



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA REGIÃO TOCANTINA DO MARANHÃO  
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS, NATURAIS E TECNOLÓGICAS – CCENT  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – LICENCIATURA

**ÍISIS DA ROCHA SOUSA**

**PALEOHISTOLOGIA DE ESCAMAS DE TELEÓSTEOS BASAIS DO GRUPO  
SANTANA (CRETÁCEO INFERIOR), BACIA DO ARARIPE**

IMPERATRIZ – MA

2024

**ÍISIS DA ROCHA SOUSA**

**PALEOHISTOLOGIA DE ESCAMAS DE TELEOSTEOS BASAIS DO GRUPO  
SANTANA (CRETÁCIO INFERIOR), BACIA DO ARARIPE**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Centro de Ciências Exatas Naturais e Tecnológicas da Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL, como pré-requisito para obtenção do título de graduação em Ciências Biológicas Licenciatura.

Orientadora: Niara Moura Porto

Co-Orientador: Yuri Modesto Alves

IMPERATRIZ – MA

2024

S725p

Sousa, Ísis da Rocha

Paleohistologia de escamas de teleósteos basais do grupo Santana (cretáceo inferior), Bacia do Araripe. / Ísis da Rocha Sousa. – Imperatriz, MA, 2024.

53 f.; il.

Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) – Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL, Imperatriz, MA, 2024.

1. Escamas – Lepidosteoides e elasmoides. 2. Padrões evolutivos. 3. Bacia do Araripe – Grupo Santana. 4. Imperatriz - MA. I. Título.

CDU 56:597.2/.5


Ficha elaborada pelo Bibliotecário: **Mateus de Araújo Souza CRB13/955**

ÍISIS DA ROCHA SOUSA

PALEOHISTOLOGIA DE ESCAMAS DE TELEÓSTEOS BASAIS DO GRUPO  
SANTANA (CRETÁCEO INFERIOR), BACIA DO ARARIPE


Aprovada em: 26 / 08 / 2024

Banca Examinadora:

Documento assinado digitalmente  
 NIARA MOURA PORTO  
Data: 03/09/2024 16:55:00-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


---

**Profa. Dra. NIARA MOURA PORTO**, Orientadora  
Doutora em Produtos Naturais e Sintéticos Bioativos  
Uemasul

Documento assinado digitalmente  
 REGIANE SATURNINO FERREIRA  
Data: 03/09/2024 09:34:55-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

**Profa. Dra. REGIANE SATURNINO FERREIRA**, Avaliadora  
Doutora em Zoologia  
Uemasul

Documento assinado digitalmente  
 DIONIZIO ANGELO DE MOURA JUNIOR  
Data: 02/09/2024 18:05:26-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

**Prof. Dr. DIONÍZIO ÂNGELO DE MOURA JÚNIOR**, Avaliador  
Doutor em Paleozoologia  
Museu Nacional/UFRJ

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu Deus pela saúde, força e motivação para seguir o meu sonho e me permanecer em pé, das muitas vezes em que precisei.

Agradeço a mim mesma, por ter me esforçado como pude e produzido bons resultados na minha vida acadêmica.

À minha família, minha mãe Edna e minha irmã Iasmin, que são meu alicerce, sempre presentes na minha vida com muito amor e carinho. Amo vocês. Meu pai, Ademar, Kil, como eu sinto sua falta. Como eu sinto por não ver o senhor aqui participando desse momento comigo. Ainda me lembro do dia em que liguei chorando quando fui aprovada no vestibular, e o senhor estava em cima de uma escada em um andar alto de um prédio trabalhando, que perigo! E o senhor riu. Se não fosse seu incentivo e responsabilidade, desde criança, com a minha educação, eu não seria nada. Desde quando comprava gibis para mim, quando passei a comprar livros e agora publico artigos científicos. Cada fase tem um peso na minha educação e cada uma levou a outra, graças ao senhor, que me ensinou a ler, a contar, e a sempre chegar em casa e logo estudar. O amarei sempre. Sinto muitas saudades suas, e um dia estaremos juntos novamente.

À minha família paterna que sempre me apoiou, incentivou e comemorou cada conquista minha: minha avó Adélia que é uma grande motivação para mim, muito obrigada, minhas tias, tio e primos, e em especial minha tia Adiluce. À minha família materna que sempre foi de grande apoio e companheirismo, e às minhas primas que sempre me receberam em Palmas e me ajudavam em Porto Nacional. Obrigada por tudo todos que sempre estiveram comigo e sei que estarão no futuro.

Aos meus colegas e meus amigos, agradeço e também dedico esse trabalho, que por semanas me atordoavam com a defesa do meu TCC, principalmente os "*Desistencers*". Vai falar de "osso de galinha", era o que eu ouvia direto. Aqui está, meus amigos. Obrigada pelos anos de amizade, nos momentos bons e ruins. Erik César, que está comigo desde o Ensino Fundamental, não vivo mais sem você, Duda Murari, Samira, Mayara, Arabutan meu parceiro de todo o curso, Ana Júlia, Natan, Alex meu bom amigo, Nailthon, Maria Fernanda, Lali, Matheus, Paulo Sérgio, Eda, Gabriela, Karine, Antônio Daniel, Pedro Santos, minhas parceiras e parceiros do 6º período Anna Marta, Lívia, Naiara, Vitória e Alexandre. Para aquelas que se formaram antes de mim também, Nirvana e Ana Vera. Minhas amigas desde o Ensino Médio, Evely e Jennifer. Meus paleoamigos que conheci em Teresina, Luciano, David, Marcello e Isaac. Agradeço em especial aos meus melhores amigos, "Júlias": Manoel Pedro, Gabriel, Vitória, Larissa, Giovanne e Victor, como é bom ser amiga de todos vocês.

Agradeço à minha orientadora professora Niara, que acreditou em mim e continua acreditando em todo meu potencial. Incentivou-me com a coleção de paleontologia da Uemasul, também é minha orientadora de extensão e outros trabalhos. Muito obrigada por me apoiar em tudo que faço, me orgulho muito da profissional e pessoa que você é.

Yuri, esse trabalho não seria possível sem você. Eu aprendi muito com esses anos e fico feliz de poder entregar esse trabalho. Agradeço imensamente pela paciência, pela orientação e comprometimento com essa pesquisa. Admiro muito o profissional que você é, você é demais! Muito obrigada.

Agradecimentos aos professores do CCENT que sempre foram meus amigos e me apoiaram em trazer a paleontologia para Uemasul: Regiane, Ivaneide, Sheila, Everton, Expedito, Aragão, Jociel e em especial professores Marcelo e Joaquim Junior que são meus melhores amigos na Uemasul. Agradeço também aos demais funcionários da Uemasul, em especial à Cíntia e à Áurea do CCENT que sempre me auxiliaram em tudo, aos funcionários da Divisão de Transporte e Segurança, da Secretaria Acadêmica e da CEA. Obrigada também aos incentivos de pesquisa e extensão da Uemasul (Proexae) e ao curso de Ciências Biológicas.

Aos meus professores supervisores dos estágios, do Ensino Fundamental: Suellen, Tiago e Johnson, do Ensino Médio professora Valéria. Não esqueço também de agradecer a todos os professores que me fizeram chegar até aqui, do Ensino Infantil, Fundamental e Médio. Muito obrigada.

