gradiente de variação em sua composição, tanto em abundância como em riqueza de espécies (LUND et al., 2012).

Lund et al. (2012) analisaram peixes de 318 milhões de anos do Mississipiano na bacia Bear Gulch (Heath formation, Montana, USA), um *Lagerstätte* com alta diversidade e abundância, com 5.700 peixes coletados em 100 pontos distintos, e 149 espécies descritas dentre os grupos de Osteichthyes, Actinopterygii,

Coelacanthiformes, Chondrichthyes, Acanthodes e Agnatha. Além de analisar a composição ictiofaunística, foram avaliados quais as mudanças de ambientes e fatores ecológicos influenciaram no arranjo da fauna dessa bacia. Esse estudo traz à luz para a possibilidade de análise paleoecológica de uma comunidade de peixes contida no registro fossilífero, onde se tem um excelente grau de preservação dos espécimes.

As prospecções na Bacia do Araripe começaram no início do século XIX, e os primeiros exemplares descritos foram algumas espécies de peixes (*Aspidorhynchus comptoni*, *Lepidotus temnurus*, *Rhacolepis brama*, *Rhacolepis latus*, *Rhacolepis buccalis*, *Cladocyclus gardneri* e *Calamopleurus cylindricus*) (CARVALHO; SANTOS, 2005). Devido ao tempo de prospecções e as condições de preservação e abundância desses fósseis na bacia, diversas coleções científicas obtiveram uma boa quantidade desses exemplares, permitindo estudos diversos no campo da paleontologia com esse material. Com isso, o tópico proposto aqui tem como foco, fazer a junção da paleontologia clássica com a ecologia numérica, para avaliar o grau de diversidade, riqueza e dominância das espécies de peixes fósseis do Grupo Santana, avaliando as comunidades contidas nas formações Crato, Ipubi e Romualdo, entrelaçando e comparando esses dados. Tudo isso foi realizado através das informações e materiais pré-existentes em onze coleções paleontológicas e a junção dos conhecimentos geológicos adquiridos ao longo dos anos na bacia.

Quadro 1 – Presença (•) e ausência (-) de táxons nas formações do Grupo Santana (Crato, Ipubi e Romualdo). Segundo: Polkc, et al., 2015; Brito; Yabumoto, 2011.

Famílias	Táxons	Formações		
		Crato	Ipubi	Romualdo
Hybodontidae	<i>Tribodus limae</i> (BRITO; FERREIRA, 1989)	-	-	•
Incertae sedis	<i>Iansan beurleni</i> (SILVA SANTOS, 1968)	-	-	•
Incertae sedis	<i>Stahlraja sertanensis</i> (BRITO; LEAL; GALLO, 2013)	-	-	•
Obaichthyidae	<i>Obaichthys decoratus</i> (WENZ; BRITO, 1992)	-	-	•
Obaichthyidae	<i>Dentilepisosteus laevis</i> (WENZ; BRITO, 1992)	-	-	•
Semionotidae	<i>Araripelepidotes temnurus</i> (AGASSIZ, 1841)	•	-	•

Semionotidae	<i>Lepidotes wenzae</i> (BRITO; GALLO, 2003)	•	-	•
Pycnodontidae	<i>Neoproscinetes penalvai</i> (SILVA SANTOS, 1970)	-	-	•
Pycnodontidae	<i>Iemanjá palma</i> (WENZ, 1989)	-	-	•
Amiidae	<i>Calamopleurus cylindricus</i> (AGASSIZ, 1841)	•	-	•
Amiidae	<i>Cratoamia gondwanica</i> (BRITO; YABUMOTO; GRANDE, 2008)	•	-	-
Oshuniidae	<i>Oshunia brevis</i> (WENZ; KELLNER, 1986)	-	-	•
Ophiopsidae	<i>Placidichthys bidorsalis</i> (BRITO, 2000)	•	-	•
Aspidorhynchidae	<i>Vinctifer comptoni</i> (AGASSIZ, 1841)	-	-	•
Aspidorhynchidae	<i>Vinctifer araripinensis</i> (SILVA SANTOS, 1994)	-	-	•
Aspidorhynchidae	<i>Belonostomus longirostris</i> (AGASSIZ, 1834)	-	-	•
Cladocyclidae	<i>Cladocyclus gardneri</i> (AGASSIZ, 1841)	•	-	•
Araripichthyidae	<i>Araripichthys castilhoi</i> (SILVA SANTOS, 1985)	-	-	•
Albulidae	<i>Brannerion latum</i> (AGASSIZ, 1841)	-	-	•
Albulidae	<i>Brannerion vestitum</i> (JORDAN; BRANNER, 1908)	-	-	•
Incertae sedis	<i>Paraelops cearenses</i> (SILVA SANTOS, 1971)	-	-	•
Pachyrhizodontidae	<i>Rhacolepis buccalis</i> (AGASSIZ, 1841)	-	-	•
Notelopidae	<i>Notelops brama</i> (AGASSIZ, 1841)	-	-	•
Incertae sedis	<i>Santanichthys diasii</i> (SILVA SANTOS, 1958)	•	-	•
Incertae sedis	<i>Beurlenichthys ouricuriensis</i> (FIGUEIREDO; GALLO, 2004)	-	-	•
Incertae sedis	<i>Santanasalmo elegans</i> (GALLO; FIGUEIREDO; AZEVEDO, 2009)	-	-	•
Chanidae	<i>Tharrhias araripis</i> (JORDAN; BRANNER, 1908)	-	-	•
Chanidae	<i>Dastilbe crandalli</i> (JORDAN, 1910)	•	-	-
Incertae sedis	<i>Santanaclupea silvasantosi</i> (MAISEY, 1993)	-	-	•

Mawsoniidae	<i>Mawsonia gigas</i> (MAWSON; WOODWARD, 1907)	-	-	•
Mawsoniidae	<i>Axelrodichthys araripensis</i> (MAISEY, 1986)	•	-	•

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

#### 1.4 Ecomorfologia de peixes do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil

Dentre as grandes questões a serem discutidas na pesquisa de uma ciência histórica como a paleontologia, estão os dados disponíveis que podem ser extraídos dos fósseis devido à qualidade da preservação desses materiais. Análises morfológicas podem ajudar a preencher lacunas sobre diversos aspectos biológicos negligenciados em alguns contextos da paleontologia clássica.

A junção da morfologia e ecologia (Ecomorfologia) compreende como a forma do corpo de um organismo afeta sua competência de interagir com o meio ambiente (WAINWRIGHT, 1991). Normalmente a orientação da boca e a posição dos olhos são associadas às preferências alimentares dos peixes (GATZ Jr., 1979a; TURINGAN, 1994), pois são as características de projeto básico da cabeça que estão envolvidos no processo de captura de presas, fornecendo a base para interpretar o papel ecológico das espécies (WAINWRIGHT; BELLWOOD, 2002). Modificações e adaptações morfológicas indicaram os comportamentos alimentares e padrões de distribuição no meio (WESTNEAT, 1995; MOTTA et al., 1995).

Estudos sobre variações morfológicas têm mostrado que as formas das estruturas influenciam as espécies em relação ao seu comportamento e as interações tróficas, e que essas variações se refletem nas diferenças funcionais e de exploração dos recursos alimentares (PETTERSSON; HEDENSTRÖM, 2000; BREDA et al., 2005). A forma do corpo e sua anatomia permitem inferir informações sobre o nado e o seu modo de vida, e um estudo da anatomia craniana dos peixes (p.ex: formato da mandíbula, dentição, posição da musculatura da boca), pode revelar o seu hábito alimentar (VON WAHLERT, 1965; BAREL, 1983; BOCK). A proposta básica da ecomorfologia é definir e entender as relações entre a forma corporal e uso de recursos entre indivíduos, populações, guildas e comunidades (PERES-NETO, 1999).

Os peixes têm alta variedade de espécies e uma multiplicidade de nichos ecológicos, ocupando vários níveis tróficos nos ecossistemas aquáticos, usando diversas estratégias na obtenção de itens alimentares (MOTTA et al., 1995). A ecomorfológica é uma boa ferramenta para descrever padrões das extensões de nicho (FUGI et al., 2001; PAGOTTO et al., 2009; 2011; OLIVEIRA et al., 2010; SAMPAIO et al., 2013; PRADO et al., 2016). O formato do corpo seleciona o espaço ecológico em um habitat, e a ecomorfologia pode ser a ferramenta utilizada para analisar a estrutura de uma determinada assembleia (WINEMILLER, 1991; CASATTI; CASTRO, 2006; OLIVEIRA et al., 2010; PAGOTTO et al., 2011). Os padrões morfológicos em assembleias ictiológicas tendem a agrupar espécies que exploram os mesmos recursos tróficos (guildas tróficas) isso não depende só da sua distância filogenética, mas das semelhanças morfológicas (OLIVEIRA et al., 2010; LUND et al., 2014). Por isso, sobre esse conceito básico, foram usados princípios de ecomorfologia para investigar prováveis relações entre o desenho funcional dos peixes e seus nichos, incluindo exploração de habitat e recursos.

Explorar tais relações na paleoictiofauna da Bacia do Araripe é um desafio que foi realizado devido às características da excelente preservação dos fósseis e da abundância, ou seja, as condições de *fossil-lagerstätte* com fósseis caracterizados pela alta qualidade da preservação, comumente articulados, tridimensionais e geralmente com quantidades significativas de tecidos moles preservados num alto grau de fidelidade (MARTILL, 1988). Pesquisas realizadas com peixes fósseis da Bacia do Araripe, apesar de relativamente intensas têm-se restringido ao contexto da paleontologia clássica. Tais estudos têm fornecido importantes contribuições à compreensão da extinção, evolução e heterogeneidade biológica da região (LIMA et al., 2007), porém é importante também, conhecer a relação que esses organismos tinham com o ambiente, identificando os diferentes níveis tróficos a que eles pertenciam, através da observação das variações morfológicas dos fósseis.

Após a morte de um organismo, ocorrem diversos processos enzimáticos e microbiológicos levando a decomposição desse organismo. Entretanto, em condições incomuns, como a ausência de fungos e bactérias, associados com o acúmulo gradual de sedimentos, desencadeiam mecanismos que culminam com a substituição de substâncias orgânicas do resto do ser vivo por minerais disponíveis

no ambiente, mantendo a forma do corpo quando em vida (LIMA et al., 2007); e na região nordeste do Brasil, a Bacia do Araripe, destaca-se por ter essa característica, permitindo uma excepcional preservação dos fósseis, principalmente na Formação Romualdo do Grupo Santana (MAISEY, 1991a; CARVALHO; SANTOS, 2005), possibilitando a preservação, sem distorção, das estruturas osteológicas dos organismos ali encontrados, conferindo uma riqueza de detalhes anatômicos.

Maisey (1994) realizou um estudo inédito com os peixes do Grupo Santana, fazendo inferências tróficas a partir de itens encontrados em faringes e estômagos preservados nos fósseis. O registro fossilífero pode ser limitado, mesmo assim foi possível documentar algumas relações presa-predador, contribuindo para a compreensão da organização trófica dessa assembleia. Algumas lacunas podem ser preenchidas através dos estudos ecomorfológicos dessa comunidade, como forma do corpo e forma e posição da nadadeira, que demonstram estar correlacionados ao modo e desempenho de natação e ecologia alimentar (WILGA; LAUDER, 2001; TYTELL et al., 2010). Também são considerados aspectos da morfologia da boca, incluindo inserção muscular, bem como morfologia da mandíbula e dos dentes, todos eles correlacionados com a função alimentar de peixes modernos (NORTON et al., 1995; WESTNEAT, 2004).

Nesse contexto o presente estudo descreve os padrões ecomorfológicos da assembleia de peixes fósseis da Bacia do Araripe, com análise das guildas tróficas, ou seja, grupos de táxons que exploram a mesma classe de recursos ambientais de maneira semelhante, independente da proximidade filogenética desses táxons.

## 2 HIPÓTESE E OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS

O presente estudo está fundamentado nas seguintes hipóteses:

- Os aspectos paleoambientais das três formações do Grupo Santana da Bacia do Araripe influenciam diretamente a distribuição e composição da ictiofauna fóssil;
- Comparando as três formações entre si será evidente a constatação da diferença na composição e riqueza de espécies de peixes.
- A análise geral da assembleia mostra uma baixa diversidade de táxons e uma elevada abundância;
- A ecomorfologia revela aspectos ecológicos dessas espécies de peixes, como seu nicho ou preferências alimentares, e características que a paleoecologia busca compreender.

O objetivo deste estudo é documentar a diversidade dos peixes fósseis de três formações do Grupo Santana da Bacia do Araripe, esclarecendo aspectos paleoecológicos dessa assembleia, através da união de dados de abundância pré-existent em coleções e a análise da ecologia numérica. Além de relacionar a diversidade dessa fauna com a morfologia funcional das espécies e seu importante papel paleoecológico, abordando as características paleoambientais, que tiveram grande influência na distribuição das espécies de peixes no decorrer das idades geológicas.

1. Utilizar os aspectos geológicos das seguintes formações do Grupo Santana: Crato, Ipubi e Romualdo; a fim de entender os componentes paleoambientais que influenciaram essa ictiofauna local;
2. Avaliar a composição e abundância da ictiofauna fóssil, aplicando os índices de diversidade.
3. Descrever e comparar as estruturas morfológicas de peixes fósseis provenientes do Grupo Santana da Bacia do Araripe, utilizando como base os princípios da ecomorfologia, relacionando o hábito alimentar com outros aspectos ecológicos;

### 3 MATERIAL E METÓDOS

Essa tese se baseia em uma revisão da literatura quanto à parte geológica, análise de livros tombos de onze coleções (AMNH, MCTer – CPRM – RJ, Igc – USP, MPSC, MZUSP, URCA, Pz.UERJ, UERJ – DG, MN – RJ, UFRJ, UFRPE), tratamento desses dados, e coleta de dados ecomorfológicos de exemplares de peixes fósseis contidos nessas coleções. A metodologia adotada constituiu-se das seguintes etapas:

#### 3.1 Metodologia: Contexto geológico da Bacia do Araripe (Revisão Bibliográfica)

Nesta etapa foram realizadas pesquisas e análises bibliográficas sobre a geologia da Bacia do Araripe, com enfoque nos documentos que trataram a paleogeografia local e o paleoambiente das Formações Crato, Ipubi e Romualdo do Grupo Santana, abordando quais mudanças ambientais levaram a modificação e manutenção de algumas espécies da ictiofauna entre as idades Aptiano e Albiano.

#### 3.2 Metodologia: Estrutura e diversidade da ictiofauna fóssil do Grupo Santana da Bacia do Araripe

##### 3.2.1 Origem dos dados

Os dados coletados para essa etapa foram provenientes de livros tombos cedidos pelas seguintes coleções: **American Museum of Natural History (AMNH) (Division of Paleontology, Fossil Fish)**, **Museu de Ciências da Terra da Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais do Rio de Janeiro (MCTer – CPRM – RJ)**, **Instituto de Geociências da USP (IG – USP)**, **Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens, em Santana do Cariri (MPSC)**, **Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP)**, **Setor de Paleovertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional (MN – UFRJ)**, **Departamentos de Zoologia e Geologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ)**, **Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ/IGeo) (Instituto de Geociências – Departamento de Geologia)**, **Universidade Regional do Cariri (URCA)** e **Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)**, totalizando 11

coleções (Tabela 1/ Figura 6). Além de análise do livro tombo, todos os espécimes foram conferidos presencialmente, exceto os do AMNH e do Museu Nacional.

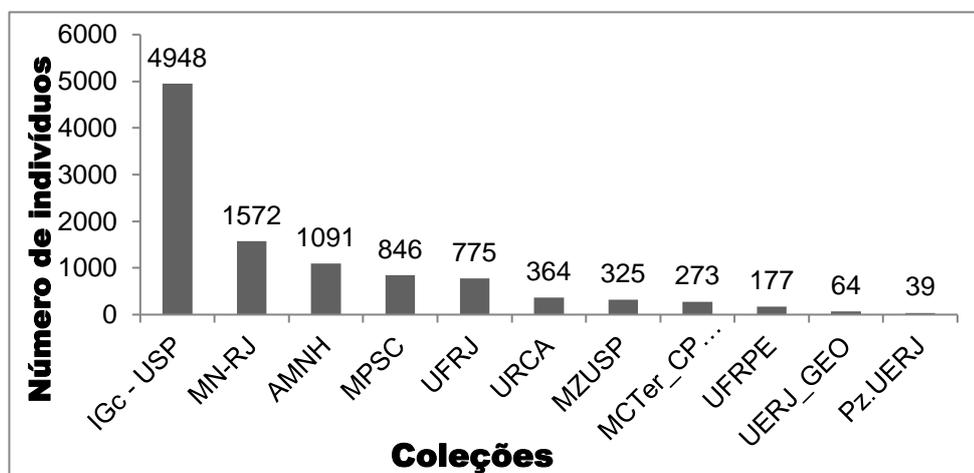
Tabela 1 – Quantidade de espécimes de cada táxon, contidos nas coleções analisadas.

Táxons	Coleções											Total
	AMN H	IGc – USP	MP SC	MZ USP	UR CA	MN- RJ	Pz. UER J	UFR PE	MCTe r- CPR MRJ	UERJ -GEO	UFRJ	
<i>Tribodus limae</i>	8	1	4	-	1	2	-	-	-	-	-	16
<i>Iansan beurleni</i>	-	7	17	-	-	14	-	-	3	-	-	41
<i>Stahlraja sertanensis</i>	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	3
<i>Obaichthys decoratus</i>	1	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Dentilepisosteus laevis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Araripelepidotes temnurus</i>	16	17	16	2	1	23	6	-	10	-	-	91
<i>Lepidotes wenzae</i>	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	3
<i>Neoproscinetes penalvai</i>	-	20	23	-	2	12	5	4	1	-	5	72
<i>Iemanja palma</i>	4	1	6	-	-	-	-	-	-	-	-	11
<i>Calamopleurus cylindricus</i>	34	77	56	18	10	34	1	2	20	1	6	259
<i>Cratoamia gondwanica</i>	-	2	2	1	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Oshunia brevis</i>	2	3	3	-	-	3	-	-	-	-	-	11
<i>Placidichthys bidorsalis</i>	-	1	4	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Vinctifer sp.</i>	-	1	19	27	-	349	-	-	-	-	-	396
<i>Vinctifer comptoni</i>	243	658	27	22	78	109	-	27	60	11	100	1335
<i>Vinctifer araripinensis</i>	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
<i>Belonostomus longirostris</i>	17	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	20
<i>Cladocyclus gardneri</i>	40	174	87	14	26	79	-	8	32	12	58	530
<i>Araripichthys castilhoi</i>	8	11	7	-	-	10	7	1	-	-	3	47
<i>Brannerion sp.</i>	61	62	1	1	-	26	-	2	-	2	3	158
<i>Brannerion latum</i>	-	17	4	-	12	2	5	-	-	-	-	40
<i>Brannerion vestitum</i>	-	-	4	-	-	4	-	-	15	-	-	23
<i>Paraelops cearensis</i>	-	59	6	-	2	1	4	-	-	-	-	72
<i>Rhacolepis buccalis</i>	330	887	50	28	27	473	-	8	40	4	41	1888

<i>Notelops brama</i>	116	147	8	7	6	9	-	7	38	1	23	362
<i>Santanichthys diasii</i>	-	-	4	-	9	2	-	-	-	-	-	15
<i>Beurlenichthys ouricuriensis</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Santanasalmo elegans</i>	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	7	10
<i>Tharrhias araripis</i>	113	846	50	24	79	267		20	45	26	30	1500
<i>Dastilbe crandalli</i>	75	1950	410	178	86	133	7	94	9	7	493	3442
<i>Santanaclupea silvasantosi</i>	5	-	8	1	13	-	-	-	-	-	5	32
<i>Mawsonia gigas</i>	3	5	6	2	5	2	-	-	-	-	1	24
<i>Axelrodichthys araripensis</i>	15	2	19	-	3	14	-	1	-	-	-	54
<b>TOTAL</b>	<b>1091</b>	<b>4948</b>	<b>846</b>	<b>325</b>	<b>364</b>	<b>1572</b>	<b>39</b>	<b>177</b>	<b>273</b>	<b>64</b>	<b>775</b>	<b>10474</b>

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Figura 6 – Número de exemplares obtidos através das coleções.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

### 3.2.2 Identificação dos exemplares

A identificação taxonômica das espécies foi realizada seguindo a descrição morfológica presentes em livros, artigos, catálogos, dissertações correspondentes a cada grupo de peixes encontrados. Os principais documentos utilizados para identificação foram: Martill et al., (2007), Maisey (1991a), Polck et al., (2015) entre outros. Os dados utilizados foram de cada espécie de peixe contida nas coleções (Actinopterygii, Sarcopterygii, Chondrichthyes), e a formação geológica que cada exemplar pertencia (Crato, Ipubi e Romualdo).