Não posso falar em agradecimentos sem mencionar o Laboratório de Paleobiologia da UFT. Etiene, como eu sou grata a você por me receber no LPB em 2020. Grata pelas oportunidades, experiência e ter conhecido além de você, outras pessoas fantásticas. Se não fosse por isso, eu provavelmente não teria ido tão bem quanto não imaginei que iria. A paleontologia pra mim, um sonho desde criança, começou a ser real quando cheguei em Porto Nacional. Você é uma excelente profissional, diretora, coordenadora e pessoa. Muito obrigada também aos demais integrantes do LPB.

Taluany, eu não sei do que seria eu na paleonto sem você! Você é a minha madrinha da paleontologia. Obrigada infinitamente pela recepção, acomodação (em Porto Nacional e em Recife), pelo ensino, oportunidades, amizade e os bons momentos. Espero um dia ser uma pesquisadora tão boa como você é e tão gentil com aqueles que posso ajudar como você fez comigo. Você é sensacional.

Victoria, minha "irmã", você é de mais. Agradeço pelos momentos que tivemos juntas esses anos em Porto Nacional. Você me recebeu tão bem, nos divertíamos muito, e aprendi muitas coisas no LPB com você. Você é espetacular! Obrigada.

Agradecimentos ao Laboratório de Microscopia e Botânica Aplicada da Uemasul, Laboratório de Ecologia e Limnologia da Uemasul e também ao Laboratório de Paleobotânica e Evolução Vegetal da UFPE pelo estágio: professora Paula, aos demais paleontólogos da UFPE e novamente à Taluany.

Por fim, agradeço novamente a todos e também aos demais que me ajudaram desde o começo com a minha graduação, direta ou indiretamente.

## RESUMO

O Grupo Santana da Bacia sedimentar do Araripe, Nordeste do Brasil, é mundialmente conhecido pelos fósseis bem preservados. Os peixes teleósteos são comuns nas formações do Grupo Santana, apresentando escamas muito bem conservadas. Entretanto, apesar dos inúmeros registros paleontológicos, poucos são os estudos focados na paleohistologia de escamas dos teleósteos. Dessa forma, foram realizados cortes transversais das escamas dos teleósteos basais †*Vinctifer comptoni*, †*Notelops brama*, †*Rhacolepis buccalis* e †*Cladocycclus gardneri*. Os fósseis de estudo foram coletados em de Santana do Cariri, Ceará, preservados em bloco de concreção calcária de cor acinzentada. Atualmente estão sob curadoria do Laboratório de Paleobiologia da Universidade Federal do Tocantins, tombados sob os acrônimos UFT0500, UFT0485, UFT0492 e UFT0481. O procedimento envolveu a triagem das melhores escamas, um molde de silicone para incorporar as escamas em um bloco de resina, corte e polimento dos blocos, colagem dos blocos com as amostras nas lâminas de vidro e o corte fino para aperfeiçoar e permitir a visualização das microestruturas das amostras em microscópio óptico. As análises resultaram em dois padrões básicos de escamas: ganoide lepidosteioide, observada em †*V. comptoni*, e elasmioide cicloide, observado nas outras três espécies. A escama de †*V. comptoni* é caracterizada pela presença de dois tecidos minerais presentes, ganoína uniestratificada na região superior e placa basal óssea na base, totalmente vascularizada com canalículos de Williamson e células ósseas (osteócitos) presentes, semelhante ao padrão encontrado em Lepisosteiformes e teleósteos basais como †Aspidorhynchiformes e †Pholidophoriformes. Em †*N. brama*, †*R. buccalis* e †*C. gardneri*, por condição evolutiva a ganoína foi totalmente perdida, então são observadas uma placa basal óssea acelular “nua” com camadas de osso lamelar bem arranjadas que a atravessam ou se localizam na parte inferior. Em †*N. brama* e †*C. gardneri* são observadas uma camada externa com ornamentação dentada que sobrepõe a placa basal, padrão visto em *Danio rerio*, *Hoplias aimara*, *Cyprinus carpio*, *Megalops atlanticus* e *Arapaima gigas*, e em †*C. gardneri* uma camada limitante externa ainda mais superficial. Os resultados concordam com os padrões de escamas descritas dos teleósteos na literatura e com a tendência evolutiva das escamas ganoides nas formas mais basais e elasmoides com perda de ganoína e acelularização da placa basal nas formas mais derivadas. Além disso, permitiram uma nova descrição de microestruturas das escamas de †*N. brama*, †*R. buccalis* e †*C. gardneri*, contribuindo no conhecimento biológico dessas três espécies.

**Palavras-chave:** Escamas lepidosteoides; Escamas elasmoides; Padrões evolutivos; Aspidorhynchiformes; Crossognathiformes; Ichthyodectiformes.

## ABSTRACT

The Santana Group of the Araripe sedimentary Basin, Northeastern Brazil, is known worldwide for its well-preserved fossils. Teleost fish are common in the formations of the Santana Group, presenting very well-preserved scales. However, despite the numerous paleontological records, few studies have focused on the paleohistology of teleost scales. Therefore, cross-sections of the scales of the basal teleosts †*Vinctifer comptoni*, †*Notelops brama*, †*Rhacolepis buccalis* and †*Cladocycclus gardneri* were made. The fossils studied were found in Santana do Cariri, Ceará, preserved in a block of grayish limestone concretion. Currently curated by the Laboratório de Paleobiologia of the Universidade Federal do Tocantins, they are listed under the acronyms UFT0500, UFT0485, UFT0492 and UFT0481. The procedure involves screening the best scales, a silicone mold to embed the scales in a resin block, cutting and polishing the blocks, inspection of the blocks with the samples on glass slides and fine sectioning to improve and allow visualization of the microstructures of the samples under optical microscope. The analyses resulted in two basic scale patterns: lepisosteoid ganoid, observed in †*V. comptoni*, and cycloid elasmoid, observed in three other species. The scale of †*V. comptoni* is described by the presence of two mineral tissues present, a unistratified ganoine in the upper region and a bony basal plate at the base, fully vascularized with canaliculi of Williamson and bone cells (osteocytes) present, similar to the pattern found in Lepisosteiformes and basal teleosts such as †Aspidorhynchiformes and †Pholidophoriformes. In †*N. brama*, †*R. buccalis* and †*C. gardneri*, due to evolutionary conditions, the ganoine was completely lost, so that a “naked” acellular basal plate of bone with well-arranged layers of lamellar bone that cross it or are located in the lower part can be observed. In †*N. brama* and †*C. gardneri*, an external layer with toothed ornamentation that overlaps the basal plate is observed, a pattern seen in *Danio rerio*, *Hoplias aimara*, *Cyprinus carpio*, *Megalops atlanticus* and *Arapaima gigas*, and in †*C. gardneri* an even more superficial external limiting layer. The results agree with the scale patterns described in the literature of teleosts and with the evolutionary trend of ganoid scales in the most basic forms and elasmoid scales with loss of ganoine and acellularization of the basal plate in the most derived forms. In addition, they allowed a new description of the microstructures of the scales of †*N. brama*, †*R. buccalis* and †*C. gardneri*, contributing to the biological knowledge of these three species.

**Key words:** Lepisosteoid scales; Elasmoid scales; Evolutionary patterns; Aspidorhynchiformes; Crossognathiformes; Ichthyodectiformes.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1 -</b>	Mapa geológico da Bacia do Araripe e litoestratigrafia.....	17
<b>Figura 2 -</b>	Escamas ganoides dos Actinopterygii e seus três tipos. A) Paleoniscoide de † <i>Eurynotus crenatus</i> ; B) Polipteroide de <i>Polypterus senegalus</i> ; C) Lepidosteoide de <i>Lepisosteus oculatus</i> .....	24
<b>Figura 3 -</b>	Escama elasmoides de <i>Danio rerio</i> .....	26
<b>Figura 4 -</b>	Escamas elasmoides dos teleósteos. A) Tipo cicloide; B) Tipo ctenoide.....	26
<b>Figura 5 -</b>	Molde de silicone produzido para incorporar as escamas.....	29
<b>Figura 6 -</b>	1º e 2º série de escamas incorporadas no molde de silicone.....	30
<b>Figura 7 -</b>	† <i>Vinctifer comptoni</i> da formação Romualdo, Grupo Santana (DGM 891-LE).....	33
<b>Figura 8 -</b>	Fragmento de † <i>V. comptoni</i> (UFT0500).....	34
<b>Figura 9 -</b>	Seção transversal da escama inteira de † <i>V. comptoni</i> . PB: placa basal; CW: seta indicando alguns dos canalículos de Williamson; G: ganoína.....	35
<b>Figura 10 -</b>	Detalhe da escama de † <i>V. comptoni</i> . Lamelas ósseas finas, visíveis horizontalmente, compõem a placa basal. PB: placa basal; CW: alguns dos canalículos de Williamson; G: ganoína; Cabeças de seta: alguns dos osteócitos.....	35
<b>Figura 11 -</b>	† <i>N. brama</i> da formação Romualdo, Grupo Santana (IGc-USP).....	38
<b>Figura 12 -</b>	Fragmento de † <i>N. brama</i> (UFT0485).....	38
<b>Figura 13 -</b>	Seção transversal da primeira escama inteira de † <i>N. brama</i> . PB: placa basal; CE: camada externa.....	39
<b>Figura 14 -</b>	Aproximação da primeira escama de † <i>N. brama</i> . PB: placa basal; CE: camada externa.....	39
<b>Figura 15 -</b>	Aproximação da segunda escama de † <i>N. brama</i> . CE: camada externa; OL: osso lamelar; PB: placa basal.....	40
<b>Figura 16 -</b>	† <i>R. buccalis</i> da formação Romualdo, Grupo Santana (MCT 1458-P).....	41
<b>Figura 17 -</b>	Fragmento de † <i>R. buccalis</i> (UFT0492).....	42
<b>Figura 18 -</b>	Seção transversal da escama de † <i>R. buccalis</i> . PB: Placa basal; OL: Osso lamelar.....	42

<b>Figura 19</b> -	Aproximação das camadas de osso lamelar de † <i>R. buccalis</i> .....	43
<b>Figura 20</b> -	† <i>Cladocyclus gardneri</i> da Formação Romualdo do Grupo Santana (MCT 1460-P).....	44
<b>Figura 21</b> -	Fragmento de † <i>C. gardneri</i> (UFT0481). (A) Fragmento inteiro; (B) Aproximação do espécime.....	44
<b>Figura 22</b> -	Primeira seção transversal de duas escamas sobrepostas de † <i>C. gardneri</i> . PB: Placa basal; CE: Camada externa; CLE: Camada limitante externa; PL: estrutura <i>plywood-like</i> .....	45
<b>Figura 23</b> -	Aproximação da primeira seção de † <i>C. gardneri</i> . (A) Detalhe da camada externa dentada (CE) e camada limitante externa (CLE) entre as escamas; (B) Aproximação da porção <i>twisted plywood-like</i> da escama sobreposta.....	45
<b>Figura 24</b> -	Segunda seção transversal da escama de † <i>C. gardneri</i> . PB: Placa basal; OL: Osso lamelar.....	46
<b>Figura 25</b> -	Aproximação da segunda seção transversal da escama de † <i>C. gardneri</i> . PB: Placa basal; OL: Osso lamelar.....	46

## LISTA DE QUADROS

<b>Quadro 1</b> - Registro de estudos paleohistológicos de escamas de peixes basais fósseis e existentes de táxons próximos a Teleostei com imagens disponíveis para comparação.....	31
--	----

## LISTA DE SIGLAS

CE – Camada externa

CLE – Camada limitante externa

CPALEOUFT – Coleção de Paleontologia da UFT

CW – Canalículos de Williamson

DGM – Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro (Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro)

FM – Formação geológica

G – Ganoína

IGC-P – Instituto de Geociências da Universidade Federal de Minas Gerais

IGc-USP – Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo

LMBA – Laboratório de Microscopia e Botânica Aplicada da Uemasul

LPB – Laboratório de Paleobiologia da UFT

MCT – Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro

MNHN – Museu Nacional de História Natural de Paris

OL – Osso lamelar

PB – Placa basal

PL – Tecido *plywood-like*

Uemasul – Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão

UFT – Universidade Federal do Tocantins

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>15</b>
<b>2 CONTEXTO GEOLÓGICO .....</b>	<b>16</b>
2.1 Bacia do Araripe .....	16
2.2 Grupos sedimentares da Bacia do Araripe .....	18
2.2.1 Formação Cariri .....	18
2.2.2 Grupo Juazeiro do Norte .....	19
2.2.3 Grupo Santana .....	20
2.2.4 Grupo Chapada .....	22
<b>3 AS ESCAMAS DOS TELEÓSTEOS.....</b>	<b>23</b>
<b>4 OBJETIVOS .....</b>	<b>26</b>
4.1 Objetivo geral .....	26
4.2 Objetivos específicos .....	27
<b>5 MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>27</b>
5.1 Objetos de estudo .....	27
5.2 Preparação das lâminas histológicas.....	28
5.2.1 Triagem das escamas .....	28
5.2.2 Confeção de lâminas histológicas.....	28
5.3 Análise paleohistológica.....	31
5.4 Material de comparação.....	31
<b>6 RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>33</b>
6.1 † <i>Vinctifer comptoni</i> .....	33
6.1.1 Descrição externa das escamas .....	34
6.1.2 Descrição histológica das escamas .....	34
6.2 † <i>Notelops brama</i> .....	37
6.2.1 Descrição externa das escamas.....	38

6.2.2	Descrição histológica das escamas .....	38
6.3	† <i>Rhacolepis buccalis</i> .....	41
6.3.1	Descrição externa das escamas .....	41
6.3.2	Descrição histológica das escamas .....	42
6.4	† <i>Cladocyclus gardneri</i> .....	43
6.4.1	Descrição externa das escamas .....	44
6.4.2	Descrição histológica das escamas .....	45
<b>7</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	<b>47</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>49</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Teleostei é um grupo de peixes actinopterygii (*Actinopterygii*, *Osteichthyes*) definido como o mais diversificado táxon de vertebrados do mundo (Nelson, Grande e Wilson, 2016). O grupo integra mais de 34.000 espécies classificadas em ao menos 56 ordens, 527 famílias e 4.971 gêneros (Fricke, Eschmeyer e Van der Laan, 2021). Em termos adaptativos, os teleósteos ocorrem em quase todos os habitats aquáticos, como fontes termais, sob o gelo antártico e em pântanos de pouco oxigênio, o que explica a ampla variedade de padrões morfológicos relacionado à locomoção e à alimentação, os quais assegura tal capacidade de adaptação (Hickman Jr. *et al.*, 2016).