### 3.2.3 Procedimento amostral

A quantificação das espécies contidas nas coleções foi conferida utilizando-se o número total de cada espécie de acordo com as formações geológicas de origem para tabulação dos dados. O objetivo desta análise foi observar a diversidade de cada formação estudada e a ocorrência das espécies em particular.

Foi utilizado um conjunto de 10.474 exemplares para caracterizar a diversidade e estrutura da assembleia de peixes do Grupo Santana, oriundo de três formações geológicas, proveniente das onze coleções. Porém uma parcela do material não continha dados de coordenadas geográficas precisas da extração dos fósseis, assim como dados precisos da posição estratigráfica destes, logo, as linhas de tempo precisas não podem ser estabelecidas na bacia, mas estimada, segundo dados estratigráficos pré-existentes.

### 3.2.4 Medidas da biodiversidade

As três formações da Bacia do Araripe estudadas aqui apresentam paleoambientes distintos, com uma fauna que varia ao longo do tempo com a mudança de configuração no ambiente, entretanto algumas espécies permanecem ao longo da linha temporal, aparecendo em mais de uma formação. Essas características, além da excelente preservação dos fósseis, fornece uma oportunidade única para avaliar a modificação que essa assembleia de peixes sofreu. Para tanto foram avaliadas a abundância e diversidade dos táxons, com a compilação desses dados foi possível estimar a estrutura da comunidade.

### 3.2.5 Análise de dados

Foi feito um perfil de diversidade baseadas nos três primeiros números de Hill (CHAO; JOST, 2015) para a caracterização da diversidade das espécies na amostragem geral ( $n=10.474$ ) e nas três formações ( $n=8.738$ ). Números de Hill são agrupamentos matematicamente unificados de índices de diversidade (se diferenciando entre si apenas pelo expoente “ $q$ ”), que incorpora abundância relativa e riqueza de espécies (CHAO et al., 2014). De acordo com Chao e Jost (2015), esse método utiliza estimadores de perfis de diversidades expresso como números de Hill  $q = 0$  (riqueza de espécies),  $q = 1$  (diversidade de Shannon) e  $q = 2$  (diversidade de

Simpson), sendo que Shannon dá mais peso para as espécies raras e Simpson para as espécies mais frequentes e abundantes. Aferimos a riqueza e a diversidade de espécies em cada formação por meio do pacote, *iNEXT*™ versão 2.0.17 (HSIEH et al., 2016), no programa R versão 3.6.0 (R Development Core Team, 2019). A partir desta análise, que se baseia nos dados de incidência da comunidade, é possível comparar os dados de diferentes comunidades no tempo e espaço, pois as amostras são padronizadas a um mesmo tamanho (CHAO et al., 2014).

A checagem ictiofaunística foi comparada entre as três formações por meio do índice de similaridade de Jaccard (SJ) empregada para a análise de incidência de táxons nas formações, baseando-se no número de espécies comuns, presença e ausência. A matriz de similaridade ictiofaunística resultante foi utilizada para a análise de agrupamentos, pelo método de médias aritméticas não ponderadas (UPGMA) e pela geração de um dendrograma com base na distância entre os grupos (SNEATH; SOKAL, 1973) (o corte teve a média como base). Utilizamos o pacote *vegan* versão 2.5-4 (OKSANEN et al., 2019) do programa R versão 3.6.0 (R Development Core Team, 2019) para realizar as análises.

### 3.3 Metodologia: Ecomorfologia de peixes do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil

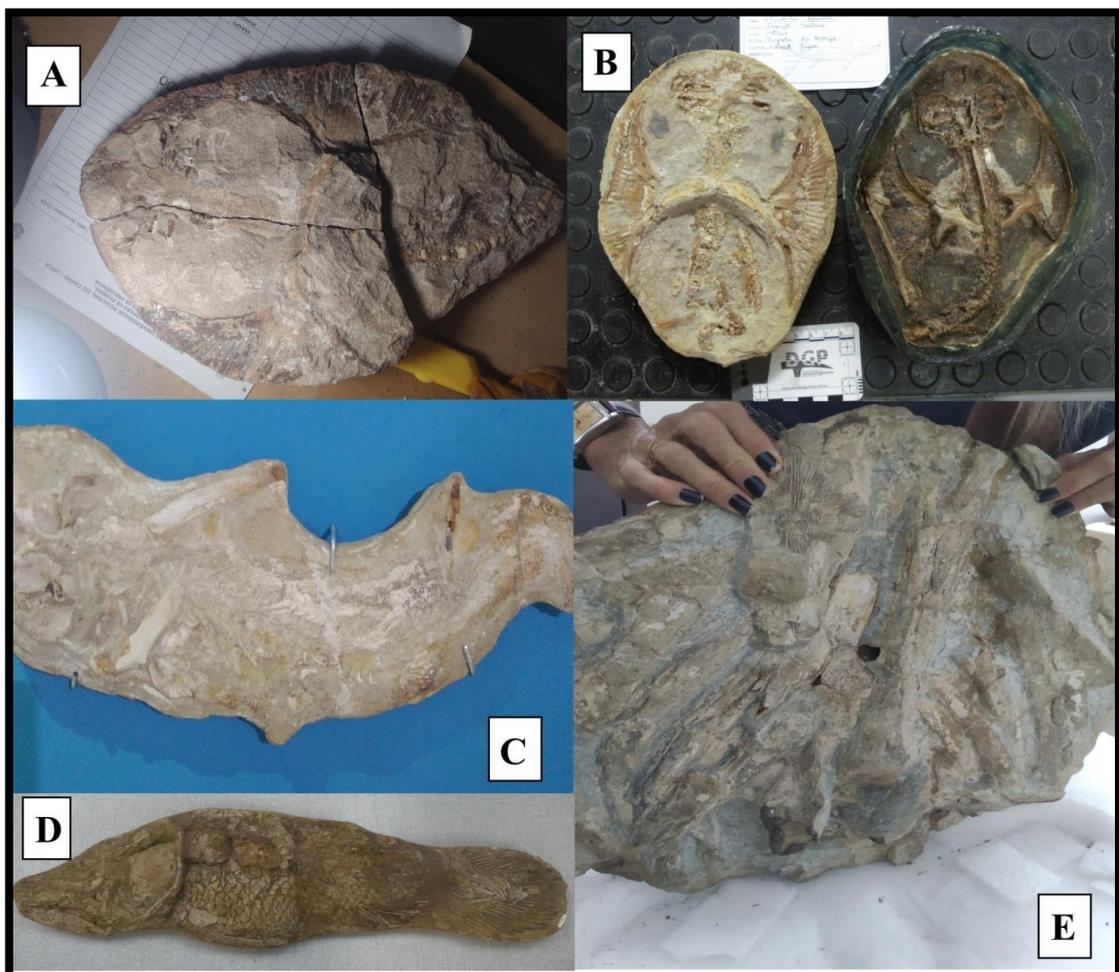
#### 3.3.1 Amostragem

Para essa etapa da tese foram utilizados apenas os Actinopterygii, os Chondrichthyes e Sarcopterygii foram excluídos dessa amostragem por apresentarem um número inferior de indivíduos, além de maior deformidade dos fósseis nas concreções, impossibilitando a coleta de dados morfométricos (Figura 7).

Os fósseis de peixes Actinopterygii foram coletados na Bacia do Araripe e todos foram provenientes de 8 coleções: MCT – DNPM-RJ (n= 2), MPSC (n= 78), MZUSP (n= 4), UERJ – Dep. de Zoologia (n= 4), UFRJ (n= 6), URCA (n= 13), IG – USP (n= 169) e UFRPE (n= 95). Os métodos utilizados para preparação e estudo do material foram os usuais em paleontologia (p. ex: MAY et al., 1994; SILVA; KELLNER, 2006), sendo necessária uma limpeza superficial visando à retirada de excessos de sedimento, sob o microscópio estereoscópico (lupa). Foram utilizados ponteiros, cinzéis de aço de vários tamanhos, agulhas, pinças, pequenas espátulas

e pinças, com auxílio de álcool e acetona, além de ácido fórmico (concentrações entre 2% e 5%); envolvendo diferentes técnicas para o exame, comparação e descrição dos exemplares, usando bibliografia especializada para a identificação das espécies.

Figura 7 – Táxons que não entraram na amostragem de ecomorfologia. (A) *Stahlraja sertanensis* (BRITO; LEAL; GALLO, 2013), Formação Romualdo, URCA 01, holótipo. (B) *Iansan beurleni* (SANTOS, 1968), Formação Romualdo, IG – USP GP/2E 2274. (C) *Tribodus limae* (BRITO; FERREIRA, 1989), Formação Romualdo, MPSC P 1013. (D) *Axelrodichthys araripensis* (MAISEY, 1986), Formação Romualdo, IG – USP VPAA01. (E) *Mawsonia gigas* (WOODWARD in MAWSON; WOODWARD, 1907), Formação Romualdo, MN 7220-V.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

### 3.3.2 Análise de dados

Para analisar as características morfológicas das espécies foram feitas 12 medidas morfométricas quando possível (Quadro 2/ Figura 8) através de um paquímetro digital (precisão de 0.01 mm) e trena de acordo com Gatz Jr. (1979a); Watson; Balon (1984); Balon et al., (1986); Wikramanayake (1990); escolhendo aspectos relacionados à sua dieta. Essas medidas foram convertidas em 9 índices ecomorfológicos, descritos no Quadro 3.

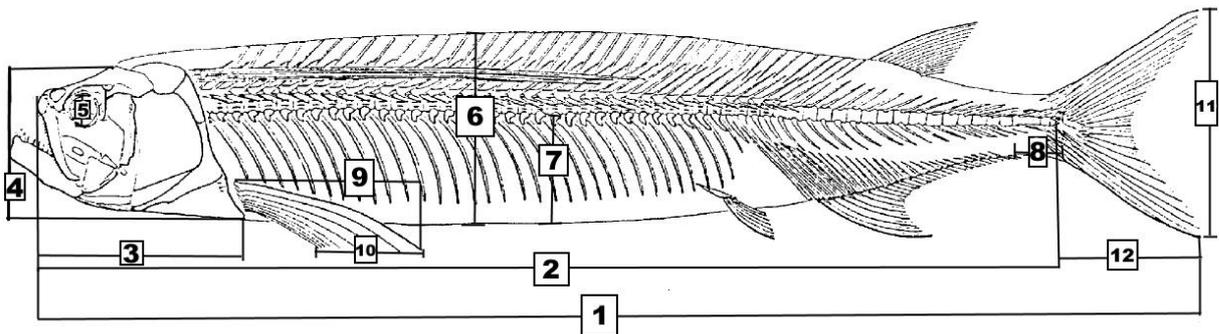
Quadro 2 – Medidas morfométricas utilizadas para obtenção dos índices ecomorfológicos das espécies de peixes da Bacia do Araripe.

<b>MEDIDAS</b>	<b>SIGLAS</b>	<b>EXPLICAÇÕES</b>
Comprimento Total (1)	CT	
Comprimento padrão (2)	CP	Distância do ponto mais anterior do pré-maxilar à extremidade posterior da placa hipural
Comprimento da Cabeça (3)	CC	Distância do ponto mais anterior do pré-maxilar a extremidade posterior do opérculo
Altura da Cabeça (4)	AC	distância da linha média no occipital verticalmente para baixo até o contorno ventral da cabeça
Diâmetro da órbita ocular (5)	DOO	Distância vertical da borda ventral da cabeça ao meio da órbita
Altura máxima do corpo (6)	AMC	Máxima distancia vertical entre a borda ventral e dorsal do corpo
Altura média do corpo (7)	AMeC	Distância vertical tomada da borda ventral a linha mediana do corpo. Medida na região de mais altura.
Comprimento do Pedúnculo (8)	CPe	Distância horizontal entre a borda posterior da base da nadadeira anal a borda posterior da última vértebra

Comprimento da Nadadeira peitoral (9)	CNPT	Distância horizontal da base da nadadeira peitoral até sua extremidade dista
Largura da Nadadeira peitoral (10)	LNPT	Maior largura da nadadeira em um eixo perpendicular ao eixo do comprimento. totalmente aberta.
Altura da nadadeira Caudal (11)	ANC	Distância máxima entre as duas extremidades da nadadeira.
Comprimento da nadadeira caudal (12)	CNC	Medida entre a extremidade da coluna vertebral e a extremidade do maior raio da nadadeira caudal.

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Figura 8 – Medidas morfométricas e suas respectivas localizações: 1 – CT; 2 – CP; 3 – CC; 4 – AC; 5 – AMC; 6 – DOO; 7 – AMeC; 8 – CPe; 9 – CNPT; 10 – LNPT; 11 – ANC 12 – CNC.



Fonte: Adaptado do Santana Fossils: an illustrated atlas. Maisey (1991a).

Quadro 3 – Descrição dos índices ecomorfológicos e suas respectivas explicações ecológicas.

ÍNDICES	FÓRMULAS	EXPLICAÇÕES
Área relativa da nadadeira peitoral	$ARNP = LNPT / (CP)^2$	Largura da nadadeira peitoral/Comprimento padrão ao quadrado. Altos valores são encontrados em peixes nadadores lentos, que utilizam suas nadadeiras peitorais para fazerem manobras (OLIVEIRA et al., 2010).
Índice de depressão	$ID = AMeC / AMC$	Altura média do corpo/Altura máxima do corpo. Baixos valores indicam peixes dorsoventralmente deprimidos, habitantes de ambientes com elevado fluxo (GATZ Jr., 1979a).
Comprimento relativo da Cabeça	$CRC = CC / CP$	Altos valores indicam peixes que se alimentam de presas relativamente grande (WATSON; BALON, 1984; HUGUENY; POUILLY, 1999; POUILLY et al., 2003).
Altura Relativa da Cabeça	$ARC = AC / AMC$	Idem ao anterior
Comprimento relativo do pedúnculo	$CRPe = CPe / CP$	Pedúnculos longos indicam bons nadadores, inclusive

		peixes bentônicos habitantes em ambientes de hidrodinamismo elevado (WATSON; BALON, 1984)
Área relativa da nadadeira caudal	$ARNC = ANC / (CP)^2$	Altura da nadadeira caudal/Comprimento padrão ao quadrado. Grandes nadadeiras caudais indicam movimentos em arrancadas rápidas, modo típico de natação de vários peixes bentônicos (BALON et al., 1986).
Relação aspecto da nadadeira caudal	$RANC = \{(CNC)^2 / ANC\}$	Valores altos indicam nadadores ativos e contínuos (GATZ Jr., 1979a).
Relação de aspecto da nadadeira peitoral	$RANP = (CNPT)^2 / LNPT$	Comprimento da nadadeira peitoral ao quadrado/ Largura da nadadeira peitoral. Valores elevados significam que as nadadeiras peitorais são longas e estreitas e estão presentes em peixes que percorrem grandes distâncias (SOUZA; BARRELA, 2009).
Área do Olho	$ARO = DOO / (CP)^2$	Área do olho/ comprimento padrão ao quadrado. Este

		<p>índice está relacionado à detecção do alimento e fornece informações sobre a acuidade (ou seja, o qual bom é a visão) visual das espécies. Pode também indicar o posicionamento relativo na coluna d'água, na medida em que espécies que habitam áreas profundas apresentam olhos menores (WOLF, 2012).</p>
--	--	--

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Para as espécies mais abundantes ( $\geq 25$  indivíduos) diferentes relações morfométricas (comprimento x comprimento) entre o Comprimento Total (CT; mm), Comprimento Padrão (CP; mm), Altura da Cabeça (AC; mm) e Altura Máxima do Corpo (AMC; mm) foram estimadas usando a equação:  $Y = a + bX$ , onde Y e X são as variáveis dependente e resposta, respectivamente; a é o intercepto da curva de regressão (ex. intercepto CT quando CP é zero ou coeficiente de crescimento inicial) e b é a inclinação de regressão (coeficiente indicativo de crescimento alométrico negativo ( $b < 1$ ) ou positivo ( $b > 1$ )) (FROESE, 2006). Em havendo necessidade, os valores discrepantes para cada espécie foram identificados graficamente (FROESE; BINOHLAN, 2000) e removidos. O ajuste do modelo aos dados foi medido pelo coeficiente de determinação r-quadrado ( $R^2$ ).

Para sintetizar múltiplos atributos ecomorfológicos que caracterizam as espécies, foi utilizada uma Análise de Componentes Principais (ACP), sobre os valores médios das 9 variáveis ecomorfológicas atribuídas e calculadas. Raiz quadrada foi aplicada para padronizar valores discrepantes que potencialmente poderiam ter dominância no resultado. Para avaliar as afinidades morfológicas de cada espécie de peixe, com base nos escores das componentes principais de maior

explicação uma matriz de dissimilaridade euclidiana seguida da análise de Agrupamento Hierárquico Ascendente (AHC) foi realizada. Adicionalmente, os atributos ecomorfológicos foram comparados através de uma análise não paramétrica multivariada permutacional de variância (PERMANOVA) com um nível de significância de 5%, com *clusters* obtidos com AHC como fatores. Utilizamos o pacote *vegan* versão 2.5-4 (OKSANEN et al., 2019) e o pacote *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. (WICKHAM, 2016) do programa R versão 3.6.0 (R Development Core Team, 2019) para realizar as análises.

## 4 RESULTADO

### 4.1 Análises: Estrutura e diversidade da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe

No total foram amostrados 10.474 indivíduos, representando três Classes principais de peixes: 28 Actinopterygii (n=10.336), 3 Chondrichthye (n=60) e 2 Sarcopterygii (n=78), totalizando 33 táxons, divididos entre 15 famílias (segundo a literatura, algumas ainda não foram definidas taxonomicamente) (Tabela 2), esses dados de coleção foram inclusos na análise geral de diversidade. Entre o total de amostras adquiridas (n=10.474), alguns não puderam ter a formação geológica definida, devido à falta de informação no tombo, ou falta de acesso ao exemplar na coleção. Portanto apenas os exemplares que tiveram a formação confirmada foram utilizados na análise de comparação da diversidade entre elas, totalizando 8.738 indivíduos (Tabela 2). A Formação Romualdo revelou uma maior diversidade de táxons (32) e de famílias (15) com um total 5.215 indivíduos, seguida pela Formação Crato, onde foram identificados um total de 12 táxons (n=3.269) inseridos em 7 famílias. A Formação Ipubi, com 11 táxons, apresentou a menor diversidade e abundância em relação as outras duas formações (n=254) e apenas 5 famílias.

Cinco táxons se sobressaíram na amostra, com abundância bem elevada das demais: *Dastilbe crandalli* (n=3.442), *Rhacolepis buccalis* (n=1.888), *Vinctifer comptoni* (n=1.335), *Tharrhias araripis* (n=1.500) e *Cladocycclus gardneri* (n=530), apenas a primeira espécie é encontrada em abundância na Formação Crato, todas as outras são mais abundantes na Formação Romualdo (Tabela 2).

Tabela 2 – Lista de espécies de peixes fósseis coletadas na Bacia do Araripe, NE – Brasil; contidas em 11 coleções paleontológicas. Legenda: n= número de espécimes coletadas; FR (%) = Frequência relativa.

Famílias	Táxons	N	Formações			FR% <sub>Tota</sub>
			Crato	Ipubi	Romualdo	
Hybodontidae	<i>Tribodus limae</i> (BRITO; FERREIRA, 1989)	16	-	-	16	0,158
Incertae sedis	<i>Iansan beurleni</i> (SILVA SANTOS, 1968)	41	-	-	41	0,404
Incertae sedis	<i>Stahlraja sertanensis</i> (BRITO; LEAL; GALLO,	3	-	-	3	0,030

2013)						
Obaichthyidae	<i>Obaichthys decoratus</i> (WENZ; BRITO, 1992)	5	-	-	5	0,049
Obaichthyidae	<i>Dentilepisosteus laevis</i> (WENZ; BRITO, 1992)	1	-	-	1	0,010
Semionotidae	<i>Araripelepidotes temnurus</i> (AGASSIZ, 1841)	91	1	-	63	0,897
Semionotidae	<i>Lepidotes wenzae</i> (BRITO; GALLO, 2003)	3	-	-	1	0,030
Pycnodontidae	<i>Neoproscinetes penalvai</i> (SILVA SANTOS, 1970)	72	-	-	60	0,710
Pycnodontidae	<i>Iemanjá palma</i> (WENZ, 1989)	11	-	-	9	0,108
Amiidae	<i>Calamopleurus cylindricus</i> (AGASSIZ, 1841)	259	1	-	199	2,553
Amiidae	<i>Cratoamia gondwanica</i> (BRITO; YABUMOTO; GRANDE, 2008)	5	3	-	2	0,049
Oshuniidae	<i>Oshunia brevis</i> (WENZ; KELLNER, 1986)	11	-	-	8	0,108
Ophiopsidae	<i>Placidichthys bidorsalis</i> (BRITO, 2000)	5	1	-	4	0,049
Aspidorhynchidae	<i>Vinctifer sp.</i>	396	-	-	47	3,904
Aspidorhynchidae	<i>Vinctifer comptoni</i> (AGASSIZ, 1841)	1335	-	43	1127	13,162
Aspidorhynchidae	<i>Vinctifer araripinensis</i> (SILVA SANTOS, 1994)	2	-	-	2	0,020
Aspidorhynchidae	<i>Belonostomus longirostris</i> (AGASSIZ, 1834)	20	2	1	2	0,197
Cladocyclidae	<i>Cladocyclus gardneri</i> (AGASSIZ, 1841)	530	48	17	381	5,225
Araripichthyidae	<i>Araripichthys castilhoi</i> (SILVA SANTOS, 1985)	47	-	-	36	0,463
Albulidae	<i>Brannerion sp.</i>	158	-	-	116	1,558
Albulidae	<i>Brannerion latum</i> (AGASSIZ, 1841)	40	-	-	38	0,394
Albulidae	<i>Brannerion vestitum</i> (JORDAN; BRANNER, 1908)	23	-	-	19	0,227
Incertae sedis	<i>Paraelops cearenses</i> (SILVA SANTOS, 1971)	72	1	1	69	0,710
Pachyrhizodontidae	<i>Rhacolepis buccalis</i> (AGASSIZ, 1841)	1888	-	2	1408	18,614
Notelopidae	<i>Notelops brama</i> (AGASSIZ, 1841)	362	-	-	311	3,569
Incertae sedis	<i>Santanichthys diasii</i> (SILVA SANTOS, 1958)	15	1	8	4	0,148

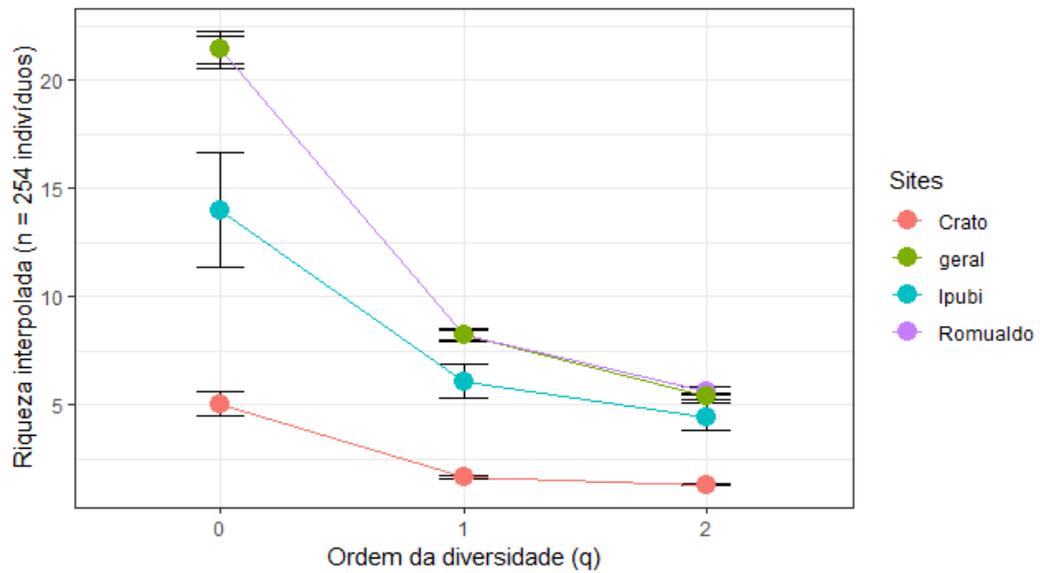
Incertae sedis	<i>Beurlenichthys ouricuriensis</i> (FIGUEIREDO; GALLO, 2004)	1	-	1	-	0,010
Incertae sedis	<i>Santanasalmo elegans</i> (GALLO; FIGUEIREDO; AZEVEDO, 2009)	10	1	7	2	0,099
Chanidae	<i>Tharrhias araripis</i> (JORDAN; BRANNER, 1908)	1500	2	51	1153	14,789
Chanidae	<i>Dastilbe crandalli</i> (JORDAN, 1910)	3442	3207	99	3	33,935
Incertae sedis	<i>Santanaclupea silvasantosi</i> (MAISEY, 1993)	32	-	24	8	0,315
Mawsoniidae	<i>Mawsonia gigas</i> (MAWSON; WOODWARD, 1907)	24	-	-	24	0,237
Mawsoniidae	<i>Axelrodichthys araripensis</i> (MAISEY, 1986)	54	1	-	53	0,532
Total		10474	3269	254	5215	8.738

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Foi gerado um perfil de diversidade baseado nos Números de Hill. Devido à diferença do número de indivíduos coletados nas três formações, os dados foram interpolados segundo a menor amostragem utilizando os dados observados na Formação Ipubi (n=254). A Formação Crato, dentre as três formações, mostra índices de diversidades mais baixos, tanto para Riqueza ( $q=0$ ), quanto para as diversidades de Simpson ( $q=1$ ) e Shannon ( $q=2$ ). Comparado com a amostra geral, a Formação Romualdo tem resultados próximos, para os três números de Hill ( $q=0,1,2$ ), sendo a mais diversa das três formações (Figura 9).

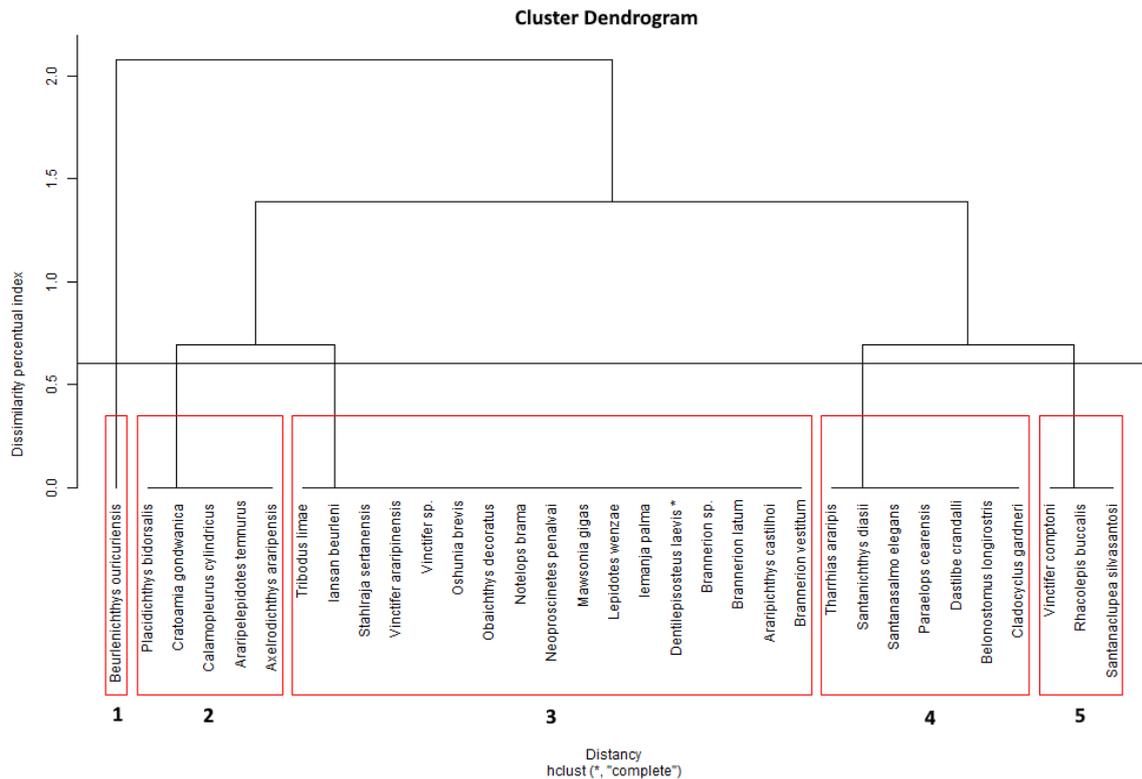
A diversidade de Simpson e Shannon para as Formações Romualdo e Ipubi chegam a valores mais elevados que a Formação Crato, onde esses índices alcançam valores muito baixos, devido a abundância de uma única espécie na amostra, o *Dastilbe crandalli*, com 3.207 indivíduos de um total de 3.269 peixes amostrados para essa formação, além da notável incidência de *singletons* nas amostras da formação (Tabela 2).

Figura 9 – Perfil de diversidade (números de Hill) para assembleia com uniformidades diferentes. Riqueza interpolada para a amostra da Formação Ipubi (n= 254; em azul claro). Comparando as ordens do número de Hill ( $q=0$ , Riqueza;  $q=1$ , Diversidade de Shannon;  $q=2$ , Diversidade de Simpson) da ictiofauna fóssil da Bacia do Araripe.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Figura 10 – Dendrograma gerado a partir do índice de similaridade de Jaccard entre a ictiofauna das Formações Crato, Ipubi e Romualdo.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

A partir do dendrograma foram observados 5 grupos principais (Figura 10) de ocorrência e interseção entre as formações: Grupo 1 (Ipubi), Grupo 2 (Crato e Romualdo), Grupo 3 (Romualdo), Grupo 4 (Crato, Ipubi e Romualdo) e Grupo 5 (Ipubi e Romualdo). O índice de Jaccard evidenciou uma similaridade de 0,61 entre as formações.

#### 4.2 Análises: Ecomorfologia de peixes do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil

Foram avaliadas 12 espécies, totalizando 371 exemplares, abrangendo as três formações (Crato, Ipubi e Romualdo) (Tabela 3). O comprimento total (CT) dos peixes amostrados variou de 19,25 a 1440 mm, e o comprimento padrão (CP) de 14,97 a 1256 mm, os tamanhos mínimo e máximo foram registrados para duas espécies, o *Dastilbe crandalli* e o *Cladocycclus gardneri*, respectivamente. É importante usar essas duas medidas como referência, pois nem todos os exemplares preservam a nadadeira caudal completa. A média variou entre 135,74 a 400 mm de CT para *Dastilbe crandalli* e *Brannerion latum*, respectivamente, e de 112,86 a 332,5 mm de CP para as mesmas espécies (Tabela 4).

Tabela 3 – Número de espécies de Actinopterygii encontradas na Bacia do Araripe com morfometria coletada.

<b>Espécies</b>	<b>N</b>	<b>Crato</b>	<b>Ipubi</b>	<b>Romualdo</b>
<i>Araripelepidotes temnurus</i>	20	-	-	20
<i>Araripichthys castilhoi</i>	8	-	-	8
<i>Brannerion latum</i>	18	-	-	18
<i>Calamopleurus cylindricus</i>	30	-	-	30
<i>Cladocycclus gardneri</i>	44	27	-	17
<i>Dastilbe crandalli</i>	105	97	8	-
<i>Neoproscinetes penalvai</i>	25	-	-	25
<i>Notelops brama</i>	20	-	-	20
<i>Paraelops cearenses</i>	22	-	-	22
<i>Rhacolepis buccalis</i>	11	-	-	11
<i>Tharrhias araripis</i>	37	-	-	37
<i>Vinctifer comptoni</i>	31	-	3	28
<b>Total</b>	<b>371</b>	<b>124</b>	<b>11</b>	<b>236</b>

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Tabela 4 – Mínimo, máximo e média do comprimento total (CT) e padrão (CP) das espécies de Actinopterygii encontradas na Bacia do Araripe com morfologia coletada.

Espécies	CT (mm)			CP (mm)		
	Mín	Máx	média	mín	máx	Média
<i>Araripelepidotes temnurus</i>	252	490	293	210	400	239
<i>Araripichthys castilhoi</i>	198	400	273	165	315	228
<i>Brannerion latum</i>	235	620	400	203	486	332,5
<i>Calamopleurus cylindricus</i>	370	1105	301,5	271	970	243
<i>Cladocycclus gardneri</i>	77,34	1440	265	65,45	1256	210
<i>Dastilbe crandalli</i>	19,25	230	135,74	14,97	188,42	112,86
<i>Neoproscinetes penalvai</i>	136,11	462	293	107,33	350	239
<i>Notelops brama</i>	172	1075	300	143,67	880	241,19
<i>Paraelops cearenses</i>	610	1122	296,5	525	950	240
<i>Rhacolepis buccalis</i>	133	363	275	112,23	305	228
<i>Tharrhias araripis</i>	119,33	436	301,5	102,21	355	244
<i>Vinctifer comptoni</i>	152,32	755	292,5	130,85	685	245

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Entre as 12 espécies observadas, seis foram selecionadas ( $\geq 25$  indivíduos) para estimativas de quatro tipos de relações lineares: *i.*  $CT = a + b(CP)$ ; *ii.*  $CT = a + b(CC)$ ; *iii.*  $CP = a + b(CC)$  e *iv.*  $AC = a + b(AMC)$  (Figura 11). O presente resultado promoveu as primeiras informações de relações (comprimento x comprimento) para as espécies *Cladocycclus gardneri*, *Dastilbe crandalli*, *Neoproscinetes penalvai*, *Tharrhias araripis*, *Vinctifer comptoni* e *Calamopleurus cylindricus*, encontradas na Bacia do Araripe. No geral, todas as relações foram significativas ( $p < 0,01$ ) com o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) variando entre 0,70 a 0,99 (Tabela 5; Figura 11). O intercepto ( $a$ ) variou entre -17,64 (*Cladocycclus gardneri*) a 203,67 (*Calamopleurus cylindricus*), enquanto o coeficiente de inclinação ( $b$ ) variou 0,71 (*Neoproscinetes penalvai*) a 6,12 (*Cladocycclus gardneri*). Dentre as relações, o CT/CP foi a única possível de ser estimada para as 6 espécies apresentando os maiores valores de  $R^2$  (~0,95), enquanto *Dastilbe crandalli* ( $a = 1,1$ ) e *C. cylindricus* ( $a = 51,53$ ) tiveram os menores e maiores valores de intercepto, respectivamente (Tabela 5).

Adicionalmente, o coeficiente de inclinação ( $b$ ) variou 1,08 (*C. cylindricus*) a 1,26 (*N. penalvai*) (Tabela 5). Todas as relações e os respectivos parâmetros das equações podem ser acessados na Tabela 5.

Tabela 5 – Relações e parâmetros da regressão para as espécies de Actinopterygii encontradas na Bacia do Araripe com morfologia coletada.

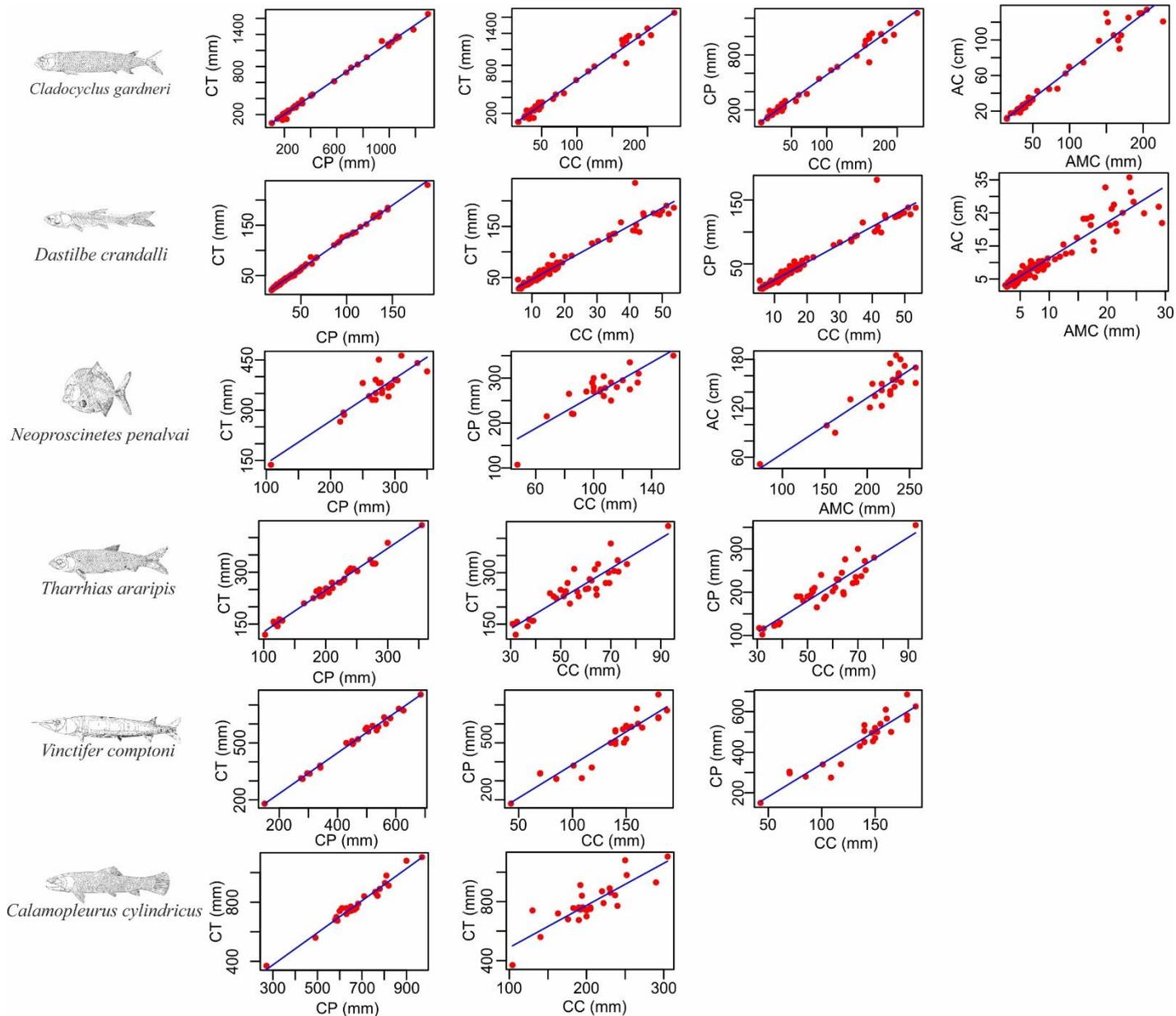
Legenda: CT (Comprimento Total); CP (Comprimento Padrão); CC (Comprimento da Cabeça); AC (Altura da Cabeça); AMC (Altura máxima do corpo); a (intercepto da curva de regressão); b (inclinação de regressão).