De Pinna (1996) determinou ao menos 27 sinapomorfias que apoiam a monofilia de Teleostei, que envolvem, morfológicamente, o esqueleto caudal, os arcos branquiais e aparelho hioide, a mandíbula e o neurocrânio, como: esqueleto caudal diural, arcos neurais urais modificados como uroneurais, número de epurais, sete ou menos hipurais, presença de dois hipohiais ossificados, presença de simplético, placa dentária mediana cobrindo basibrânquiais 1-3, quatro faringobranquiais, pré-maxila móvel, mandíbula inferior sem ossos coronoides, vômer mediano e frontais expandidos posteriormente, além de outros caracteres como presença de sacos nasais acessórios e o padrão de ossificação de epineurais. Embora este grupo seja monofileticamente diagnosticável por evidências tanto morfológicas quanto moleculares (Nelson, Grande e Wilson, 2016), há muitas relações incertas de parentesco entre os grupos internos, especialmente com a inclusão de fósseis e formas mais basais, como os †*Pachycomiformes* e †*Aspidorhynchiformes* (De Pinna, 1996; Brito, 1997; Brito e Meunier, 2000; Meunier e Brito, 2004; Arratia, 2013; 2015), além do desconhecido grupo-irmão de Teleostei (Arratia, 2006).

Apesar dos fósseis mais antigos sugerirem que os primeiros teleósteos basais (†*Pholidophoriformes*) ocorreram no início do Triássico Superior (Carniano), aproximadamente 237 milhões de anos atrás (Arratia, 2013; Nelson, Grande e Wilson, 2016), marcadores moleculares indicam que a ramificação dos quatro grandes grupos modernos (i. e. *Elopomorpha*, *Osteoglossomorpha*, *Clupeocephala* e *Euteleostei*) ocorreu ao mínimo no Permo-Carbonífero, intervalo de aproximadamente 359-270 m. a. (Near *et al.*, 2012). Diante dos problemas e lacunas apresentados, a natureza sistemática de Teleostei necessita ser estudada em aspectos histológicos, morfológicos, sistemáticos e moleculares, principalmente no que tange as formas fósseis e atuais mais basais (De Pinna, 1996; Near *et al.*, 2012; Arratia, 2015). Embora este debate esteja longe de soluções, Meunier e Brito (2004) realizaram o estudo mais

abrangente da morfo-histologia das escamas de teleósteos basais, incluindo 12 formas fósseis e 11 existentes. Entre os resultados apresentados pelos autores, foram encontrados três padrões de escamas em teleósteos (i. e., ganoide lepidosteóide e elasmoides cicloide e osteoglossídea), ilustrando bem a polarização de características das mais basais para as mais derivadas em peixes teleósteos, além de classificações mais recentes incluírem mais um tipo de escama teleóstea, a elasmóide ctenóide (Ver Schultze, 2016; Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017).

Sob a perspectiva apresentada por Meunier e Brito (2004), neste estudo foram examinadas a histologia de escamas de quatro espécies de teleósteos fósseis basais do Cretáceo Inferior (†*Vinctifer comptoni*, †*Cladocyclus gardneri*, †*Notelops brama* e †*Rhacolepis buccalis*) do Grupo Santana, Bacia do Araripe, com a finalidade de ampliar o conhecimento morfológico e sistemático destas quatro espécies.

## 2 CONTEXTO GEOLÓGICO

### 2.1 Bacia do Araripe

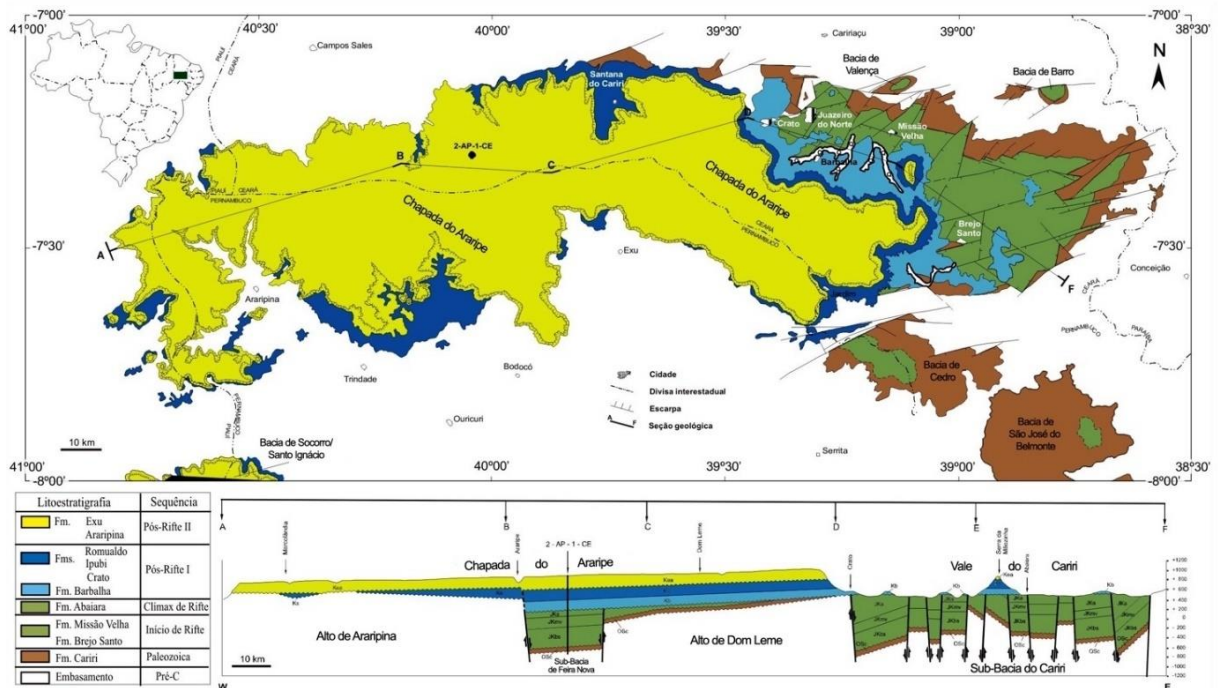
Consequência da fragmentação do supercontinente Gondwana (cerca de 200 m. a.), como a separação entre o continente africano e a América do Sul e a formação do oceano Atlântico Sul, resultaram em impactos relevantes na geologia brasileira, dentre os quais remete à formação da Bacia do Araripe durante o Paleozoico e sua deposição geológica (Lima, 1978; Kellner, 2002; Bobco, Goldberg e Bardola, 2017; Fambrini *et al.*, 2020). Segundo Rosa (2021), a Bacia do Araripe evoluiu em um contexto intraplaca, apresenta uma complexa geometria tridimensional e possui uma história evolutiva demasiadamente complexa, sendo um importante registro cronoestratigráfico dos eventos que resultaram da fragmentação de Gondwana no Nordeste do Brasil. Consequentemente, a Bacia do Araripe é reflexo de muitos estudos acerca da sua cronoestratigrafia e litoestratigrafia (e. g. Assine 1992; 2007; Fambrini *et al.*, 2020; Rosa, 2021).