Equação	Espécies	Variável (X)	Parâmetros da regressão		
			a (95% CI)	b (95% CI)	R <sup>2</sup>
CT= a+b(X)	<i>Cladocycclus gardneri</i>	CP	7,56 ((-4,28)- <b>19,41</b> )	1,11 ( <b>1,09-</b> <b>1,13</b> )	0,99
		CC	-12,83 ((-41,55)- <b>15,89</b> )	6,12 ( <b>5,86-</b> <b>6,39</b> )	0,98
	<i>Dastilbe crandalli</i>	CP	1,1 ((-0,52)- <b>2,73</b> )	1,24 ( <b>1,22-</b> <b>1,26</b> )	0,992
		CC	3,75((-0,16)- <b>7,66</b> )	3,55 ( <b>3,34-</b> <b>3,70</b> )	0,954
	<i>Neoproscinetes penalvai</i>	CP	13,13 ((-65,21)- <b>91,48</b> )	1,26 ( <b>0,98-</b> <b>1,55</b> )	0,78
		CP	51,53 ((-0,61)- <b>103,69</b> )	1,08 ( <b>1,00-</b> <b>1,15</b> )	0,96
	<i>Calamopleurus cylindricus</i>	CC	203,67 ( <b>59,58-</b> <b>347,75</b> )	2,85 ( <b>2,16-</b> <b>3,54</b> )	0,7
		CP	6,91 ((-5,02)- <b>18,85</b> )	1,2 ( <b>1,14-</b> <b>1,26</b> )	0,98
	<i>Tharrhias araripis</i>	CC	4,78 ((-34,95)- <b>44,52</b> )	4,39 ( <b>3,70-</b> <b>5,07</b> )	0,82
		CP	16,61 ((-3,22)- <b>36,46</b> )	1,07 ( <b>1,03-</b> <b>1,11</b> )	0,99
	<i>Vinctifer comptoni</i>	CC	28,93 ((-36,10)- <b>93,96</b> )	3,52 ( <b>3,05-</b> <b>3,99</b> )	0,9

	<i>Cladocyclus gardneri</i>	CC	-17,64 ((-42,70)- 7,41)	5,47 (5,23- 5,70)	0,98
	<i>Dastilbe crandalli</i>	CC	2,68 ((-0,43)- 5,80)	2,82 (2,69- 2,94)	0,95
CP= a+b(X)	<i>Neoproscinetes penalvai</i>	CC	67,39 (23,38- 111,39)	1,93 (1,51- 2,34)	0,79
	<i>Tharrhias araripis</i>	CC	-3,9 ((-34,07)- 26,26)	3,66 (3,14- 4,18)	0,85
	<i>Vinctifer comptoni</i>	CC	10,19 ((-47,32)- 67,70)	3,29 (2,88- 3,70)	0,9
	<i>Cladocyclus gardneri</i>	AMC	2,64 ((-1,68)- 6,96)	0,63 (0,59- 0,67)	0,95
AC= a+b(X)	<i>Dastilbe crandalli</i>	AMC	0,67 ((-0,31)- 1,65)	1,06 (0,98- 1,14)	0,87
	<i>Neoproscinetes penalvai</i>	AMC	-12,18 ((-40,00)- 15,63)	0,71 (0,58- 0,83)	0,84

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Figura 11 – Relações morfométricas para as espécies de Actinopterygii encontradas na Bacia do Araripe com morfologia coletada.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Na Análise de Componentes Principais (ACP), aproximadamente 72% da variação foi explicada pelos dois primeiros eixos 56% para a PC1 e 16.2% para PC2. Entre as variáveis, seis delas explicaram significativamente a variação na PC1 ( $p < 0,05$ ), que está relacionada diretamente com a locomoção: Área relativa da nadadeira peitoral (ARNP), Área relativa da nadadeira caudal (ARNC), Área do Olho (ARO), Relação de aspecto da nadadeira peitoral (RANP), Razão aspecto da

nadadeira caudal (RANC) e Índice de depressão (ID). Enquanto na PC2, a Altura Relativa da Cabeça (ARC) com 39% e o Comprimento relativo do pedúnculo (CRPe) com 23% foram as variáveis significativas ( $p < 0,05$ ) (Tabela 6), ambas estão relacionadas com captura de presas e locomoção. De todas as variáveis o Comprimento relativo da cabeça (CRC) foi a única que não apresentou significância nos atributos ecomorfológicos com  $p > 0,05$  tanto para a PC1 quanto para a PC2.

Tabela 6 – Análise dos componentes principais para os dois primeiros eixos gerados, PC1 e PC2, onde os valores em negrito são aqueles que mais contribuíram para a variação.

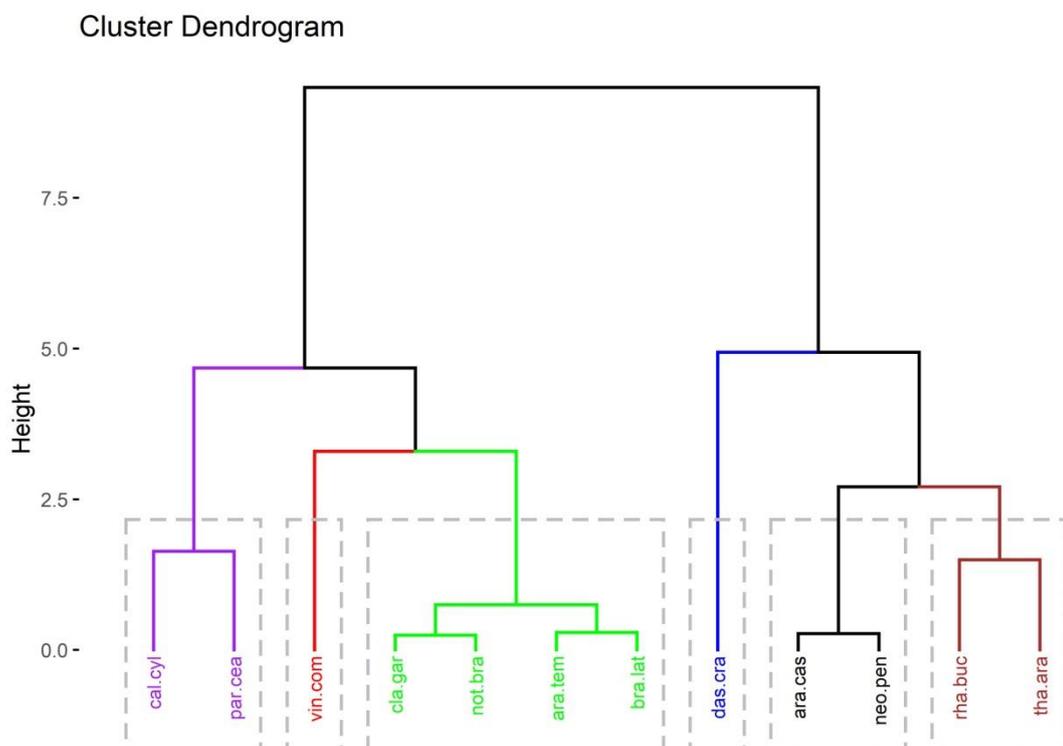
<b>Variables</b>	<b>PCA1</b>	<b>contr</b>	<b>Test</b>	<b>PCA2</b>	<b>contr</b>	<b>Test</b>
<b>ARNP</b>	0,868	14,929	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>	0,048	0,156	$p > 0,05$
<b>ID</b>	-0,823	13,415	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>	0,328	7,168	$p > 0,05$
<b>CRC</b>	0,41	3,329	$p > 0,05$	0,51	17,346	$p > 0,05$
<b>ARC</b>	0,009	0,002	$p > 0,05$	-0,765	39,088	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>
<b>CRPe</b>	-0,499	4,937	$p > 0,05$	-0,592	23,396	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>
<b>ARNC</b>	0,937	17,412	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>	0,163	1,771	$p > 0,05$
<b>RANC</b>	-0,883	15,452	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>	0,378	9,542	$p > 0,05$
<b>RANP</b>	-0,839	13,948	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>	0,147	1,439	$p > 0,05$
<b>ARO</b>	0,915	16,577	<b><math>p &lt; 0,05</math></b>	0,038	0,094	$p > 0,05$

Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Seis grupos foram identificados pela análise aglomerativa de cluster (Figura 12) baseado nos scores das componentes de maior explicação a partir da PCA. Diferenças significativas foram observadas entre os grupos (PERMANOVA; d.f.=5; pseudo-F=7,55;  $R^2 = 0,86$ ;  $p < 0,05$ ). O primeiro com duas espécies de predadores de grande porte (*Calamopleurus cylindricus* e *Paraelops cearenses*), com o corpo fusiforme, nadadeiras peitorais e caudais mais robustas, além de possuírem um pedúnculo caudal mais desenvolvido; enquanto o segundo, formado apenas por uma única espécie, *Vinctifer comptoni*, com o rostro alongado e proporções corporais mais fusiforme, com nadadeiras mais curtas e conseqüentemente um corpo mais

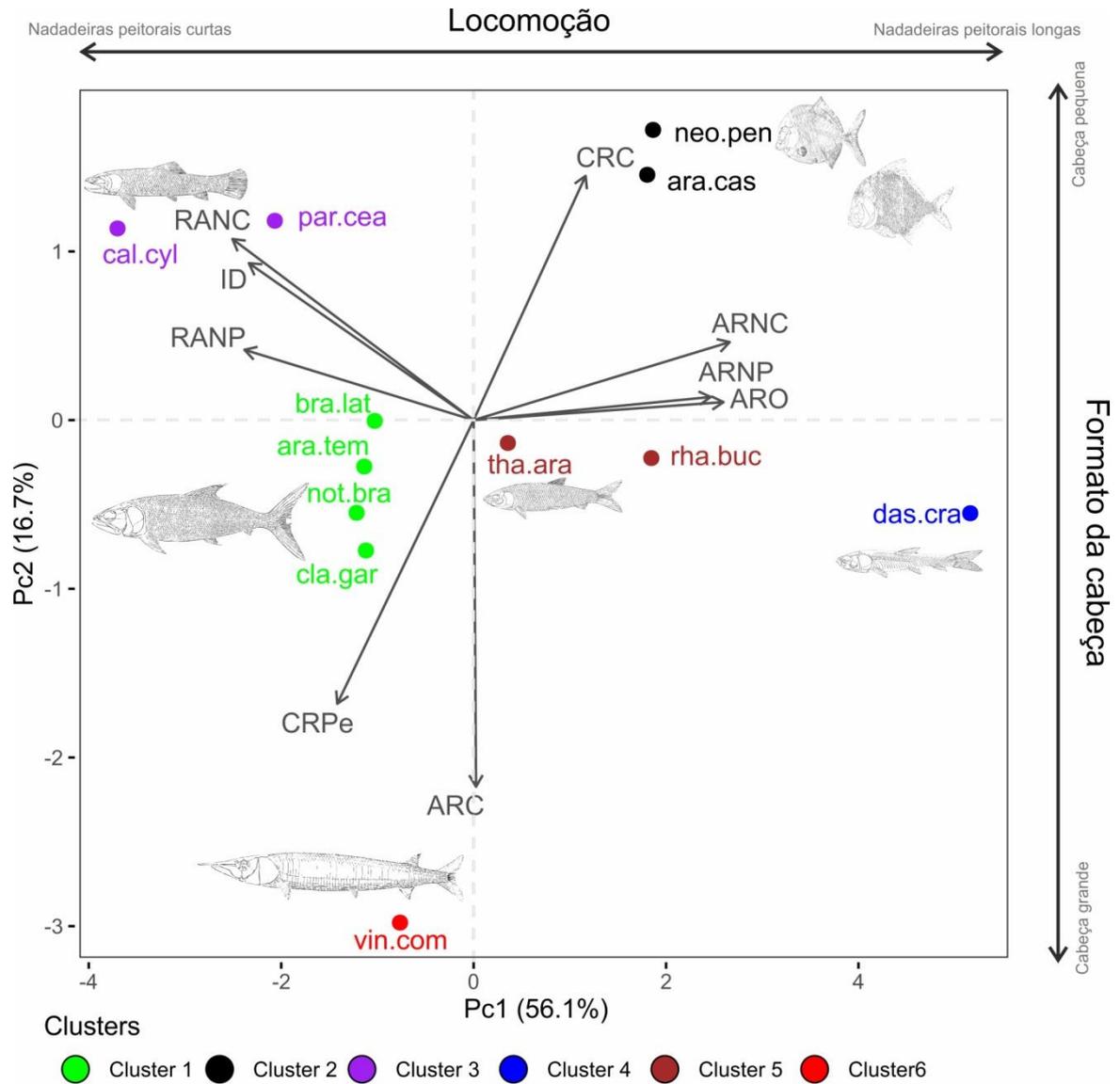
hidrodinâmico. O grupo três abrange um maior número de espécies (*Cladocycclus gardneri*, *Notelops brama*, *Araripelepidotes temnurus* e *Brannerion latum*) com formas intermediárias, de médio a grande porte; o quarto grupo é composto apenas pelo *Dastilbe crandalli*, peixe de pequeno porte, porém com crânio e nadadeiras de maior proporção em relação ao corpo; o quinto grupo é formado por duas espécies (*Araripichthys castilhoi* e *Neoproscinetes penalvai*) com formato discoide e nadadeira caudal bem furcada e o sexto e último grupo composto pelo *Tharrhias araripis* e *Rhacolepis buccalis*, com o formato do corpo semelhante ao grupo 3, porém com olhos relativamente grandes em relação ao tamanho do crânio e nadadeiras de pequenas a medianas (Figura 13 e 14).

Figura 12 – Dendrograma da análise de agrupamentos para atributos ecomorfológicos de doze espécies de peixes da Bacia do Araripe.



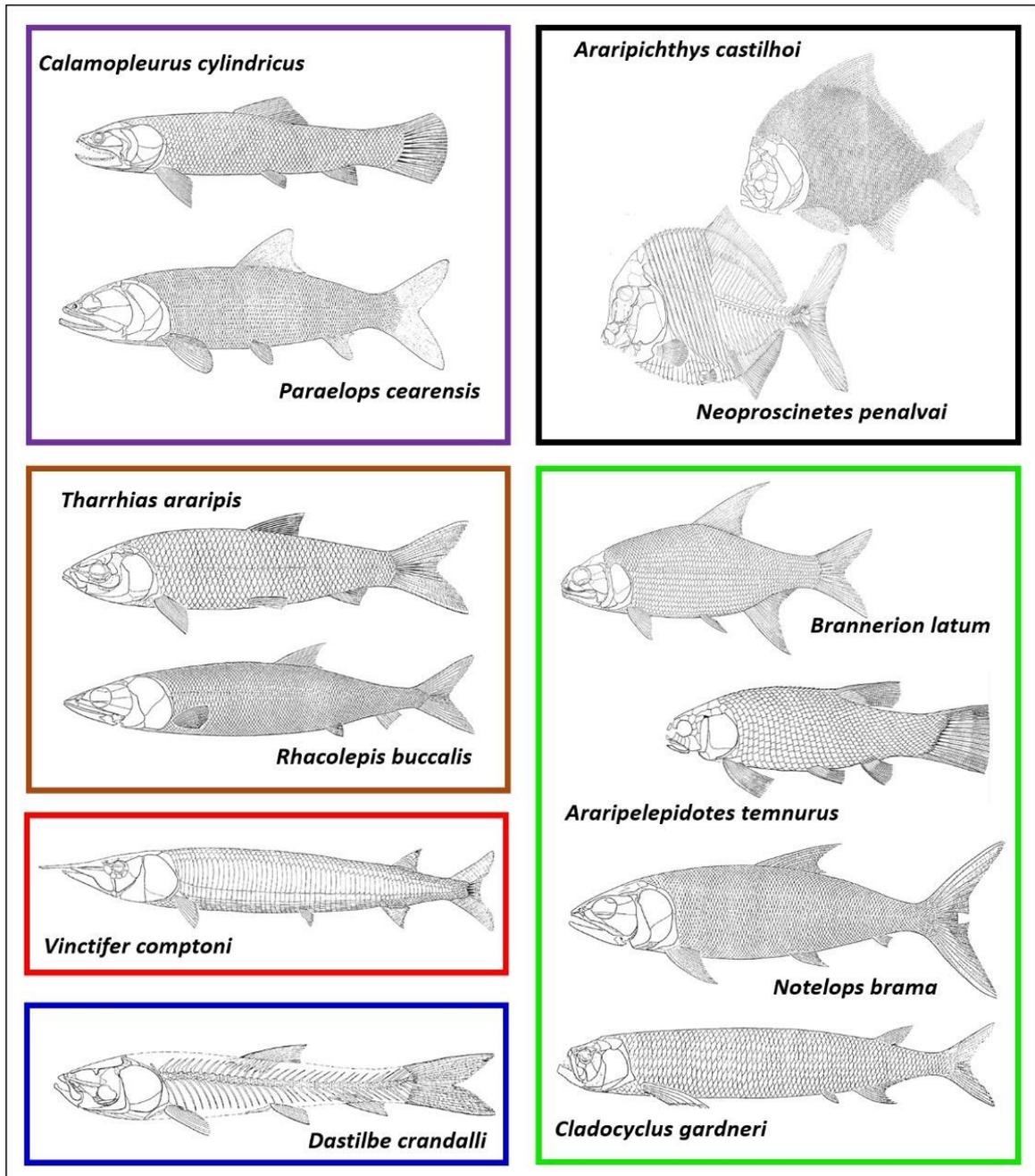
Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Figura 13 – Diagrama de ordenação dos peixes da Bacia do Araripe, a partir dos dois primeiros componentes principais para os atributos ecomorfológicos de doze espécies estudadas.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

Figura 14 – Morfotipos dos peixes da Bacia do Araripe, a partir dos dois primeiros componentes principais para os atributos ecomorfológicos de doze espécies estudadas.



Fonte: Coutinho, I.M. (2021)

## 5 CONSIDERAÇÃO E DISCUSSÃO GERAL

### 5.1 Análises: Estrutura e diversidade da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe

Os resultados apresentados na seção anterior sobre a ictiofauna fóssil da Bacia do Araripe tiveram seus dados extraídos apenas de coleções paleontológicas, que foram alimentadas durante anos por coletas realizadas pelos próprios pesquisadores das coleções, por colecionadores que fizeram doações ou por material proveniente de apreensão. Portanto alguns dados importantes são desconhecidos ou foram perdidos, como: a exatidão do posicionamento estratigráfico dos espécimes, análise dos perfis estratigráficos, afloramentos de coleta, coordenadas geográficas. Porém, é possível gerar informações importantes a partir dos materiais de coleção. Com a utilização desses acervos foi possível chegar a uma elevada quantidade de espécimes ( $n=10.474$ ) e a uma boa amostragem de táxons ( $n=32$ ), abrangendo praticamente todos os táxons de peixes catalogados até o presente momento na bacia (MAISEY, 1991a; BRITO; YABUMOTO, 2011; POLCK et al., 2015).

O estudo proposto aqui é abordado de forma inédita para a Bacia do Araripe e outras bacias do Cretáceo no território brasileiro, impossibilitando a comparação dos dados aqui expostos com outros trabalhos. No entanto, Lund et al. (2012) realizaram um estudo semelhante em uma bacia do Carbonífero (Calcário do Urso Gulch, Formação Hearsh, Montana, EUA) onde, em 41 anos de coletas controladas com análises de dados estratigráficos, adquiriram uma massa de dados com 5.680 exemplares, inseridos em 6 clados, com uma diversidade de 149 espécies de peixes. Os dois estudos revelam semelhanças, quanto à análise de dados de diversidade e abundância, graças às características de *Lagerstätten* das bacias, pois ambas são consideradas assim pela sua abundância e excelente preservação dos fósseis. Porém a abundância do Araripe é superior a encontrada nos Calcários do Urso Gulch, mesmo apresentando uma menor diversidade de táxons ( $n=33$ ) com apenas 3 clados.

Em termo faunístico de composição o calcário do Urso Gulch não pode ser comparado a Bacia do Araripe por ser uma fauna mais antiga e exclusivamente marinha, que apresenta uma maior quantidade de espécies de Chondrichthyes (84)

em contrapartida com as 3 espécies do Araripe, e por ser algo raro no registro geológico. Ainda não foi descoberta outra fauna que se compare a essa, fornecendo uma visão incomum sobre a evolução das espécies teleósteo marinhos.

As três formações apresentam suas peculiaridades quanto a sua composição e abundância ictiofaunística (POLCK et al., 2015), a Formação Crato e Ipubi chegam próximas quanto a diversidade e conseqüentemente ao número de táxons, a primeira com 12 a segunda com 11, porém a abundância da Formação Crato (n=3.269) alcança números superiores em relação a Formação Ipubi (n=254). Dentre elas, a Formação Romualdo apresenta uma maior diversidade de táxons, maior número de famílias e espécimes. Elas são cronologicamente distintas, por isso não é possível comparar a paleoictiofauna de cada uma temporalmente (FARA et al., 2005). Porém, alguns táxons perduram, independente do paleoambiente deposicional podem ser encontrados nas três formações, chegando um total de 7 espécies (Figura 40, Grupo 4), e vale ressaltar não só os táxons em comum, mas as variações que ocorrem, como o aparecimento de outros táxons na assembleia (ROMANO et al., 2016). Essas mudanças de estrutura faunística devem-se as mudanças paleoambientais e climáticas sofridas durante a deposição dessas três formações (VALENÇA et al., 2003; ASSINE et al., 2014).