Lima (1978) refere o intervalo de tempo entre o Jurássico Superior e o Cretáceo Médio como a fase mais significativa da história deposicional da bacia. Maisey (1991) aponta a biota cretácea inferior datando próximo de 110 m. a. devido à grande diversidade de fósseis bem preservados da bacia, e Saraiva *et al.* (2007), indicam quase 50 m. a. de deposição de sua sequência cretácea. A sequência sedimentar da bacia inicia-se pelo embasamento pré-cambriano (Maisey, 1991) e, de acordo com Fambrini *et al.* (2020), é logo superposto pelas rochas paleozoicas pertencentes à Formação Cariri e respectivamente pelos sub-grupos

sedimentares partes aos Supergrupo Araripe (Grupos Juazeiro do Norte, Santana e Chapada), caracterizados principalmente de acordo com a deposição sedimentar em início de rifteamento, clímax de rifte e pós-rifteamento.

A Bacia do Araripe é a mais extensa e o mais importante registro geológico de uma bacia sedimentar mesozoica do interior do Nordeste do Brasil, compreendendo as fronteiras dos estados do Ceará, Pernambuco, Piauí e Paraíba (Saraiva *et al.*, 2007; Rosa, 2021) (Figura 1). Abrange toda a Chapada do Araripe e se estende pelo Vale do Cariri (Fambrini *et al.*, 2020), localizada aproximadamente entre as coordenadas geográficas 07°00' e 08°00' de latitude sul e 38°30' e 41°00' de longitude W de Greenwich (Viana e Neumann, 2002; Sayão e Kellner, 2006; Rosa, 2021), por cerca de 12.000km<sup>2</sup> (Saraiva *et al.*, 2007) e com espessura superior a 850m (Assine, 2007). A bacia exibe uma estruturação sentido E-W no Domínio Central (Zona Transversal) da Província Barbarema, entre as Zonas de Cisalhamento de Patos a norte e Zona de Cisalhamento de Pernambuco a sul (Fambrini *et al.*, 2020; Rosa, 2021).

**Figura 1:** Mapa geológico da Bacia do Araripe e litoestratigrafia.



Fonte: Fambrini *et al.*, 2020, adaptado e modificado de Assine, 2007.

As seqüências mesozoicas da Bacia do Araripe dispõem-se em horstes e grábens, sobre falhamentos de direções principais NE e WNW (Assine, 1992; 2007). As suas unidades litoestratigráficas são diversas em rochas, cujos fósseis são de ocorrência em folhelhos,

concreções calcárias arredondadas e em finas camadas de calcário, entre outros (Maisey, 1991). A bacia é rica em fauna de vertebrados (terrestres, aviários e marinhos), invertebrados (terrestres e marinhos) e vegetais, além de algas, palinórfos, icnofósseis (Kellner, 2002; Saraiva *et al.*, 2007) e demais rochas que fazem da Bacia do Araripe um ponto de interesse local pelo seu potencial econômico, inclusive petrolífero (Lima, 1978; Assine, 1992; 2007), e pelos seus excepcionais fósseis bem preservados, objetos de estudos paleontológicos e geológicos (Maisey, 1991).

## **2.2 Grupos sedimentares da Bacia do Araripe**

As fases de desenvolvimento sucessivo da bacia são definidas por uma sequência paleozoica, correspondente à Formação Cariri, e supersequências posteriores, início de rifte (ou pré-rifte), clímax de rifte, pós-rifte I e pós-rifte II, de acordo com Assine (2007) e Fambrini *et al.* (2020). Este trabalho segue as classificações sugeridas por Fambrini *et al.* (2020), que caracteriza a Bacia do Araripe em Fm. Cariri e Supergrupo Araripe, esta em sub-grupos Juazeiro do Norte, Santana e Chapada e suas formações sedimentares, correlacionadas aos processos de rifteamento da bacia.

O embasamento da Bacia do Araripe se dá pelas rochas cristalinas pré-cambrianas e pelas rochas paleozoicas da Fm. Cariri, que as sobrepõem (Rosa, 2021).

### **2.2.1 Formação Cariri**

A Formação Cariri (Sequência Paleozoica) constitui unicamente a fase de deposição paleozoica da Bacia do Araripe, anterior aos processos de rifteamento do Mesozoico (Assine, 1992; 2007; Rosa, 2021). A formação localiza-se na base das sequências estratigráficas da bacia e aflora no leste, determinando os limites do Vale do Cariri (Assine, 1992; 2007). Já na porção oeste da bacia, ocorre apenas em sua subsuperfície (Fambrini *et al.*, 2020).

A espessura da Fm. Cariri pode alcançar cerca de uma centena metros, constituída quase completamente por arenitos imaturos médios a muito grossos fluviais (Assine, 1992; 2007). A parte inferior da formação é predominada pelos arenitos feldspáticos branco-roseados, enquanto na parte superior, por arenitos quartzosos branco-acinzentados (Assine, 1992). Suas estratificações indicam sistemas fluviais entrelaçados (Assine, 2007). A Fm. Cariri é afossilífera, o que dificulta sua datação exata (Fambrini *et al.*, 2020). Apesar disto, Assine (2007) atribuiu à Fm. Cariri pertencente ao Ordoviciano Superior/Devoniano Inferior.

### 2.2.2 Grupo Juazeiro do Norte

O Grupo Juazeiro do Norte, constituído, respectivamente, pelas Formações Brejo Santo, Missão Velha e Abaiara, aflora amplamente na porção leste da Bacia do Araripe, ao longo do Vale do Cariri (Fambrini *et al.*, 2020). As sequências sedimentares do Grupo Juazeiro do Norte, sobrepostas à Fm. Cariri, compreendem início de rifte pela Fm. Brejo Santo e parte inferior da Fm. Missão Velha e clímax de rifte pela parte superior da Fm. Missão Velha e totalmente a Fm. Abaiara (Fambrini *et al.*, 2020).

Segundo Rosa (2021), o início de rifte é caracterizado por dois estágios tectônicos distintos, pertencentes à idade Neojurássica (Titoniano?): o primeiro estágio corresponde somente à Fm. Brejo Santo, constituída de leques aluviais basais e apresenta predomínio de depósitos de planícies de inundação, proximal e distal, cujas paleocorrentes indicam orientação SE e SW; o segundo estágio corresponde somente à porção média-inferior da Fm. Missão Velha, com depósitos de dunas eólicas intercaladas a depósitos de canais de rios entrelaçados e de planícies de inundação proximal e distal. Os traços fluviais da porção inferior da Fm. Missão Velha indicam paleofluxo com padrão S e SE (Fambrini *et al.*, 2020). O clímax de rifte (Neo-Hauteriviano?) indica na porção média-superior da Formação Missão Velha depósitos de canais de rios entrelaçados com esparsos e descontínuos depósitos de planícies de inundação, onde ocorrem abundantes fragmentos de troncos fósseis, enquanto a Fm. Abaiara é caracterizada de planície deltaica, de sistemas fluviais lacustres (Rosa, 2021). As paleocorrentes da porção superior da Fm. Missão Velha fluíam para SW, W e NW, e as paleocorrentes da Fm. Abaiara sugerem padrão com alta dispersão (Fambrini *et al.*, 2020).

*Formação Brejo Santo:* A Fm. Brejo Santo apresenta uma espessura de até 450m, composta estratigraficamente por depósitos sedimentares predominantemente pelíticos (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020). Estes afloramentos armazenam fósseis, como restos de vertebrados (peixes), ostracodes não-marinheiros bem preservados e conchostráceos (Assine, 1992; Fambrini *et al.*, 2020). Outras rochas que compõem a litologia da formação incluem folhelhos e argilitos avermelhados e amarronzados sílticos e calcíferos (Assine, 1992; Fambrini *et al.*, 2020). Poucos afloramentos da Fm. Brejo Santos são naturais, pois a maior parte é resultado de processos pedogenéticos (Fambrini *et al.*, 2020).

O contato brusco entre as formações Brejo Santo e Missão Velha é concordante, marcado pela transição entre os pelitos vermelhos da Fm. Brejo Santo e os arenitos amarelados da Fm. Missão Velha (Fambrini *et al.*, 2020).

*Formação Missão Velha:* Sobreposta à Fm. Brejo Santo, a Fm. Missão Velha possui no total uma espessura de 200m (Assine, 1992; 2007). Essa formação é dividida em duas sequências (inferior: início de rifte, e superior: clímax de rifte) pela discordância erosiva interna presente (Fambrini *et al.*, 2020; Rosa, 2021). A litologia da formação registra a ocorrência de arenitos quartzosos por vezes feldspáticos ou caolínicos (Assine, 2007), em estratificações dispostas em *sets* decimétricos (Fambrini *et al.*, 2020): na porção inferior, os arenitos são médios a finos, enquanto na porção superior, grossos a muito grossos, por vezes conglomeráticos (Fambrini *et al.*, 2020).

Essa formação porta em especial troncos silicificados em arenitos de comprimento variado entre 5 e 15m, o que sugere que as áreas-fonte eram cobertas por grandes florestas de coníferas, como a espécie †*Dadoxylon benderi* (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020). Palinomorfos também são de ocorrência fóssil na formação (Coimbra, Arai e Carreño, 2002). O contato dos arenitos da Fm. Missão Velha é brusco à sobreposta Fm. Abaiara, com ocorrência de siltitos vermelhos ou esverdeados (Fambrini *et al.*, 2020).

*Formação Abaiara:* A espessura da Fm. Abaiara é incerta, e necessita ser melhor estudada, entretanto, sabe-se que ultrapassa e muito os 115m (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020). A formação apresenta heterogeneidade litológica, cuja base é composta por siltitos argilosos e folhelhos escuros em intercalações descontínuas com arenitos quartzosos amarelados-esbranquiçados finos a médios, localmente conglomeráticos que predominam na parte superior (Assine, 1992; 2007; Fambrini *et al.*, 2020). O registro fossilífero da Fm. Abaiara é escasso, mas fragmentos de madeira silicificada, escamas de peixes e ostracodes em folhelhos papiráceos são presentes (Assine, 1992; 2007; Fambrini *et al.*, 2020), além de palinomorfos (Coimbra, Arai e Carreño, 2002).

### 2.2.3 Grupo Santana

O Grupo Santana, composto respectivamente pelas Formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo, pertence à fase pós-rifteamento I da Bacia do Araripe (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020; Rosa, 2021). A datação do grupo é um debate em aberto, embora, geralmente, seja atribuído ao Aptiano Superior/Albiano Inferior (Assine, 1992; 2007; Fambrini *et al.*, 2020).

De todas as unidades geológicas que compõem a Bacia do Araripe, o Grupo Santana é a que mais se destaca (Lima, 1978). A ótima diversidade litológica do Grupo Santana é marcada especialmente pelas imensas camadas de gipsita, que são fácies de canais fluviais, e pela ocorrência de concreções calcárias laminadas de cor acinzentada (Lima, 1978; Assine, 1992).

Os fósseis dispostos em concreções calcárias das formações do Grupo Santana incluem diversas espécies de animais vertebrados e invertebrados e espécies vegetais, demonstrando uma diversidade fossilífera extraordinária (Lima, 1978; Kellner, 2002; Saraiva *et al.*, 2007). Incluem-se dinossauros, pterossauros, crocodilomorfos, quelônios, ostracodes, foraminíferos, gastrópodes, bivalves, moluscos, troncos, folhas, pinhas com sementes, algas, fungos, palinórfos (Lima, 1978; Kellner, 2002; Saraiva *et al.*, 2021) e em especial os peixes, que continuamente servem de material de pesquisas (Lima, 1978; Martill, 1988).

*Formação Barbalha:* A unidade inferior do Grupo Santana, que aflora no entorno da Chapada do Araripe e na porção leste da bacia, morro Serra da Mãozinha (Fambrini *et al.*, 2020). A formação é caracterizada litologicamente pelos arenitos finos a médios com intercalações de folhelhos de cor vermelha e de níveis delgados de conglomerados cujas fácies apontam sistema flaviolacustre entrelaçados de intervalo pelítico-carbonáticos (Assine, 2007; Bobco, 2014; Fambrini *et al.*, 2020). Os fósseis ocorrem em folhelhos betuminosos pretos, como coprólitos, peixes e restos de peixes, fragmentos de vegetais carbonizados, conchostráceos, ostracodes e palinórfos (Assine, 1992; 2007; Fambrini *et al.*, 2020).

A Fm. Barbalha é marcada, também, pela presença das Camadas Batateira, um intervalo de folhelhos pirobetuminosos e calcários peloidais mineralizados em sulfetos (Fambrini *et al.*, 2020). Assine (1992; 2007) associa as Camadas Batateiras como originada em ambiente continental lacustre, que se localizam em contato erosivo com os arenitos grossos da Fm. Barbalha (Fambrini *et al.*, 2007). O contato da Fm. Barbalha com a Formação Crato é dado pela presença de calcários laminados (Fambrini *et al.*, 2020).

*Formação Crato:* A Fm. Crato, sobreposta à Fm. Barbalha, possui uma área de aproximadamente 5.500km<sup>2</sup> (Sayão e Kellner, 2006) e espessura de 90-100m (Fambrini *et al.*, 2020). É limitada pelas proximidades oeste-leste de Santana do Cariri e Bonito de Santa Fé e norte-sul de Nova Olinda e Jati (Viana e Neumann, 2002).

A litologia da formação é caracterizada por rochas carbonáticas de calcários laminados, folhelhos betuminosos e calcíferos com presença marcante de ostracodes fósseis, e arenitos e xistos intercalados (Kellner, 2002; Bobco, 2014; Arai e Assine, 2020; Fambrini *et al.*, 2020). A sedimentação da formação indica sistema lacustre e deposição sob condições marinhas (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020). Conforme Viana e Neumann (2002), mais de 200 espécies de insetos foram descritas na Fm. Crato, além de conter uma rica fauna de vegetais que incluem sementes, flores e frutos em boa preservação. Fambrini *et al.* (2020) acrescentam crustáceos, aracnídeos, peixes, anuros, quelônios, lagartos, pterossauros, crocodilomorfos e partes moles

preservadas como tecidos e penas. A Fm. Crato é considerada um *lagerstätten* pela boa preservação dos seus fósseis (Sayão e Kellner, 2006).

*Formação Ipubi:* Sobre a Fm. Crato e abaixo da Fm. Romualdo, está localizada a Formação Ipubi, conhecida pelos seus depósitos de evaporitos e camadas de gipsitas associadas a folhelhos verdes e pretos (Assine, 2007; Bobco, Goldberg e Bardola, 2017; Fambrini *et al.*, 2020). Estes depósitos apresentam textura de paliçadas (Assine, 1992). Bobco (2014) afirma não haver consenso sobre o ambiente de deposição dos evaporitos nas camadas, uma vez que o ambiente era subaquoso e subaéreo, o que dificulta sua interpretação, entretanto, Assine (1992; 2007), indica, possivelmente, a formação dos evaporitos em ambiente costeiro de supramaré em clima árido e semiárido. A estratigrafia da Fm. Ipubi se dá em forma de lentes, localmente tabulares, de espessura cerca de 30m (Assine, 1992; Fambrini *et al.*, 2020).