O ambiente lacustre, raso de baixa energia, com corpos d'água salgada e anóxica, gerou a deposição da Formação Crato (NEUMANN, 1999; NEUMANN et al., 2003; ASSINE, 2007; CATTO et al., 2016). Neste ambiente foram formados os calcários laminados, conhecidos pela quantidade de fósseis (MABESOONE; TINOCO 1973; MARTIL et al., 2007), incluindo os peixes. Apesar da abundância registrada acima (n=3.269), a diversidade dessa formação se apresentou baixa, para os índices de Shannon e Simpson, devido a abundante amostragem de um único táxon, que se tornou dominante na amostra (Figura 39). Na Formação Crato, são extraídas comercialmente, rochas para pavimentação (pedra Cariri), é conhecida por sua excelente preservação e abundância de fósseis (*Lagerstätte*) (SAYÃO; KELLNER 2000; MARTILL, 2007; MARTILI et al., 2007) e essa exploração durante anos vem sendo documentada (VIANA; NEUMANN, 1999; VIDAL; CASTRO, 2009; RODRIGUES; GURGE, 2018). Então a falta de prospecções científicas não é a questão da baixa diversidade de espécies descritas, provavelmente a abundância de peixes nessa formação vai de sentido contrário à diversidade devido às condições

paleoambientais que existiam e que determinavam a dinâmica dessa ictiofauna durante a deposição da Formação Crato (NEUMANN et al., 2003; MAKARKIN; MENON 2005; MARTINS-NETO, 2006; MARTILL et al., 2007; HEIMHOFER et al., 2010; CATTO et al., 2016).

A Formação Ipubi apresentou menor número de indivíduos (n=254), porém as diversidades de Shannos e Simpson ( $q= 1, 2$ ) mostram-se intermediárias entre as duas outras formações, provavelmente pela homogeneidade da amostra. Essa formação com sequência sedimentar de fácies evaporíticas representa um ambiente com frequentes eventos de aridez em um sistema lacustre, tipo sabkkans costeiros. Neste ambiente de águas extremamente salinas, calmas e com profundidade limitada, devido ao aumento da evaporação (NASCIMENTO Jr. et al., 2016), existiu uma ictiofauna com componentes que estavam tanto na Formação Crato quanto na Formação Romualdo (7 táxons de 11). Essas evidências indicam a resistência e permanência temporal de alguns táxons, provando que apesar das mudanças de configuração do ambiente deposicional da bacia ao longo do tempo, e frequentes eventos de mortalidade em massa registrada nas fácies (BRITO, 2007; MARTILL et al., 2008), no entanto essas mudanças não foram o suficiente para causar extinção total dessa fauna, persistindo até a deposição da Formação Romualdo.

Na amostragem encontrada aqui, uma única espécie ocorre apenas na Formação Ipubi, o *Beurlenichthys ouricuriensis* (Figura 40, Grupo1), considerada rara por sua baixa ocorrência, encontrada em apenas uma coleção das onze citadas acima, contudo não é exclusiva dessa formação, ela já foi registrada por outros autores para a Formação Romualdo (FIGUEIREDO; GALLO, 2004; BRITO; YABUMOTO, 2011; DUQUE; BARRETO, 2018).

Nas duas formações anteriormente citadas, alguns autores registraram influência marinha (BOBCO et al., 2017; GOLDBERG et al., 2019), porém esse assunto é bastante controverso entre muitos autores, discordando da influência marinha para essas formações, registrando que as flutuações de salinidade comprovadas em suas fácies são fruto de precipitação e altas temperaturas (MENOR et al., 1993; MARTILL, 1993; NEUMANN, 1999; ASSINE, 1992; 2007; MARTILI et al., 2007; NASCIMENTO JR. et al., 2016). Algumas espécies registradas aqui (*Cladocycclus gardneri*, *Dastilbe crandalli*, *Santanichthys diasii*, *Tharrhias araripis*, *Paraelops cearenses*) que aparecem nas três formações (Figura 10, Grupo

4) possuem naturalmente certa tolerância a ambiente com salinidade elevada, por isso não são boas como indicadores de ambiente restritamente marinho. Entretanto, o gênero *Belonostomus* encontrado no Grupo 4 tem distribuição geográfica global em vários estratos marinhos (Europa, Oriente Médio, América do Norte, América do Sul e África) (BRITO; YABUMOTO, 2011).

Diferentemente das demais, a Formação Romualdo está ligada a um ciclo transgressivo-regressivo, com claras evidências de influência marinha comprovada no registro fóssilífero e geológico (BEURLEN, 1962; 1966; MABESOONE; TINOCO, 1973; PRADO et al., 2015; CUSTÓDIO et al., 2017). Isso pode explicar a elevada diversidade (32), em comparação com as outras, porém a diversidade dessa formação (Figura 10) mostra valores semelhantes à amostragem Geral, indicando estabilidade nesses valores, e que essa fauna pode ser um pouco mais diversa, mas não chega a níveis registrados por Lund et al., (2012) em situação de *Lagerstätte*.

Seguindo os estudos realizados por Assine (1994; 2007) e Assine et al., (2014) baseados em paleocorrentes e outras evidências e estruturas geológicas, a transgressão marinha na Bacia do Araripe só seria possível de Sudeste para noroeste, através do Recôncavo-Tucano, com a presença de fósseis intimamente ligados à fauna Tetiana, não seria o suficiente para reforçar a transgressão marinha na Bacia do Araripe por outras vias (ASSINE et al., 2016), como é relatado por outros autores (ARAI; COIMBRA, 1990; ARAI, 1999; 2014; MARTILL, 1993). No entanto, os estudos geológicos (ASSINE, 1994; 2007; ASSINE et al., 2014; ASSINE et al., 2016) ainda não explicam a ocorrência de gêneros documentados aqui a partir da Formação Ipubi, como *Vinctifer* e *Rhacolepis*, que estão intimamente relacionados às assembleias Aptianas / Albanas da parte ocidental do Tétis na Colômbia, Venezuela e México (MOODY; MAISEY, 1994; BRITO, 1997; MAISEY, 2000; MAISEY; MOODY, 2001; BRITO; YABUMOTO, 2011). O que foi proposto por Bobco et al. (2017) e Goldberg et al. (2019) pode explicar a presença de desses táxons nessa formação, mas não explica a conectividade e presença de alguns fósseis do Grupo Santana (Formação Crato, Ipubi e Romualdo) em formações próximas, como a Formação Codó, que fica a aproximadamente 300 km de distância e apresenta similares elementos da paleoicnofauna: *Cladocyclus gardneri*, *Rhacolepis buccalis*, *Brannerion latum*, *Tharrhias araripis*, *Santanichthys diasii*, *Axelrodichthys araripensis*, *Calamopleurus*, *Vinctifer*, *Araripelepidotes temnurus*,

*Dentilepisosteus laevis* e *Dastilbe crandalli* (MAISEY, 2000; SANTOS; CARVALHO, 2004; LINDOSO et al., 2016). Em algum momento durante a deposição das formações, estas bacias (Parnaíba e Araripe) estavam conectadas por vias marítimas (LINDOSO et al., 2016), porém, as evidências paleontológicas necessitam de embasamento geológico para manter essa afirmação.

## 5.2 Análises: Ecomorfologia de peixes do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil

Estudos sobre a ecomorfologia de peixes atuais não são abundantes (CARDOSO et al., 2015), e de peixes fósseis são ainda mais raros. Esses estudos auxiliam no conhecimento ecológico de muitas espécies, na distribuição, preferência de habitats e hábitos alimentares (PALMEIRA; MONTEIRO-NETO, 2010; PESSANHA et al., 2015; NORTON et al., 1995). Os resultados apresentados aqui sobre a ecomorfologia de peixes fósseis na Bacia do Araripe são inéditos para essa bacia, assim como para as demais descritas e estudadas em território brasileiro. Mesmo a amostragem sendo realizadas com apenas 12 espécies, distribuídas entre 137 indivíduos, ela se torna de grande valia para entender o contexto ambiental e as relações ecológicas dessas espécies extintas. O menor comprimento total de peixes capturados entre as doze espécies foi registrado para *Dastilbe crandalli* (19,25 mm) e o maior para *Cladocyclus gardneri* (1440 mm), mostrando a diversidade de tamanhos dos peixes dessa fauna.

Além do pioneirismo na ecomorfologia, o presente estudo é pioneiro para relações comprimento x comprimento de 6 espécies de peixes registradas na Bacia do Araripe, servindo de base para estudos mais aprofundados da estrutura dessa fauna. Todas as relações (CT/CP, CT/CC, CP/CC, CP/AMC) foram significativas ( $p < 0,01$ ), os valores de  $R^2$  estiveram próximos aos valores da linha de regressão ajustada, ou seja, mostrando uma variância com maior confiabilidade, pois os valores estimados estão mais próximos dos valores esperados. Esses dados trazem um modelo linear aplicável a fauna de peixes fósseis da Bacia do Araripe, podendo ser observado no gráfico (Figura 11). As relações CT/CP mereceram destaque para as 6 espécies, revelando coeficientes muito aproximados de "1" ( $R^2 \sim 0,95$ ), deste modo, estas espécies mostraram uma correlação quase perfeita entre as medidas citadas acima.

A maioria das relações métricas mostraram valores de  $b > 1$ , com indicativos de alometria positiva, mostrando que a o componente da variável dependente ( $Y = CT$  ou  $CP$ ) cresce a uma taxa mais rápida que a variável resposta ( $X = CP$  ou  $CC$ ). A relação  $AC/AMC$  para as espécies *Cladocyclus gardneri* e *Neoproscinetes penalvai* demonstrou ter um crescimento alométrico negativo, enquanto para *Dastilbe crandalli* demonstrou ter um crescimento alométrico positivo, porém os valores ficam próximos a isometria, mas apesar disso, não houve evidências suficientes para descartar a hipótese que os exemplares possuem essa correlação diferente da isométrica. Assim como a relação  $CT/CP$  de *Calamopleurus cylindricus* e *Vinctifer comptoni* que também tendem a isometria (Tabela 5). Em ambientes próximos a costa espera-se que em uma determinada fauna, a maioria das espécies analisadas apresentem isometria ou alometria positiva em seu respectivo tipo de crescimento, que se deve a vasta disponibilidade de alimentos fornecidos pelo habitat (FERRAZ; GIARRIZZO, 2015; BARRILLI, 2018), e esse padrão é descrito aqui para as 6 espécies de peixes fósseis da Bacia do Araripe em primeira mão.

Em estudos com peixes atuais a estimativa da relação comprimento x comprimento, peso correspondente a um determinado comprimento, fator de condição e gordura corporal está atrelada a avaliação do bem-estar das espécies (TESCH, 1968). Para a ecologia de peixes fósseis esses fatores podem indicar melhores condições ambientais, que proporcionaram um bom desenvolvimento dessas espécies extintas. O que pode ser sugerido para estudos posteriores, é a análise das relações comprimento x comprimento de diferentes espécies de peixes, separando-as entre suas respectivas formações, e comparando as mesmas que fazem intersecção entre as formações para avaliação dos diferentes ambientes pretéritos. Neste caso, a ictiofauna pode ser utilizada para descrever as condições ambientais das Formação Crato, Ipubi e Romualdo, pois elas foram depositadas com diferentes contextos paleoecológicos, ajudando a revelar um pouco dessa história e a reconstruir esse cenário.

Com exceção do grupo 5 formado por duas espécies de corpo alto achatado lateralmente (*Araripichthys castilhoi* e *Neoproscinetes penalvai*), o morfótipo mais comum é basicamente o fusiforme (Figura 14), indicando que essas espécies exploravam recursos ao longo da coluna d'água (HYMAN, 1966; GATZ JR, 1979b; ROMER; PARSONS, 1985;). A análise de componentes principais foi explicada com

os dois primeiros eixos, ambos relacionados a locomoção e captura de presas, o sucesso e direcionamento dessas atividades no meio iram definir as guildas de cada espécie, ou seja, que papel cada espécie desempenha, e se elas competem ou cooperam entre si (SCHOENER, 1974; NORTON et al., 1995; BUSER et al., 2019).

Enquanto a caracterização da ecomorfologia trófica de uma fauna de peixes moderna é relativamente documentada (ALEXANDER, 1967; GOSLINE, 1971; GATZ JR, 1979a, 1979b; WIKRAMANAYAKE, 1990; DOUGLAS; MATHEWS, 1992; MOTTA, 1995; WAINWRIGHT; RICHARD, 1995; PIORSKI et al., 2005; TEIXEIRA; BENNEMANN, 2007; PESSANHA et al., 2015; CARDOSO et al., 2019), o mesmo não é tão facilmente obtido no registro fossilífero, devido à falta de preservação dessa atividade. Maisey (1994) fez um apanhado de evidências diretas e indiretas da possível dieta de várias espécies de peixes registradas na Bacia do Araripe, contribuindo para preencher algumas lacunas com relação as interações ecológicas dessa fauna.

Aqui faremos uma junção e discussão dos resultados encontrados no presente documento com os registros realizados por Maisey (1994), a fim de responder as indagações recorrentes citadas acima, para tal serão utilizados os grupos formados no dendrograma (Figura 12), mostrando as relações entre eles:

Grupo 1 – Esse grupo foi composto por dois predadores de grande porte, com corpo, pedúnculo caudal e nadadeira robustas; o *Calamopleurus cylindricus* possuía uma boca com grandes dentes cônicos e o *Paraelops cearenses* uma boca grande revestida por uma placa dentária, indicando prováveis hábitos durofágos; essas são consideradas características de peixes que se alimentam de presas grandes, com uma boa capacidade natatória, provavelmente bons em emboscadas e ataques rápidos, com o aparato bucal adaptado a captura de presas mais evasivas (TEIXEIRA; BENNEMANN, 2007). Maisey (1994) analisou alguns exemplares de *C. cylindricus* evidenciando vestígios de presas na região faríngea, *Vinctifer comptoni*, *Cladocycclus gardneri* e um *Calamopleurus* juvenil, indicando preferência principalmente por *Vinctifer*.

Grupo 2 – A morfologia do *Vinctifer comptoni* indica um peixe com um corpo mais hidrodinâmico, não há evidências diretas concisas da sua dieta; apresenta um rostro longo e uma cabeça comprida, que abriga rastros branquiais mais

desenvolvidos, e todas essas evidências morfológicas indicam hábitos filtradores (MAISEY, 1994).

Grupo 3 – É um grupo mais misto, englobando 4 espécies com características tróficas distintas. O *Cladocycclus gardneri* morfologicamente é o mais distinto de todos desse grupo, porém evidências tratadas por Maisey (1994) revelam uma competição entre essa espécie e o *Notelops brama* pela mesma presa, e essas diferenças morfológicas indicam que eles adotaram estratégias de captura diferente. Para o *Araripelepidotes temnurus* e *Brannerion latum* não foram registrados evidências diretas de dieta, o primeiro não possui dente e o segundo possui uma placa dentária, com aparente hábitos durófagos.

Grupo 4 – Com apenas uma espécie, o quarto grupo fica separado dos demais no diagrama (Figura 13) revelando a morfologia do *Dastilbe crandalli* com nadadeiras longas em relação ao tamanho do corpo. Segundo Maisey (1994) o *Dastilbe* é um peixe sem dentes que poderia se alimentar por sucção, e sua principal dieta seria composta por larvas de insetos, porém isso seria apenas uma suposição, a única evidência de alimentação é de canibalismo.

Grupo 5 – Esse grupo é formado por duas espécies lateralmente comprimidos e altos, indicando preferência por ambientes de águas calmas e capacidade de realizar manobras em baixa velocidade e deslocamentos verticais (ALEEV, 1969; GATZ JR, 1979a; WEBB, 1984; CASATTI; CASTRO, 2006). O *Araripichthys castilhoi* é mais um peixe da Formação Romualdo que não possui dentição nem registro da sua dieta ou atividade trófica, em quanto que o *Neoproscinetes penalvai* apesar de não possuir nenhum registro direto da sua dieta, possui uma dentição com dentes truncados indicando hábito durófago (MAISEY, 1994), porém ambos não têm dados de atividades tróficas conclusivos.

Grupo 6 – O *Rhacolepis buccalis* é um predador médio, suas atividades de predação são bem observadas no registro fóssilífero, as vezes com mais de uma presa no estômago de um único exemplar. O *Tharrhias araripis* com proporções corporais bem semelhantes ao *Rhacolepis*, não possui dentição, os únicos registros de alimentação são de um decápoda de olhos grandes e um pequeno peixe ainda não identificado (MAISEY, 1994). Basicamente as duas espécies poderiam competir entre si pelas mesmas presas, e as semelhanças morfométricas facilitariam essa competição pelo mesmo nicho. Normalmente são encontrados vários exemplares

dessas duas espécies numa mesma localidade, indicando um comportamento de cardume.

Num todo os morfotipos documentados aqui aparentam ser generalistas tanto de recursos alimentares quanto na locomoção, sendo consideradas espécies simpátricas com morfologia semelhante, que podem apresentar forte potencial competitivo (WOOTTON, 1999), com algumas ressalvas e peculiaridades de espécies para espécie.

A maioria dos exemplares encontrados aqui são oriundos da Formação Romualdo, com exceção para o *Dastilbe crandalli* e o *Cladocyclus gardneri* mais encontrados na Formação Crato, isso se dá devido a excelente estado de preservação dos fósseis da Formação Romualdo além de uma maior diversidade de espécies.

Tudo abordado aqui, pode ser considerado um pequeno passo para uma nova visão da ictiofauna fóssil da Bacia do Araripe. Ainda a muito a ser analisado para uma descrição completa da estrutura dessa comunidade, ajudando a compreender suas interações intra e interespecíficas. Seria interessante extrair dos fósseis mais informações diretas da sua dieta, como conteúdo faríngeo e estomacal, mas sabemos as dificuldades da preservação dessas evidências. Outra saída para entender a distribuição dessas espécies no ambiente seria uma análise na morfologia funcional mais detalhada em cada táxon.

## 6 CONCLUSÕES

A partir das análises da estrutura, diversidade e ecomorfologia da ictiofauna do Grupo Santana da Bacia do Araripe, foi possível chegar as seguintes conclusões:

- Devido a grande quantidade de material coletado, em um considerável número de coleções, sendo encontrado três Classes principais de peixes (Actinopterygiis, Chondrichthyes e Sarcopterygiis), é possível concluir que o Grupo Santana da Bacia do Araripe é um *Lagerstätte* com alta abundância, mas a quantidade de táxons revela uma baixa diversidade comparada a outras localidades com condições semelhantes.
- A Formação Crato é tão abundante quanto a Formação Romualdo, mas apresenta uma baixa diversidade, sendo inferior a Formação Ipubi que possui uma quantidade de indivíduos menor que as outras formações. Isso mostra uma disparidade entre as formações, principalmente quanto à diversidade de táxons, provavelmente provocada pela mudança de configuração ambiental, pois cada formação possui características ambientais distintas.
- É necessário chamar atenção para a diversidade de táxons da Formação Romualdo, com a presença de componentes da fauna Tetiana mostrando que isso é reflexo da influência da transgressão marinha na formação.
- Foram obtidos aqui as primeiras relações comprimento x comprimento de exemplares de peixes fósseis encontrados na Bacia do Araripe. E essas relações mostraram crescimento alométrico positivo e isométrico, indicando um bom desenvolvimento dessas espécies num ambiente próspero, quanto a disponibilidade de alimento e recursos para a sua sobrevivência.
- Não existe diversidade ou uma grande variabilidade de características morfológicas muito distinta na ictiofauna da Bacia do Araripe. A maioria dos exemplares é de formato fusiforme, com algumas poucas exceções, e características sutis de alguns exemplares. Isso indica que espécies diferentes poderiam competir pelos mesmos recursos e dividirem o mesmo nicho em diversas ocasiões, e que estariam inseridas em um ambiente mais uniforme.

## REFERÊNCIAS

- AGASSIZ, L. 1833–1844. **Recherches sur les Poissons fossiles**. - 5 vols.. 1420 pp.. suppl.; Neuchâtel et Soleure (Petitpierre).
- AGASSIZ, J. L. R. 1841. **On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará. in the north of Brazil**. *Edinburgh New Philosophical Journal*. Edinburgh 30. 82–84.
- ALEEV, Y. G. 1969. **Functional and gross morphology in fish**. *Israel Program of Scientific Translations*. Jerusalem. TT. 67-51391.
- ALEXANDER, R. M. 1967. **Functional design in fishes**. *Published by Hutchinson University Library*, London. pp. 160.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M. 2010. **On the occurrence of *Araripichthys* in the Tlayúa Quarry (Albian), Central Mexico**. Fifth International Meeting on Mesozoic Fishes. Global Diversity and Evolution. Abstract Book and Field Guide. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- APPLEGATE, S. 1996. **An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodriguez, Puebla**. In: Arratia, G. and G. Viöhl, (eds.): *Mesozoic Fishes— Systematics and Paleoecology*. pp. 529–538. Verlag Dr. F. Pfeil, München.
- ARAI, M.; COIMBRA, J. C. 1990. **Análise paleoecológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe)**. In: 1º Simpósio da Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste. Crato-CE. Atas. 1. p.225-239.
- ARAI, M.; LANA, C. C.; PEDRÃO, E. 1994. **Ecozona Subtilisphaera spp.: Registro eocretáceo de um importante episódio ecológico do Oceano Atlântico primitivo**. *Acta Geologica Leopoldensia*. XVII. 39: 521-538.
- ARAI, M. 1999. **A transgressão marinha mesocretácea: sua implicação no paradigma da reconstituição paleogeográfica do Cretáceo no Brasil**. In: 5º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil. Serra Negra. *Boletim*. p. 77-582.
- ARAI, M. 2014. **Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective**. *Brazilian Journal of Geology*. 44: 339-350.
- ARAI, M.; ASSINE, M. L. 2020. **Chronostratigraphic constraints and paleoenvironmental interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) based on palynology**. *Cretaceous Research* 116 (2020) 104610.
- ASSINE, M. L. 1990. **Sedimentação e tectônica da Bacia do Araripe. Nordeste do Brasil**. Rio Claro, 124p, (Dissertação de Mestrado, IGCE/UNESP).
- ASSINE, M. L. 1992. **Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. *Revista Brasileira de Geociências*. São Paulo, v. 22. n. 3. p. 289-300, set.

- ASSINE, M. L. 1994. **Paleocorrentes e Paleogeografia na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. *Revista Brasileira de Geociências*. São Paulo, v. 24. n. 4. p. 223-232. dez.
- ASSINE, M. L. 2007. **Bacia do Araripe**. *Boletim de Geociências da Petrobras*. Rio de Janeiro, v. 15. n. 2. p. 371-389, maio/nov.
- ASSINE, M. L.; PERINOTTO, J. A. J.; ANDRIOLLI, M. C.; NEUMANN, V. H.; MESCOLOTTI, P. C.; VAREJÃO, F. G. 2014. **Sequências Depositionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. *Boletim de Geociências da Petrobras*. 22: 3-28.
- ASSINE, M. L.; QUAGLIO, F.; WARREN, L.V.; SIMÕES, M.G. 2016. **Comments on paper by M. Arai: "Aptian/Albian (early cretaceous) paleogeography of the south atlantic: a paleontological perspective**. *Braz. J. Genet.* 46 (1), 3–7.
- BÁEZ, A. M.; MOURA, G. J. B.; GÓMEZ, R. O. 2009. **Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications of the early divergence of neobatrachians**. *Cretaceous Research* 30: 829-846.
- BALON, E. K.; CRAWFORD, S. S.; LELEK, A. 1986. **Fish communities of the upper Danube river (Germany. Austria) prior to the new Rhein-Main-Donau connection**. *Environmental. Biology of Fish.* v. 15. n. 4. p. 243-271.
- BAREL, C. D. N. 1983. **Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes)**. *Neth. J. Zool.*. Leiden. v. 33. n. 4. p. 357-424.
- BARRILLI, G. H. C.; VALE, J. G.; BRANCO, J. O.; VERANI, J. R. 2018. **Weight-length relationship of 53 species of fish associated to artisanal trawl fisheries in the southern Brazil**. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* (2018), 13(1): 36-42.
- BARROS, O. A.; PONTES, A. P.; BATISTA, M. E. P.; SILVA, J. H.; SARAIVA, A. Á. F.; 2016. **Aspectos Paleoecológicos da Macrofauna dos Folhelhos Associados à Camada de Gipsita, Bacia do Araripe**.  
<https://www.researchgate.net/publication/311977191>. DOI: 10.18190/1980-8208/estudosgeologicos.v26n2p147-156
- BATISTA, D. L.; CARVALHO, I. S. 2007. **O gênero Araripemys (Chelonii, Pleurodira) no Cretáceo brasileiro**. In: CARVALHO I.S.. CASSAB R.C.T.. SCHWANKE C.. CARVALHO M.A.. FERNANDES A.C.S.. RODRIGUES. M.A.C.. CARVALHO M.S.S.. ARAI M.. OLIVEIRA M.E.Q. (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida*. Rio de Janeiro. Editora Interciência. v. 1. p. 291-297.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. 2007. **Ecologia: de Indivíduos a Ecosistemas**. Tradução SANCHES. A. M.; MARQUES. J.C.B.; OLIVEIRA. P.L.; HARTZ. S. M. 4 ed. Porto Alegre: Artmed. 740 pp.
- BEURLLEN, K. 1962. **A geologia da Chapada do Araripe**. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 34: 365-370.
- BEURLLEN, K. 1963. **Geologia e Estratigrafia da Chapada do Araripe**. In: XVII Congresso Brasileiro de Geologia. Recife. *Suplemento*. p.10-47.

- BEURLEN, K. 1966. **Novos equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências.* 389: 455-464.
- BEURLEN, K. 1971. **As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil).** *Anais da Academia Brasileira de Ciências.* 43: 411-415.
- BOBCO, F. E. R.; GOLDBERG, K.; BARDOLA, T. P. 2017. **Modelo deposicional do Membro Ipubi (Bacia do Araripe, nordeste do Brasil) a partir da caracterização faciológica, petrográfica e isotópica dos evaporitos.** *Pesquisas em Geociências.* 44 (3): 431-451. set./dez.
- BOCK, W. J.; VON WAHLERT, G. 1965. **Adaptation and the form-function complex.** *Evolution. Lawrence.* v. 19. n. 3. p. 269-299.
- BONFIM JÚNIOR, F. C.; MARQUES, R. B. 1997. **Primeiro registro fóssil de Lepidosauria, squamata, lacertilia na Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, NE do Brasil.** In: Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados. 13. La Rioja. 1997. Resúmenes. p.18.
- BUSER, T. J.; FINNEGAN, D. L.; SUMMERS, A. P.; KOLMANN, M. A. 2019. **Have Niche, Will Travel. New Means of Linking Diet and Ecomorphology Reveals Niche Conservatism in Freshwater Cottoid Fishes.** *Integrative Organismal Biology*, Volume 1, Issue 1, obz023, <https://doi.org/10.1093/iob/obz023>.
- BLUM, S. 1991a. **Brannerion Jordan, 1919.** In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas.* Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 218-235.
- BLUM, S. 1991b. **Dastilbe Jordan, 1910.** In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas.* Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 274-283.
- BLUM, S. 1991c. **Tharrhias Jordan and Branner, 1908.** In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas.* Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 286-295.
- BRAUN, O. P. G. 1966. **Estratigrafia dos sedimentos da parte interior da Região Nordeste do Brasil (Bacias de Tucano-Jatobá, Mirandiba e Araripe).** Rio de Janeiro: Divisão de Geologia e mineralogia. 75 p. *Boletim* (Brazil. Divisão de Geologia e Mineralogia. 236).
- BREDA, L. OLIVEIRA, E. F.; GOULART, E. 2005. **Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais.** *Acta Sci. Biol. Sci.* Maringá. v. 27. n. 4. p. 371-381.
- BRITO, I. M. 1987. **Nota preliminar sobre uma nova efêmera do Cretáceo do Ceará (Insecta Ephemeroptera).** In: Congresso Brasileiro de Paleontologia. 10. Rio de Janeiro. Anais. SBP. p.593-597.
- BRITO, P. M.; FERREIRA, P. L. N. 1989. **First Hybodont from Chapada do Araripe.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências.* 61(1):53-57.
- BRITO, P. M. 1992a. **Tribodus limae Brito & Ferreira, 1989 (Chondrichthyes-Elasmobranchii) du Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil):**

**Nouvelles données sur l'anatomie et la position systématique.** *Géobios, Mém. Special*, 14: 143–150.

BRITO, P. M.; SÉRET, B. 1996. **The New Genus *Iansan* (Chondrychthies, Rhinobatoidea) from the Lower Cretaceous of Brazil and its Phylogenetic relationships.** In: Arratia, G. and G. Viöhl. (eds.): *Mesozoic Fishes. — Systematics and Paleoecology*: 47–62; Verlag Dr. F. Pfeil, München.

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

BRITO, P.; MARTILL, D. M.; WENZ, S. 1998. **A semionotid fish from the Crato Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Brazil: paleoecological implications.** *Oryctos* 1:37–42.

BRITO, P. M.; MARTILL, D. M. 1999. **Discovery of a juvenile Coelacanth in the lower Cretaceous Crato Formation. Northeastern Brazil.** *Cybium*. 23 (3): 311-314.

BRITO, P. M. 2000. **A new halecomorph with two dorsal fins, *Placidichthys bidorsalis* n.g., n.sp. (Actinopterygii: Halecomorphi) from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin. northeast Brazil.** *Compte Rendus de l'Académie des Sciences*. Paris. 331: 749-754.

BRITO, P. M.; MEUNIER, F.; GAYET, M. 2000. **The morphology and histology of the scales of the Cretaceous gar *Obaichthys* (Actinopterygii: Lepisosteidae): phylogenetic implications.** *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 331: 823–829.

BRITO, P. M.; GALLO, V. 2003. **A new species of *Lepidotes* (Neopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Northeastern Brazil.** *J. Vertebr. Paleontol* 23(1): 47-53.

BRITO, P. M.; SUÁREZ, M. E. 2003. **Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America.** *Revista Geológica de Chile*, 30(1):117-127

BRITO, P. M. 2007. **The Crato Formation fish fauna.** In: Martill, D., G. Bechly, and R. F. Loveridge. (eds.): *The Crato Fossil Beds of Brazil. -Window into an Ancient World*. pp. 429–443. *Cambridge University Press*. Cambridge.

BRITO, P. M.; ALVARADO-ORTEGA, J. 2008. **A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, northeastern Brazil, with a revision of the biogeographical distribution of the Ophiopsidae.** In: Cavin, L., A. Longbottom, and M. Richter. (eds.): *Fishes and the Break-up of Pangea*. pp. 145–154. *Geological Society, London*.

BRITO, P. M.; AMARAL, C. R. 2008. **An overview of the specific problems of *Dastilbe* Jordan, 1910 (Gonorynchiformes, Chanidae) from the Lower Cretaceous of western Gondwana.** In: Arratia, G., H. P. Schultze, and M. V.

Wilson. (eds.): *Mesozoic Fishes 4. —Homology and Phylogeny*. pp. 279–294. Verlag Dr. F. Pfeil. Munchen.

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

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**. *Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist. Hum. Hist.. Ser. A*. 9: 107–136. March 31.

BRITO, P. M.; LEAL, M. E. C.; GALLO, V. 2013 **New Lower Cretaceous guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea) from the Santana Formation, Northeastern Brazil**. *Boletim do Museu Nacional. Nova Série. Geologia*. 76:1-13.

BRITO NEVES, B. B. 1990. **A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional**. In: SIMP. Sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste. I. Crato. Atas... Grato. DNPM. p. 21-33.

CAMPOS, D. A.; WENZ, S. 1982. **Première découverte de coelacanth dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripr (Brésil)**. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris*, 294, sér. II: 1151–1154.

CARDOSO, D. C.; SOUZA, F. K. S.; FREITAS, C. E. C. 2015. **A ecomorfologia como ferramenta em estudos que abordam a alimentação e o uso de habitats por assembleias de peixes**. *Scientia Amazonia*, v.4, n.2, 85-91, Revista on-line <http://www.scientia.ufam.edu.br> Mai-Ago ISSN:2238.1910

CARDOSO, D. C.; deHART, P.; FREITAS, C. E. C.; SIQUEIRA-SOUZA, F. K. 2019. **Diet and ecomorphology of predator fish species of the Amazonian floodplain lakes**. *Biota Neotropica*. 19(3): e20180678. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0678>.

CARMO, D. A.; RAFAEL. R. M. L.; VILHENA, R. M.; TOMASSI, H. Z. 2004. **Redescrção de *Theriosynoecum silvai* e *Darwinula martinsi*, Membro Crato (Formação Santana), cretáceo inferior, Bacia do Araripe, NE, Brasil**. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(2):151-158. Julho/Agosto.

CARVALHO, M. S. S. 2002. **O Gênero Mawsonia (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das Bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luis**. Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado, 172 p.

CARVALHO, M. S. S.; SANTOS, M. E. C. M. 2005. **Histórico das Pesquisas Paleontológicas na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*. Vol. 28-1 / p. 15-34.

CARVALHO, I. S.; NOVAS, F. E.; AGNOLÍN, F. L.; ISASI, M. P.; FREITAS, F. I.; ANDRADE, J. A. 2015a. **A Mesozoic bird from Gondwana preserving feathers**. *Nature Communications* 6:1–5.

- CARVALHO, I. S.; NOVAS, F. E.; AGNOLÍN, F. L.; ISASI, M. P.; FREITAS, F. I.; ANDRADE, J. A. 2015b. **A new genus and species of enantiornithine bird from the early Cretaceous of Brazil.** *Brazilian Journal of Geology* 45 (2): 161–171 doi 10.1590/23174889201500020001.
- CARVALHO, M. S. S.; GALLO, V., SANTOS, H. R. S. 2013. **New species of coelacanth fish from the Lower Cretaceous (Albian) of the Grajaú Basin, NE Brazil.** *Cretac Res.* 46:80–89.
- CASATTI, L.; CASTRO, R. M. C. 2006. **Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brasil.** *Neotropical Ictiology, Porto Alegre*, v. 4, n. 2, p. 203-214.
- CASTRO, D. L.; BRANCO, R. M. G. C. 1999. **Caracterização da arquitetura interna das Bacias do Vale do Cariri (NE do Brasil) com base em modelagem gravimétrica 3-D.** *Brazilian Journal of Geophysics.* Vol. 17(2.3).
- CATTO, B.; JAHNERT, R. J.; WARREN, L. V.; VAREJAO, F. G.; ASSINE, M. L. 2016. **The microbial nature of laminated limestones: Lessons from the Upper Aptian, Araripe Basin, Brazil.** *Sedimentary Geology* 341. 304–315.
- CAVIN, L. 1997. **Nouveaux Teleostei du gisement du Turonien inférieur de Goulmima (Maroc).** *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris*, 325: 719–724.
- CAVIN, L.; FOREY, P. L. 2004. **New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, Southern Morocco.** *Mesozoic Fishes 3 – Syst Paleoenviron Biodivers*:493–506.
- CAVIN, L.; VALENTIN, X.; GARCIA, G. 2016. **A new mawsoniid coelacanth (Actinistia) from the Upper Cretaceous of Southern France.** *Cretac Res.* 62:65–73.
- COIMBRA, J. C.; ARAI, M.; CARREÑO, A. L. 2002. **Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil.** *Geobios.* 35: 687-698.
- CONCEIÇÃO, J. C. J.; ZALAN, P. V.; WOLFF, S. 1988. **Mecanismo, evolução e cronologia do Rift Su Atlântico.** *Boletim de Geociências da Petrobrds.* 2. 255-265.
- CUSTÓDIO, M. A.; QUAGLIO, F.; WARREN, L. V.; SIMÕES, M. G.; FÜRSICH, F. T.; PERINOTTO, J. A. J.; ASSINE, M. L. 2017. **The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingressión in the interior of Northeast Brazil.** *Sedimentary Geology* 359 1–15
- CHAO, A.; GOTELLI, N. J.; HSIEH, T. C.; SANDER, E. L.; MA, K. H.; COLWELL, R. K.; ELLISON, A. M. 2014. **Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies.** *Ecological Monographs.* 84. 45–67.

- CHAO, A.; JOST, L. 2015. **Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species**. British Ecological Society, *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 873–882.
- DAVIS, S. P.; MARTILL, D. M. 1999. **The gonorynchiform fish *Dastilbe* from the Lower Cretaceous of Brazil**. *Palaeontology*, 42 (4): 715–740.
- DOUGLAS, M. E.; MATHEWS, W. 1992. **Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage**. *Oikos*, v. 65 p. 213-224.
- DIAS-BRITO, D.; TIBANA, P.; ASSINE, M. L.; ROSSETTI, D. F. 2015. **Laminitos lacustres organo-calcários neaptianos ricos em ostracodes, NE do Brasil: bacias do Araripe, Potiguar e Parnaíba. Aptiano superior (Alagoas superior)**. In: D. Dias-Brito. P. Tibana (Eds.). *Calcários do Cretáceo do Brasil: um Atlas*. UNESP/UNESPetro. Rio Claro. pp. 49-119.
- DIETZE, K. 2007. **Redescription of *Dastilbe crandalli* (Chanidae, Euteleostei) from the early cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil**. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(1):8–16. March.
- DUQUE, R. R. C.; BARRETO, A. M. F. 2018. **Novos Sítios Fossilíferos da Formação Romualdo, Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, Exu, Pernambuco, Nordeste do Brasil**. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ* ISSN 0101-9759 e-ISSN 1982-3908 - Vol. 41 - 1 /p. 05-14
- FABIN, C. E.; CORREIA FILHO, O. J.; ALENCAR, M. L.; BARBOSA, J. A.; MIRANDA, T. S.; NEUMANN, V. H.; GOMES, I. F.; SANTANA, F. R. 2018. **Stratigraphic Relations of the Ipubi Formation: Siliciclastic Evaporitic Succession of the Araripe Basin**. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 90(2 Suppl. 1): 2049-2071
- FARA, E.; SARAIVA, A. Á. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C.; KELLNER, A. W. A. 2005. **Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications**. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 218. 145–160.
- FERRAZ D., GIARRIZZO, T. 2015. **Weight-length and Length-length relationships for 37 demersal fish species from the Marapanim River, northeastern coast of Pará State, Brazil**. *Biota Amazônia* (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota), v. 5, n. 3, p. 78-82.
- FIGUEIREDO, F.J.; SANTOS, R.S. 1990. **Sobre *Neoprosocinetes penalvai* (Silva Santos, 1970) (Pisces, Pycnodontiformes) do Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil**. *Academia Brasileira de Ciências*, 62(3):269-282.
- FIGUEIREDO, F. J.; GALLO, V. 2004. **A New Teleost fish from the early Cretaceous of Northeastern Brazil**. *Bol Mus Nac N S Geol* 73: 1-23.
- FILLOL, A.; MAISEY, J. G. 2004. **Redescription of *Santanichthys diasii* (Otophysi, Characiformes) from the Albian of the Santana Formation and**

**comments on its implications for otophysan relationships.** *American Museum Novitates*, 3455: 1–21.

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

FOREY, P. L.; MAISEY, J. G. 2010. **Structure and relationships of †Brannerion (Albuloidei), an Early Cretaceous teleost from Brazil.** In: Nelson, J. S., H. -P. Schultze, and M. V. H. Wilson. (eds.): *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. pp. 183–218. 14 Verlag Dr. F. Pfeil, München.

FRAGOSO, L. G.; BRITO, P.; YABUMOTO, Y. 2018. ***Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986 revisited.** *Historical Biology*, p. 1-23.

FROESE, R. 2006. **Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations.** *Journal of Applied Ichthyology*, v. 22, n. 4, p. 241–253, 2006. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>>.

FROESE, R.; BINOHLAN, C. 2000. **Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data.** *Journal of Fish Biology*, v. 56, n. 4, p. 758–773, 2000. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1006/jfbi.1999.1194>>

FUGI, R.; AGOSTINHO, A. A.; HAHN, N. S. 2001. **Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain.** *Revista Brasileira de Biologia*. 61: 27-33.