Segundo Bobco (2014), os principais afloramentos da Fm. Ipubi ocorrem nas cidades de Araripina, Ipubi e Trindade (Pernambuco), compondo o sudoeste da Bacia do Araripe. Os fósseis ocorrem em folhelhos, incluindo conchostráceos, ostracodes não-marinhas e fragmentos vegetais carbonizados (Assine, 2007). Além disso, peixes, tartarugas, icnofósseis, palinomorfos, âmbar e macro-carvões (que indicam paleoincêndios florestais) (Fambrini *et al.*, 2020).

*Formação Romualdo:* A Fm. Romualdo é a parte superior do Grupo Santana, caracterizada pelas suas áreas bem preservadas, conhecidas mundialmente como *lagerstätten* (Kellner, 2002; Sayão *et al.*, 2020). É considerada o maior e mais conhecido jazigo paleontológico da Bacia do Araripe (Fambrini *et al.*, 2020). Arai e Assine (2020) atribuem à Fm. Romualdo idade Aptiana Superior.

As rochas ocorrem como arenitos interestratificados com intervalos de folhelhos verdes e cinza-escuros a pretos (Assine, 2007). É atribuída à Fm. Romualdo uma inquestionável influência marinha de águas calmas, mas com registros de evento de mortandade em massa, e um padrão de paleofluxo de sentido NNW (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020). Na formação, ocorrem fósseis de ostracodes, foraminíferos, turrítelídeos, dinoflagelados, crocodilianos, equinoides (que representam ingresso marinha) (Fambrini *et al.*, 2020), dinossauros, tartarugas, pterossauros (Kellner, 2002) e uma paleoictiofauna marinha (Assine, 2007). Os dinossauros não-aviários da Bacia do Araripe são de ocorrência exclusiva da Fm. Romualdo (Sayão *et al.*, 2020).

#### **2.2.4 Grupo Chapada**

O Grupo Chapada, proposto por Fambrini *et al.* (2020), é o grupo mais acima da Bacia do Araripe, constituído pelas Formações Araripina e Exu, pertencentes ao Albiano, e ambas as formações representam a sequência pós-rite II.

*Formação Araripina:* A penúltima formação sedimentar da Bacia do Araripe, Fm. Araripina, é constituída litologicamente por ritmitos compostos por arenitos finos e por lamitos, intercalados por corpos lenticulares de arenitos médios a grossos (Assine, 2007; Bobco, 2014). O ambiente deposicional da formação condiz com planícies de leques aluviais de ambiente lagunar e planícies de inundação totalmente oxidantes (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020). A idade atribuída à Fm. Araripina é Mesoalbiano, de condições climáticas quentes e áridas (Fambrini *et al.*, 2020). A ocorrência de fósseis na formação registra palinórfos e icnofósseis, mas outros fósseis não foram encontrados (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020). A formação ocorre somente na porção SW da bacia e seus melhores afloramentos encontram-se no entorno da escarpa da Chapada do Araripe (Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020).

*Formação Exu:* A Formação Exu ocupa o topo da Bacia do Araripe, em sua porção oeste (Assine, 1992). Toda sua sequência sedimentar possui afloramento de cor avermelhada, que porta seixos de quartzo, exceto os argilitos na base que possuem cores creme ou branca (Lima, 1978). As fácies pelíticas da Formação Exu apresentam sistemas fluviais entrelaçados, onde somente traços fósseis sem valor cronoestratigráfico são conhecidos, ou seja, é considerada afossilífera (Lima, 1978; Assine, 2007; Fambrini *et al.*, 2020).

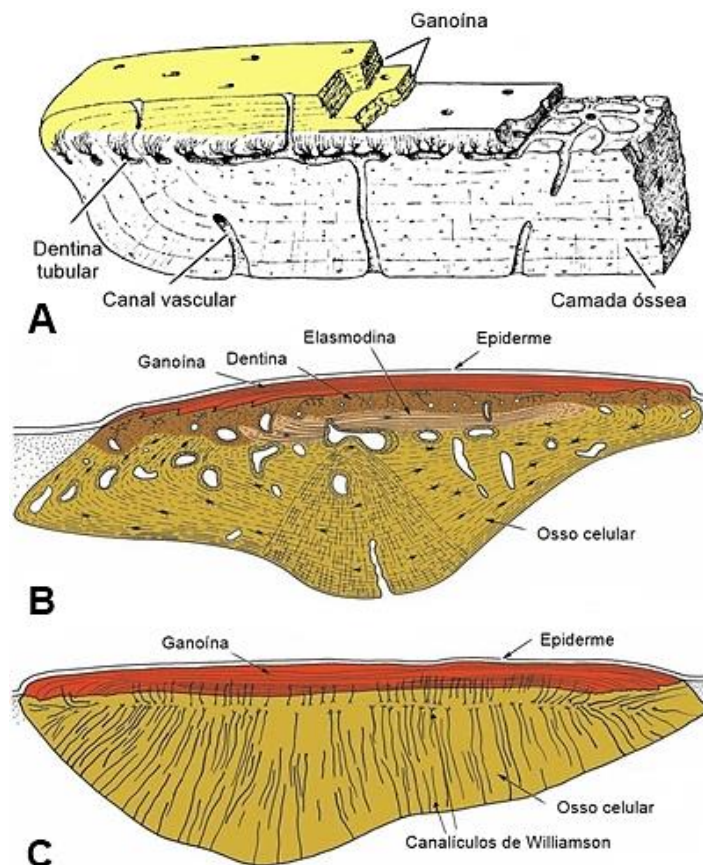
### 3 AS ESCAMAS DOS TELEÓSTEOS

As escamas dérmicas são originadas pelo osso da derme. São consideradas o produto estrutural natural mais importante da derme dos peixes, ocorrendo em diversas linhagens de peixes ósseos, os Osteichthyes (Kardong, 2016). Nos Chondrichthyes, peixes cartilagosos ausentes de osso dérmico, as escamas são denominadas placoides, que se projetam através da epiderme para alcançar a superfície, caracterizadas como dentículos superficiais (Kardong, 2016).

As escamas dos peixes ósseos têm formato rômboico, chamadas de escamas rômboicas, que se dividem em dois tipos principais, as escamas ganoides dos actinoptérgios e as escamas cosmoides dos sarcoptérgios primitivos (Kardong, 2016; Schultze, 2016). A escama cosmoide dos Sarcopterygii primitivos é recoberta externamente por dentina (cosmina) e esmalte, sob uma camada dupla de ossos, uma vascular e outro lamelar (Kardong, 2016).

A escama ganoide dos actinoptérígios é caracterizada pela presença de ganoína, um tecido hipermineralizado brilhante não colagenoso e acelular (Schultze, 2016). A base da escama ganoide é óssea, e além da ganoína na superfície da escama, possui dentina (Kardong, 2016). Existem três tipos de escamas ganoides: paleoniscoide (como em †*Obaichthys* spp. e †*Palaeoniscimorpha*), polipteroide (Polypteriformes) e lepidosteóide (em *Ginglymodi* e teleósteos basais) (Brito e Meunier, 2000; Brito, Meunier e Gayet, 2000; Meunier e Brito, 2004; Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009; Schultze, 2016; Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017) (Figura 2). Segundo Brito, Meunier e Gayet (2000) e Schultze (2016), as escamas lepidosteóides se desenvolveram a partir de escamas paleoniscoides.