FREY, E.; MARTILL, D. M. 1994. **A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous-Aptian) of Brazil.** *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. Stuttgart*. 194 (2/3): 379-412.

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

GAYET, M. 1989. **Note préliminaire sur le matériel paléoichthyologique éocétacé du Rio Benito (sud de Bata, Guinée Équatoriale).** *Bulletin Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 4*, 11: 21–31.

GATZ JR., A. J. 1979a. **Ecological morphology of freshwater stream fishes.** *Tul. Stud. Zool. Bot.* V.21, n. 2, p. 91-123,

GATZ JR., A. J. 1979b. **Community organization in fishes as indicated by morphological features.** *Ecology*. v. 60. n. 4. p. 711-718.

GHIGNONE, J. I.; COUTO, E. A.; ASSINE, M. L. 1986. **Estratigrafia e estrutura das bacias do Araripe. Iguatu e Rio do Peixe.** In: Congresso Brasileiro de Geologia. 34., Goiania. Anais.

GOLDBERGA, K.; PREMAOR, E.; BARDOLA, T.; SOUZA, P. A. 2019. **Aptian marine ingression in the Araripe Basin: Implications for paleogeographic**

**reconstruction and evaporite accumulation.** *Marine and Petroleum Geology.* 107. 214–221.

GOSLINE, W. A. 1971. **Functional morphology and classification of Teleostean fish.** *Univ. Hawaii Press, Honolulu.* 208 pp.

GOTTFRIED, M. D; ROGERS, R. R; ROGERS, K. C. 2004. **First record of Late Cretaceous coelacanths from Madagascar.** *Recent Adv Orig Early Radiat Vertebr:*697–691.

GRANDE, L.; BEMIS, W. E. 1998. **A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy.** An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18, suppl. 1, Mem 4: 1–690.

GRANDE, L. 2010. **An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy.** The resurrection of Holostei. *Copeia* 2010, Special Publication 6: 1–871.

HAWKINS, B. A.; FIELD, R.; CORNELL, H. V.; CURRIE, D. J.; GUEGAN, J. F.; KAUFMAN, D. M.; KERR, J. T.; MITTELBACH, G. G.; OBERDORFF, T.; O'BRIEN, E. M.; PORTER, E. E.; TURNER, J. R. G. 2003. **Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness.** *Ecology.* 84. 3105–3117.

HEIMHOFER, U.; ARIZTEGUI, D.; LENNIGER, M.; HESSELBO, S. P.; MARTILL, D. M.; RIOS-NETTO, A. M. 2010. **Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, North-eastern Brazil).** *Sedimentology.* Oxford. v. 57. n. 2. p. 677-694. Feb.

HELFMAN, G. S.; COLLETTE, B. B.; FACEY, D. E.; BOWEN, B. W. 2009. **The diversity of fishes: Biology, Evolution, and Ecology.** West Sussex. Wiley-Blackwell. 720 p.

HERRERA-PÉREZ, J.; PARRA, J. L.; RESTREPO-SANTAMARÍA, D.; JIMÉNEZ-SEGURA, L. F. 2019. **The Influence of Abiotic Environment and Connectivity on the Distribution of Diversity in an Andean Fish Fluvial Network.** *Front. Environ. Sci.* 7:9. doi: 10.3389/fenvs.2019.00009

HIGGINS, C.L.; WILDE, G. R. 2005. **The role of salinity in structuring fish assemblages in a prairie stream system.** *Hydrobiologia* 549:197-203.

HUGUENY, B.; POUILLY, M. 1999. **Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes.** *Journal, Fish Biology.* v. 54. p. 1310 - 1325.

HYMAN, L. H. 1966. **Comparative vertebrate anatomy.** Chicago: The University of Chicago Press.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. 2016. **iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers).** *Methods in Ecology and Evolution.* 7. 1451-1456.

JABLONSKI, D.; SEPKOSKI, J. J. JR. 1996. **Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern.** *Ecology* 77. 1367–1378.

JORDAN, D. S.; BRANNER, J. C. 1908. **The Cretaceous Fishes of Ceará, Brazil.** *Smithson Inst Misc Collec.* LII. p. 1-29.

JORDAN, D. S. 1910. **Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shales at Riacho Doce, state of Alagoas, Brazil.** *Ann Carn Mus* 7(1): 23-24.

JORDAN, D. S. 1919. **New genera of fossil fishes from Brazil.** *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 71: 208– 210.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. 1986. **Primeiro registro de Amphibia (Anuro) no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências.* Rio de Janeiro.58 (4): 610.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. 1988. **Sobre um novo Pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil.** *Anais da Academia Brasileira Ciências.* 60: 459-469.

KELLNER, A. W. A.; MAISEY, J. G.; CAMPOS, D. A. 1994. **Fossil down feather from the Lower Cretaceous of Brazil.** *Palaeontology.* 37 (3): 489-492.

KELLNER, A. W. A. 2002. **Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE, Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro.** In: SCHOBENHAUS. C.. CAMPOS. D.A.. QUEIROZ. E.T.. WINGE. M.. BERBERT-BORN. M. (Eds.). *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil.* DNPM/CPRM/SIGEP. Brasília. pp. 121–130.

KIDWELL, S. M.; FLESSA, K. W. 1996. **THE QUALITY OF THE FOSSIL RECORD: Populations, Species, and Communities.** *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 24:433–64  
Copyright © year by Annual Reviews. Inc. All rights reserved

KOCSIS, Á. T.; REDDIN, C. J.; ALROY, J.; KIESSLING, W. 2019. **The R package divDyn for quantifying diversity dynamics using fossil sampling data.** *Methods Ecol Evol.* 10:735–743. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13161>

LEAL, M. E. C.; BRITO, P. M. 2004. **The ichthyodectiform *Cladocyclus gardineri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana Formation, Lower Cretaceous of Araripe Basin, NE Brazil.** *Annales de Paleontologie (Vért.-Invert.)*, 90: 103–113.

LIMA, M. R. 1978a. **O Paleoambiente deposicional da Formação Santana (Grupo Araripe) segundo evidências palinológicas.** In: Congresso Brasileiro de Geologia. 30. 1978. Recife. *Anais... Recife: Sociedade Brasileira de Geologia.* p. 970-974.

LIMA, M. R. 1978b. **Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil).** 335 f. *Tese (Doutorado)-Universidade de São Paulo.* São Paulo.

- LIMA, R. J. C.; SARAIVA, A. A. F.; LANFREDI, S.; NOBRE, M. A. L.; FREIRE, P. T. C.; SASAKI, J. M. 2007. **Caracterização espectroscópica de peixe do período cretáceo (Bacia do Araripe)**. *Quim. Nova*. Vol. 30. No. 1. 22-24.
- LINDOSO, R. M.; MAISEY, J. G.; CARVALHO, I. S. 2016. **Ichthyofauna from the Codó Formation. Lower Cretaceous (Aptian, Parnaíba Basin), Northeastern Brazil and their paleobiogeographical and paleoecological significance**. *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology* 447. 53–64
- LUND, R.; GREENFEST-ALLEN, E.; GROGAN, E. D. 2012. **Habitat and diversity of the Bear Gulch fish: Life in a 318 million year old marine Mississippian bay**. *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. 342–343. 1–16.  
doi:10.1016/j.palaeo.2012.04.016
- LUND, R.; GREENFEST-ALLEN, E.; GROGAN, E. D. 2014. **Ecomorphology of the Mississippian fishes of the Bear Gulch Limestone (Heath formation, Montana, USA)**. *Environ Biol Fish*. DOI 10.1007/s10641-014-0308-x
- MAISEY, J. G. 1986. **Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil**. *American Museum Novitates*. 2866: 1–30.
- MAISEY, J. G. 1991a. **Santana Fossils: an Illustrated Atlas**. *Tropical Fish Hobbyist Publications Inc.*. Neptune City. New Jersey. 459 pp.
- MAISEY, J. G. 1991b. **Axelrodichthys Maisey, 1986**. In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 303-314.
- MAISEY, J. G. 1991c. **Calamopleurus Agassiz, 1841**. In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 139-155.
- MAISEY, J. G. 1991d. **Cladocycclus Agassiz, 1841**. In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 190-204.
- MAISEY, J. G. 1991e. **Notelops Woodward, 1901**. In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 258-271.
- MAISEY, J. G. 1991f. **Oshunia Wenz and Kellner, 1986**. In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 157-168.
- MAISEY, J. G. 1991hg. **Rhacolepis Agassiz, 1841**. In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 248-255.
- MAISEY, J. G. 1991h. **Vinctifer Jordan, 1919**. In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 170-189.
- MAISEY, J. G. 1993. **A New Clupeomorph Fish from the Santana Formation (Albian) of NE Brazil**. *American Museum Novitates*. Published by the American Museum of Natural History Central Park west at 79th street. New York. N.Y. 10024 Number 3076. 15 pp.. 8 figures.

- MAISEY, J. G. 1994. **Predador-prey relationships and the trophic level reconstitution in a fossil fish community.** *Environmental Biology of Fishes*. 40: 1-22.
- MAISEY, J.G.; BLUM, S. 1991a. **Araripichthys Silva Santos, 1985.** In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 208-215.
- MAISEY, J.G.; BLUM, S. 1991b. **Paraelops Silva Santos, 1971.** In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 238-247.
- MAISEY, J. G.; CARVALHO, M. R. 1997. **A new look at old sharks.** *Nature*, 385: 779–780.
- MAISEY, J. G. 2000. **Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous.** *Cretaceous Research*. 21:281–314.
- MAISEY, J. G.; MOODY, J. M. 2001. **A review of the problematic extinct teleost fish Araripichthys, with a description of a new species from the Lower Cretaceous of Venezuela.** *Am. Mus. Novit.* (27 pp.).
- MABESOONE, J. M.; TINOCO, I. M. 1973. **Paleoecology of Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil).** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleaeocology, Amsterdam*, v. 14, n. 2, p. 87- 118.
- MABESOONE, J. M. 1998. **Mesozoic history of NE Brazilian Borborema structural province.** *Federal University Pernambuco. Geology Department. Special Publication 4*. 13-28.
- MACHADO JUNIOR, D. L.; DEHIRA, L. K.; CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M. 1989. **Reconstruções paleoambientais do Juro-Cretáceo do Nordeste oriental brasileiro.** *Revista Brasileira de Geociências*. São Paulo. v. 19. n. 4. p. 470-485.
- MACHADO, L. P. A. C. 2005. **Revisão dos Pycnodontiformes (Actinopterygii, neopterygii) do Cretáceo do Brasil: osteologia e relações filogenéticas.** Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade do estado do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 165 p.
- MAKARKIN, V. N.; MENON, F. 2005. **New species of the Mesochrysopidae (Insecta, Neuroptera) from the Crato Formation of Brazil (Lower Cretaceous), with taxonomic treatment of the family.** *Cretac Res* 26:801–812.
- MANSO, C. L. C.; HESSEL, M. H. 2007. **Revisão sistemática de Pygidiolampas araripensis (Beurlen. 1966). (Echinodermata: Cassiduloidea) da Bacia do Araripe. Nordeste do Brasil.** *Geociências*. São Paulo. 26(3): 271-277.
- MANSO, C. L. C.; HESSEL, M. H. 2012. **Novos equinóides (Echinodermata: Echinoidea) do Albiano da bacia do Araripe. Nordeste do Brasil.** *Revista Brasileira de Geociências*. 42(1):187-197.

- MARGULES, C. R.; PRESSEY, R. L. 2000. **Systematic conservation planning.** *Nature* 405. 243–253
- MARTILL, D. M. 1988. **Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil.** *Palaeontology* 31. 1 –18.
- MARTILL, D. M. 1993. **Fossils of the Santana and Crato Formations. Brazil.** *The Palaeontological Association Field Guides to Fossils* 5. 1e159.
- MARTILL, D. M. 2007. **The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota.** *Cretaceous Research*. 28: 895-920.
- MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. 2007. **The Crato fossil beds of Brazil: Window into an ancient world.** *Cambridge*. Cambridge University. 625p.
- MARTILL, D. M.; BRITO, P. M.; WASHINGTON EVANS, J. 2008. **Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous. ?Albian) of northeast Brazil.** *Cretaceous Research*. London. v. 29. n. 4. p. 649-658. Aug.
- MARTINS-NETO, R. G. 1987. **Um novo gênero de Orthoptera (Insecta, Grylloidea) da Formação Santana, Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior), Nordeste do Brasil.** In: Congresso Brasileiro de Paleontologia. 10. Rio de Janeiro. 1987. Anais. p. 559-609
- MARTINS-NETO, R. G. 1988a. **A new fossil insect (Homoptera, Cixiidae) from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Northeast Brasil.** *Interciência*. 13(6): 313-316.
- MARTINS-NETO, R. G. 1988b. **A new genus and species of Cixiidae (Homoptera, Fulgoroidea) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) Araripe Basin, northeast. Brasil.** *Acta Geológica Leopoldensia*. 11(26) 7-140.
- MARTINS-NETO, R. G.; VULCANO, M. A. 1988. **Neuropteros (Insecta: Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo inferior, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil – Família Chrysopidae.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. 60 (2): 189-201.
- MARTINS-NETO, R. G.; VULCANO, M. A. 1989a. **Amphiesmenoptera, (Trichoptera, Lepidoptera) na Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, I-Lepidoptera (Insecta) com descrição de novas espécies.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. 61 ( 4): 460-466.
- MARTINS-NETO, R. G.; VULCANO, M. A. 1989b. **Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. II – Super família Myrmeleontoidea.** *Rev. Bras. Ent.*. 33(2). 3 6 7 - 4 0 2
- MARTINS-NETO, R. G. 2006. **Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil).** *Revista Brasileira de Zoociências* 8:155–183.

MATOS, R. M. D. 1992. **The Northeast Brazilian rift system.** *Tectonics*, 11, 766-791.

MATOS, R. M. D. 1999. **History of the northeast Brazilian rift system: kinematic implications for the break-up between Brazil and West Africa.** *Geological Society, London, Special Publications*, 153, 55-73, 1 January 1999, <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1999.153.01.04>

MATTHEWS, W. J. 1998. **Patterns in freshwater fish ecology.** Chapman and Hall. New York. USA. 756p.

MAWSON, J.; WOODWARD, A. S. 1907. **On the Cretaceous formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossil collected herein.** *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 63: 128-139.

MAY, P.; RESER, P.; LEIGGI, P. 1994. **Macrovertebrate preparation.** In: LEIGGI, P.; MAY, P. (Eds.). *Vertebrate Paleontological Techniques*. Volume I. Cambridge University Press. 113–129.

MELO, R. M.; GUZMÁN, J.; ALMEIDA-LIMA, D.; PIOVESAN, E. K.; NEUMANN, V. H. M. L.; SOUSA, A. J. 2020. **New marine data and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil.** *Scientific Reports, Nature Research*, (2020) 10:15779.

MENOR, E. A.; AMARAL, A. J. R. 1991. **Considerações sobre eventos evaporíticos da Formação Santana, Bacia do Araripe.** *Boletim Núcleo Nordeste Sociedade Brasileira Geologia*. 12. Atas 14 Simpósio Geologia do Nordeste. Recife (PE). 30-34.

MENOR, E. A.; CAVALCANTI, V. M. M.; SENA, R. B. 1993. **Os eventos evaporíticos da Formação Santana. Bacia do Araripe. Nordeste do Brasil.** *Rev. Geol.* 6. 93 ~ e104.

MERCADO-SILVA, N.; LYONS, J.; DÍAZ-PARDO, E.; NAVARRETE, S.; GUTIÉRREZ-HERNÁNDEZ, A. 2012. **Environmental factors associated with fish assemblage patterns in a high gradient river of the Gulf of Mexico slope.** *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 117-128. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.1.800>

MOODY, M. J.; MAISEY, J. G. 1994. **New Cretaceous marine vertebrates assemblages from north-western Venezuela and their significance.** *Journal of Vertebrate Paleontology*. 14. (4): 1–8.

MOTTA, P. J.; NORTON, S. F.; LUCZKOVICH, J. J. 1995. **Perspectives on the ecomorphology of bony fishes.** *Environmental Biology of Fishes*. 44: 11-20.

NAISH, D.; MARTILL, D. M.; MERRICK, I. 2007. **Birds of the Crato Formation.** In: D.M. Martill. G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University. New York: 525-535.

NASCIMENTO JR., D. R.; DA SILVA FILHO, W. F.; FREIRE JR., J. G.; DOS SANTOS, F. H. 2016. **Syngenetic and diagenetic features of evaporite-lutite**

**successions of the Ipubi Formation, Araripe Basin, Santana do Cariri, NE Brazil.** *Journal of South American Earth Sciences*. 72: 315-327.

NEUMANN, V. H. M. L. 1999. **Estratigrafia, Sedimentologia, Geoquímica y Diagénesis de los Sistemas Lacustres Aptienses-Albienses de la Cuenca de Araripe Noroeste do Brasil.** Tese Doutorado. Facultat de Geologia e UB, Barcelona.

NEUMANN, V. H.; CABRERA, L. 1999. **Uma nueva proposta estratigráfica para la tectonosecuencia postrifte de la Cuenca de Araripe. Noreste de Brasil.** In: Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil. 5.. 1999. Rio Claro. Boletim... Rio Claro: UNESP. p. 279-285.

NEUMANN, V. H.; BORREGO, A. G.; CABRERA, L.; DINO, R. 2003. **Organic matter composition and distribution through the Aptian–Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil.** *Int. J. Coal Geol.* 54. 21–40.

NIMET, J.; DELARIV, R. L., WOLFF, L. L., SILVA, J. C. 2015. **Trophic structure of fish fauna along the longitudinal gradiente of a first-order rural stream.** *Acta Limnologica Brasiliensia*. 27(4). 381-393.

NORTON, S. F.; LUCZKOVICH, J. J.; MOTTA, P. J. 1995. **The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes.** *Environ Biol Fishes* 44:287–304.

NURSALL, J. R.; MAISEY, J.G. 1991. **Neoproscinetes Figueiredo & Silva Santos, 1987.** In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 125-136.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECES, E.; WAGNER, H. 2019. **Vegan: Community Ecology Package.**

OLIVEIRA, G. R.; KELLNER, A. W. A. 2005. **Note on a plastron (Testudines. Pleurodira) from the Lower Cretaceous Crato Member, Santana Formation, Brazil.** *Arquivos do Museu Nacional*. Rio de Janeiro. 3(63): 523-528.

OLIVEIRA, G. R.; KELLNER, A. W. A. 2007. **A new sidenecked turtle (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Santana Formation (Early Cretaceous), Araripe Basin, Northeastern Brazil.** *Zootaxa*. 1425: 53-61

OLIVEIRA, E. F.; GOULART, E.; BREDA, L.; MINTEVERA, C. V.; PAIVA, L. R. S.; VISMARA, M. R. 2010. **Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures.** *Neotropical Ichthyology*. v. 8. p. 569-586.

OLIVEIRA, G. R.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, H. P.; ANDRADE, J. A. F. G.; KELLNER, A. W. A. 2011. **First turtle from the Ipubi Formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil.** *Revista Brasileira de Paleontologia*. 14 (1). 61–66. <http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2011.1.06>

- PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E.; OLIVEIRA, E. F.; YAMAMURA, C. B. 2009. **A ecomorfologia como ferramenta para análise da estrutura de assembleias**. Pp. 327-346. In: Lansac-Tôha, F. A.; E. Benedito & E. F. Oliveira (Eds.). *Contribuições da história da ciência e das teorias ecológicas para a Limnologia*. Maringá. Eduem.
- PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E.; OLIVEIRA, E. F.; YAMAMURA, C. B. 2011. **Trophic ecomorphology of Siluriformes (Pisces, Osteichthyes) from a tropical stream**. *Brazilian Journal of Biology*. 71: 469-479.
- PALMEIRA, L. P.; MONTEIRO-NETO, C. 2010. **Ecomorphology and food habits of teleost fishes *Trachinotus carolinus* (Teleostei: Carangidae) and *Menticirrhus littoralis* (Teleostei: Sciaenidae), Inhabiting the surf zone off Niterói, Rio de Janeiro, Brazil**. *Brazilian Journal of Oceanography*, 58(special issue IICBBM):1-9.
- PARMÉRA, T. C. C.; GALLO, V.; SILVA, H. M. A.; FIGUEIREDO, F. J. 2017. **Distributional patterns of Aptian-Albian paleoichthyofauna of Brazil and Africa based on Track Analysis**. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201720160456>
- PERES-NETO, P. R. 1999. **Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riacho**. Pp. 209-236. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*. Rio de Janeiro. Ppge-UFRJ.
- PESSANHA, A. L. M.; ARAÚJO, F. G.; OLIVEIRA, R. E. M. C. C., SILVA, A. F.; SALES, N. S. 2015. **Ecomorphology and resource use by dominant species of tropical estuarine juvenile fishes**. *Neotropical Ichthyology*, Sociedade Brasileira de Ictiologia DOI: 10.1590/1982-0224-20140080.
- PETRI, S. 1987. **Cretaceous paleogeographic maps of Brazil**. *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. Amsterdam. v. 59. n. 1/3. p. 117-168. Mar.
- PETTERSSON, L. B.; HEDENSTRÖM, A. 2000. **Energetics, cost reduction and functional consequences of fish morphology**. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267. 759-764.
- PINTO, I. D.; PURPER, I. 1986. **A new blattoid from the Cretaceous of Brazil**. *Pesquisas em Geociências*. 18: 31-38. DOI: <https://doi.org/10.22456/1807-9806.21704>.
- PIORSKI, N. M.; ALVES, J. R.; MACHADO, M. R. B.; CORREIA, M. F. 2005. **Alimentação e ecomorfologia de duas espécies de piranhas (Characiformes: Characidae) do lago de Viana, estado do Maranhão, Brasil**. *Acta Amazônica*, Manaus, v. 35, n. 1, p. 63-70.
- 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**. Rio de Janeiro. CPRM. 72p.
- PONTE, F. C.; APPI, C. J. 1990. **Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe**. In: CONOR. BRAS. GEOL., 36. Natal, 1990. Anais... Natal, SBG. v. I. p. 211-226.

PONTE, F. C.; PONTE FILHO, F. C. 1996. **Evolução Tectônica e classificação da Bacia do Araripe**. Boletim do 4º. Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, Rio Claro, pp. 123–133.

POUILLY, M.; LINO, F.; BRETENOUX, J. G.; ROSALES, C. 2003. **Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the bolivian amazonian floodplain**. *Journal. Fish Biology* .v. 62. p. 1137-1158.

PRADO, L. A. C.; PEREIRA, P.A.; SALES, A. M. F.; BARRETO, A. M. F. 2015. **Taphonomic and paleoenvironmental considerations for the concentrations of macroinvertebrate fossils in the Romualdo Member, Santana Formation, Late Aptian–Early Albian, Araripe Basin, Araripina, NE, Brazil**. *Journal of South American Earth Sciences*. 62: 218-228.

PRADO, L. A. C.; PEREIRA, P. A.; SALES, A. M. F.; BARRETO, A. M. F. 2016. **Tafonomia dos Invertebrados do Sítio Canastra. Formação Romualdo, Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, Araripina, Pernambuco, Brasil**. *Anuário do Instituto de Geociências*. 39: 77-87.

PRADO, A. V. R.; GOULART, E.; PAGOTTO, J. P. A. 2016. **Ecomorphology and use of food resources: inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands**. *Neotropical Ichthyology*. 14(4): e150140. Journal homepage: [www.scielo.br/ni](http://www.scielo.br/ni) DOI: 10.1590/1982-0224-20150140

RAND, H. M. 1984. **Reconhecimento gravimétrico da bacia do Rio do Peixe, Paraíba**. Anais do XI Simpósio de Geologia do Nordeste, Atas, Boletim no 9: 42-47, Natal - RN.

RAND, H. M.; MANSO, V. A. V. 1984. **Levantamento gravimétrico e magnetométrico da bacia Araripe**, XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia, Anais, 4: 2011-2016, Rio de Janeiro - RJ.

REGALI, M. S. P. 1989. **A idade dos evaporitos da plataforma continental do Ceará, Brasil, e sua relação com os outros evaporitos das bacias nordestinas**. *Boletim IG-USP: publicação especial*. São Paulo. n. 7. p. 139-143.

REIS, M. A. F. 2000. **Revisão de Tribodus limae Brito & Ferreira, 1989 67 (Elasmobranchii: Hibodontidae) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil**. Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 93 p.

RODRIGUES, G. G.; GURGEL, M. T. 2018. **Exploração E Beneficiamento Da Pedra Cariri Nas Cidades De Nova Olinda E Santana Do Cariri-Ce**. Universidade Federal Rural Do Semiárido - Ufersa Curso De Bacharelado Em Ciência E Tecnologia. *Trabalho de Conclusão de Curso*.

ROLIM, J. L. 1984. **Seqüência clástica e carbonática da Serra do Tonã, Macururé, Estado da Bahia**. *Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre.

ROMANO, C.; KOOT, M. B.; KOGAN, I.; BRAYARD, A.; MINIKH, A. V.; BRINKMANN, W.; BUCHER, H.; KRIWET, J. 2016. **Permian–Triassic Osteichthyes**

**(bony fishes): diversity dynamics and body size evolution.** *Revisões biológicas*. 91. pp. 106–147.

ROMER, A. S.; PARSONS, T. S. 1985. **Anatomia Comparada dos vertebrados**. 5 ed. São Paulo: Atheneu Editora São Paulo Ltda.,. 559p.

SALES, A. M. F. 2005. **Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: significado estratigráfico e paleoambiental**. 131 f. Tese (Doutorado)–Universidade de São Paulo. São Paulo.

SAMPAIO, A. L. A.; PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E. 2013. **Relationships between morphology, diet and spatial distribution: testing the effects of intra and interspecific morphological variations on the patterns of resource use in two Neotropical Cichlids.** *Neotropical Ichthyology*. 11: 351-360.

SANTOS, R. S. 1947. **Uma redescoberta de *Dastilbe elongatus*, com algumas considerações sobre o Gênero *Dastilbe***. Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia, C, 42: 1–7.

SANTOS, R. S. 1955. **Ocorrência de folhelho fossilífero cretáceo no Município de Presidente Olegário, Minas Gerais**. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, 155: 1–27.

SANTOS, R. S. 1958. ***Leptolepis diasii* novo peixe fóssil da serra do Araripe**. Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas preliminares e Estudos, 108:1-15.

SANTOS, R. S. 1960. **A posição sistemática de *Enneles audax* Jordan e Branner da Chapada do Araripe, Brasil**. Monografia do Serviço de Geologia e Mineralogia, 17: 1–25.

SANTOS, R. S. 1968. **A paleoictiofauna da formação Santana- Euselachii**. Anais da Academia brasileira de Ciências, 40 (4): 491–497.

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

SANTOS, R. S. 1970. **A paleoictiofauna da Formação Santana – Holostei: Família Girodontidae**. Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 42 (3): 445–542.

SANTOS, R. S. 1971. **Nouveau Genre et Espèce d'Elopidae du Bassin Sédimentaire de la Chapada do Araripe, Brésil**. Anais da Academia brasileira de Ciências, 43 (2): 439– 442.

SANTOS, R. S. 1985. ***Araripichthys castilhoi* novo gênero e espécie de Teleostei da Formação Santana, Chapada do Araripe, Brasil**. In: Coletânea de trabalhos paleontológicos. pp. 133–139. Brasília (Depart. Nac. Produção Mineral).

SANTOS, R. S. 1990a. **Nova Conceituação Genérica de *Lepidotes temnurus* Agassiz, 1841 (Pisces- Semionotidae)**. Anais da Academia brasileira de Ciências. 62 (3): 239 – 249.

- SANTOS, R. S., 1990b. ***Vinctifer longirostris*, do Cretáceo inferior da formação Marizal, Estado da Bahia, Brasil**: Anais da Academia Brasileira de Ciências, 62(3), 251-260.
- SANTOS, R. S. 1991. **Fósseis do Nordeste do Brasil**. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 64p.
- SANTOS, R. S. 1994. ***Vinctifer araripinensis* sp.n. da Formação Santana, Bacia do Araripe, Cretaceo Inferior (Aptiano), NE do Brasil**. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. v. 66. n. 1. p. 85-94.
- SANTOS, R. S. 1995. ***Santanichthys*, Novo Epíteto Genérico para *Leptolepis diasii* Silva Santos, 1958 (Pisces- Teleostei) da Formação Santana (Aptiano), Bacia do Araripe, NE do Brasil**. Anais da Academia brasileira de Ciências, 67 (2): 249–258.
- SANTOS, M. E. C. M.; CARVALHO, M. S. S. 2004. **Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil - PLGB**. Paleontologia das Bacias do Parnaíba. Grajaú e São Luís / Maria Eugênia de Carvalho Marchesini Santos [e] Marise Sardenberg Salgado de Carvalho – Rio de Janeiro : CPRM-Serviço Geológico do Brasil/DIEDIG/DEPAT.
- SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. 2000. **Descrição de uma tribuna de pterossauros do membro do Crato, Formação Santana (Aptian-Albian), nordeste do Brasil**. *Bol. Mus. Nac.* 54: 1-8.
- SAYÃO, J. M. 2007. **Pterossauros do Membro Crato (Bacia do Araripe): Descrição de novos exemplares e Revisão Sistemática**. *Museu Nacional*. Rio de Janeiro. Universidade Federal do Rio de Janeiro. PhD: 166p.
- SAYÃO, J. M., SARAIVA, A. A. F.; UEJIMA, A. M. K. 2011. **New evidence of feathers in the Crato Formation supporting a reappraisal on the presence of aves**. *An Acad Bras Cienc* 83(1): 197-210.
- SILVA, M. D. 1978. **Ostracodes do furo SE-2 – Formação Santana (Cretáceo inferior) grupo Araripe**. Área de Casa de Pedra-Ipubi. Pernambuco. Brasil. In: Congresso Brasileiro de Geologia. 30. Recife. *Anais, SBG*. p. 1002-1013.
- SILVA, M. A. M. 1983. **The Araripe Basin, Northeastern Brazil: regional geology and facies analysis of a Lower Cretaceous evaporitic depositional complex**. 1983. 290 f. *Tese (Doutorado)–Universidade de Columbia*. Nova York.
- SILVA, M. A. M. 1986. **Lower Cretaceous unconformity truncating evaporite-carbonate sequence, Araripe Basin, Northeastern Brazil**. *Revista Brasileira de Geociências*. 16 (3). 306–310.
- SILVA, M. A. M. 1988. **Evaporitos do Cretáceo da Bacia do Araripe: ambientes de deposição e história diagenética**. *Boletim de Geociências da Petrobras*. Rio de Janeiro. v. 2. n. 1. p. 53-63.
- SILVA, H. P.; KELLNER, A. W. A. 2006. **A combinação de técnicas na preparação de vertebrados fósseis: o exemplo de *Halassodromeus sethi* (Pterosauria,**

**apjaridae**). In: V. GALLO et al., (Eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas. Interciência*. 293–301.

SILVA, J. H.; FILHO, F. E. S.; SARAIVA, A. A. F.; ANDRADE, N. A.; VIANA, B. C.; SAYÃO, J. M.; SARAIVA, G. D. 2013. **Spectroscopic Analysis of a Theropod Dinosaur (Reptilia. Archosauria) from the Ipubi Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil**. *Journal of Spectroscopy*. 1:1-7.

SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. Á. F., BRUM, A. S.; BANTIM, R. A. M.; ANDRADE, R. C. L. P.; CHENG, X.; LIMA, F. J.; Silva, H. P.; Kellner, A. W. A. 2020. **The first theropod dinosaur (Coelurosauria, Theropoda) from the base of the Romualdo Formation (Albian), Araripe Basin, Northeast Brazil**. *Scientific Reports, Nature Research*, volume 10, Article number: 10892

SIMÕES, T. R. 2012. **Redescription of Tjubina ponteii. na Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil**. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. 84(1): 1-4

SOUZA, C. E.; BARRELLA, W. 2009. **Ecomorphology Attributes on Fish from the Southern area in the State of São Paulo**. *Revista Eletrônica de Biologia*. v. 2. n. 1. p. 1-34.

SCHOENER, T. W. 1974. **Resource partitioning in ecological communities**. *Science*. 185 (4145): 27- 39.

SCHULTZE, H. P.; STÖHR, D. 1996. **Vinctifer (Pisces, Aspidorhynchidae) aus der unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien**. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh*, 199: 395–415.

SNEATH, P. H.; SOKAL, R. R. 1973. **Numerical taxonomy the principles and practice of numerical classification**. *San Francisco: W.H. Freeman*. 573pp.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. 2014. **Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales**. *Ecology Letters* 17. 866–880.

TEIXEIRA, I.; BENNEMANN, S. T. 2007. **Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil**. *Biota Neotropica* v7 (n2) – <http://www.biotaneotropica.org.br/v7n2/pt/abstract?article+bn00807022007>

TAVERNE, L. P. 1969. **Sur la présence d'un Aspidorhynchidae (Pisces Holostéen, Ordre Aspidorhynchiformes) dans les terrains éocétaciques de la Guinée Equatoriale**. *Revue de Zoologie et Botanique Africaine*, 79 (3/4): 261–264.

TAVERNE, L. P. 1974. **Sur le premier exemplaire complet d'Enneles audax Jordan, D. S. and Branner, J. C., 1908 (Pisces, Holostei, Amiidae) du Crétacé Supérieur du Brésil**. *Bulletin Société Belge de Géologie*, 83 (1): 66–71.

TAVERNE, L. P. 1976. **A propos du poisson fossile Notelops brama (Agassiz, L. 1841) du Crétacé Inférieur du Brésil et de sa position systématique au sein des Téléostéens primitifs**. *Biologisch Jaarboek*, 44: 304–310.

TESCH, F. W., 1968. **Age and growth.** In: **Methods for assessment of fish production in fresh waters.** W. E. Ricker (Ed.). *Blackwell Scientific Publications*, Oxford, pp. 93–123.

TYTELL, E. D.; BORAZJANI, I.; SOTIROPOULOS, F.; BAKER, T. V.; ANDERSON, E. J.; LAUDER, G. V. 2010. **Disentangling the functional roles of morphology and motion in the swimming of fish.** *Integr Comp Biol* 50:1140–1154. doi:10.1093/icb/icq057

TISSEUIL, C.; CORNU, J. F.; BEAUCHARD, O.; BROSSE, S.; DARWALL, W.; HOLLAND, R.; HUGUENY, B.; TEDESCO, P. A.; OBERDORFF, T. 2013. **Global diversity patterns and cross-taxa convergence in freshwater systems.** *J. Anim. Ecol.* 82. 365–376. doi: 10.1111/1365-2656.12018

TURINGAN, R. G. 1994. **Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes.** *J Zool* 233:493–521

VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H.; MABESOONE, J. M. 2003. **An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic.** *Geologica Acta.* 1: 261 - 275.

VIANA, M. S.; NEUMANN, V. H. L. 1999. **The Crato member of the Santana formation, Ceará state, Brazil.** In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (Edit.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil.* Published on Internet at the address <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio005/sitio005english.htm>

VIDAL, F. W. H.; CASTRO, N. F. 2009. **Arranjo Produtivo Local (APL) de Base Mineral dos Calcários o Cariri – CE.** *Relatório Técnico Final de Atividades Realizadas (2005-2009).* CETEM - Centro de Tecnologia Mineral. Rio de Janeiro.

VARI, R. P.; MALABARBA, L. R. 1998. **“Neotropical ichthyology: an overview.”** in **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes.** eds L. R. MALABARBA. R. E. REIS. R. VARI. Z. M. S. LUCENA. AND C. A. S. LUCENA (Porto Alegre: Edipucrs). 1–11.

WAINWRIGHT, P. C. 1991. **Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems.** *Am Zool* 31:680–693.

WAINWRIGHT, P. C.; RICHARD, B. A. 1995. **Predicting patterns of prey use from morphology of fishes.** *Environ. Biol. Fishes.* Dordrecht. 44: 97-113.

WAINWRIGHT, P. C.; BELLWOOD, D. R. 2002. **Ecomorphology of Feeding in Coral Reef Fishes.** *Coral Reef Fishes Copyright.* by Academic Press. All rights of reproduction in any form reserved. Capítulo 2.

WARREN, J. K.; KENDALL, C. S. S. 1985. **Comparison of sequences formed in marine sabkha (subaerial) and salina (subaqueous) setting-modern and ancient.** *AAPG Bull.* 69(6): 1013-1026.

- WATSON, D. J.; BALON, E. K. 1984. **Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo.** *Journal Fish Biology.* v. 25. p. 371-384.
- WEBB, P. W. 1984. **Form and function in fish swimming.** *Sci. Amer.* 251: 72-82.
- WENZ, S.; KELLNER, A. W. A. 1986. **Découverte du premier Ionoscopidae (Pisces, Halecomorphi) sud-américain, *Oshunia brevis* n. g., n. sp., dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (nord-est du Brésil):** *Bull Mus Nat Hist Nat Paris* 4(1): 77-88.
- WENZ, S. 1989. ***Iemanja palma* n. g., n. sp., Gyrodontidae nouveau (Pisces, Actinopterygii) du Crétacé Inférieur de la Chapada do Araripe (N. E. du Brésil).** *Compte Rendus de l'Académie des Sciences.* Paris. t. 308. série II. p.975-980
- WENZ, S. 1991. ***Iemanja Wenz, 1989.*** In: MAISEY, J.G. (ed.). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas.* Neptune City, N.J. (TFH Publications). p. 138.
- WENZ, S.; BRITO, P. M. 1992. **Découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil): *systématique et phylogénie.*** *C. R. Acad. Sci. Paris.* 314. Ser. II:1519-1525.
- WENZ, S.; BRITO, P. M.; MARTILL, D. M. 1993. **The Fish Fauna of The Santana Formation Concretions.** In: Martill, D.M. (ed.) *Fossils of the Santana and Crato Formations. Brazil.* Field Guides to Fossils. 5. London. The Palaeontological Association: 76-107.
- WENZ, S.; BRITO, P. M. 1996. **New data about lepisosteids and semionotids from the Early Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): Phylogenetic implications.** In: Arratia, G. and G. Vöhl, (eds.): *Mesozoic Fishes. — Systematics and Paleoecology.* pp. 153–165. Verlag Dr. F. Pfeil, München.
- WESTNEAT, M. W. 1995. **Feeding, function, and phylogeny: Analysis of historical biomechanics and ecology in labrid fishes using comparative methods.** *Syst. Biol.* 44:361–383.
- WESTNEAT, M. W. 2004. **Evolution of Levers and Linkages in the Feeding Mechanisms of Fishes.** *Integr. Comp. Biol.* 44:378–389.
- WICKHAM, H. 2016. **Springer-Verlag New York.** ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- WINEMILLER, K. O. 1991. **Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions.** *Ecological Monographs.* 61: 343-365.
- WIKRAMANAYAKE, E. D. 1990. **Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure.** *Ecology.* v. 1. n. 5. p. 1756 -1764.
- WILGA, C. D.; LAUDER, G. V. 2001. **Functional Morphology of the Pectoral Fins in Bamboo Sharks, *Chiloscyllium plagiosum*: Benthic vs. Pelagic Station-Holding.** *Journal of Morphology* 249:195–209.

WOLFF, L. L. 2012. **Assembleia de peixes em um riacho da encosta Atlântica Brasil: estrutura espacial, uso dos recursos alimentares, e relações ecomorfológicas**. 92f. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Federal do Paraná.

WOOTTON, R. J. 1999. **Ecology of teleost fishes**. 2nd edn. Fish and Fisheries Series No. 24. New York: Springer-Verlag.

WOODWARD, A. S. 1901. **Catalogue of fossil fishes in the British Museum of Natural History**, Part 4. London, 636pp.

WOODWARD, A. S. 1902. **On an amioid fish (*Megalurus mawsoni* sp. n.) from the Cretaceous of Bahia, Brazil**. Annals and Magazine of Natural History (Ser. 7), 9: 87–89.

WOODWARD, A. S. 1907. **On the Cretaceous formation of Bahia (Brazil), and on vertebrate fossils collected therein**. II. The vertebrate fossils. Quarterly Journal of the Geological Society of London, (63): 131–139.

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

ZENI, J. O.; CASATTI, L. 2014. **The influence of habitat homogenization on the trophic structure of fish fauna in tropical streams**. *Hydrobiologia*. 726:259–270 DOI 10.1007/s10750-013-1772-6.