**Figura 2:** Escamas ganoides dos Actinopterygii e seus três tipos. A) Paleoniscoide de †*Eurynotus crenatus*; B) Polipteroide de *Polypterus senegalus*; C) Lepidosteóide de *Lepisosteus oculatus*.



Fonte: Adaptado de Schultze, 2016 (A); Adaptado de Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009 (B e C).

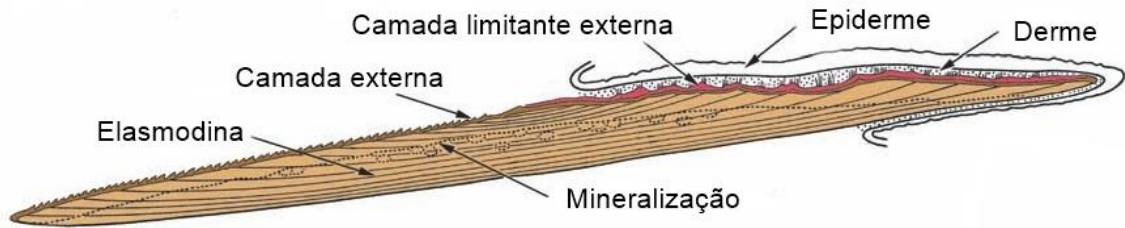
A escama ganoide paleoniscoide é composta por uma placa basal de osso lamelar sob uma camada de dentina tubular sobreposta por ganoína (Brito, Meunier e Gayet, 2000; Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017) (Figura 2a). A escama ganoide polipteroide também possui uma placa basal óssea recoberta por dentina e ganoína, mas com presença de elasmódina abaixo da dentina (Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017) (Figura 2b). A escama ganoide lepidosteóide tem apenas a placa basal de osso celular recoberta diretamente pela ganoína (esmalte), sem dentina e sem elasmódina (Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009; Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017) (Figura 2c).

De acordo com Meunier e Brito (2004), nos teleósteos ocorrem dois tipos principais de escamas: ganoide lepidosteóide para peixes os mais basais e elasmóide para os mais derivados. As escamas lepidosteóides ocorrem nos teleósteos basais †Aspidorhynchiformes e †Pholidophoriformes (Brito e Meunier, 2000; Meunier e Brito, 2004) e as escamas elasmóides em muitas linhagens existentes como Elopomorpha, Osteoglossomorpha, Clupeomorpha e Ostariophysa (Meunier e Brito, 2004).

As escamas elasmóides, denominação para escamas redondas dos teleósteos, são derivadas de escamas ganoídes (lepidosteóide de acordo com Meunier e Brito, 2004; Schultze, 2016 ou polipteroide de acordo com Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009) e delas ocorrem três tipos, amioide (como em Amiiformes), cicloide e sua derivada ctenoide (em teleósteos bem mais derivados) (Meunier e Brito, 2004; Schultze, 2016). Apenas as escamas cicloídes e ctenoídes ocorrem nos teleósteos, enquanto amioídes ficam restritas aos Amiiformes e alguns †Pachycomiformes (Meunier e Poplin, 1995; Meunier e Brito, 2004; Schultze, 2016). Na transição das escamas ganoídes em elasmóides, a ganoína desaparece e a placa basal pode ser celular ou acelular, produzindo escamas elasmóides dos teleósteos ausentes de camada óssea vascular, dentina e ganoína (Meunier e Brito, 2004; Kardong, 2016; Schultze, 2016).

A escama elasmóide amioide apresenta cristas radiais na parte coberta da escama, acima da placa óssea basal (Meunier e Brito, 2004; Schultze, 2016). A escama cicloide possui bordas lisas, com elasmódina na placa basal, uma camada externa e uma camada limitante externa (Meunier e Brito, 2004; Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009; Quan *et al.*, 2020) (Figura 3). Segundo Meunier e Brito (2004), um outro tipo de escama cicloide ocorre, exclusivamente nos osteoglossídeos, chamada escama osteoglossídica. Enquanto na maioria dos outros teleósteos a escama cicloide típica ocorre, em Osteoglossidae, a superfície da escama escâmulas, placas poligonais que formam um mosaico (Meunier e Brito, 2004).

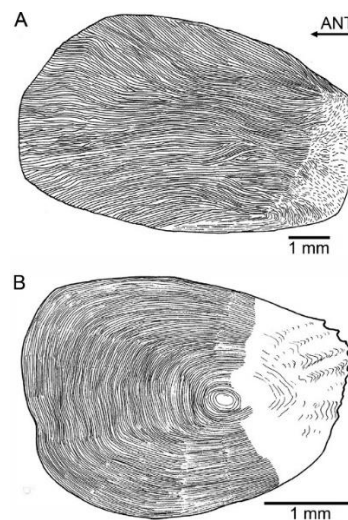
**Figura 3:** Escama elasmóide de *Danio rerio*.



Fonte: Adaptado de Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009.

As escamas ctenoides se desenvolveram independentemente a partir das escamas cicloides e ocorrem nos euteleósteos (Schultze, 2016). Morfologicamente, enquanto as escamas elasmoides cicloides possuem margem posterior lisa, as elasmoides ctenoides possuem a margem posterior com denticulos agudos, os *ctenii* (Meunier e Brito, 2004) (Figura 4). Muitos autores afirmam não haver diferenças significativas entre os dois tipos de escama, senão os *ctenii* das escamas ctenoides (Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009; Schultze, 2016).

**Figura 4:** Escamas elasmoides dos teleósteos. A) Tipo cicloide; B) Tipo ctenoide.



Fonte: Schultze, 2016.

Nesse contexto, as análises histológicas proporcionam importantes informações paleobiológicas (Cerdeira *et al.*, 2020), e as escamas de teleósteos podem fornecer referências filogenéticas importantes (e. g. Khemiri *et al.*, 2001; Meunier e Brito, 2004).

## 4 OBJETIVOS

### 4.1 Objetivo geral

Analisar a histologia de escamas fósseis de peixes teleósteos basais (Actinopterygii: Teleostei) provenientes do Grupo Santana, Cretáceo da Bacia do Araripe, do estado do Ceará, com vistas à comparação histológica.

## 4.2 Objetivos específicos

- Analisar e caracterizar as microestruturas presentes em escamas de peixes teleósteos extintos;
- Comparar as estruturas descritas com outros peixes já descritos na literatura;

## 5 MATERIAIS E MÉTODOS

### 5.1 Objetos de estudo

Foram analisadas especificamente escamas de teleósteos basais fósseis do Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, coletados no distrito de Santana do Cariri, no estado do Ceará. Os fósseis fazem parte da Coleção de Paleontologia (CPALEOUFT) do Laboratório de Paleobiologia (LPB) da Universidade Federal do Tocantins (UFT), *campus* Porto Nacional.

Os fósseis de estudo são típicos do Grupo Santana, depositados em blocos de concreção calcária de cor acinzentada. As amostras pertencem aos *taxa* indicados a seguir e foram escolhidos pela qualidade de conservação de suas escamas:

#### †Aspidorhynchiformes

†*Vinctifer comptoni* Agassiz, 1834 [UFT0500]

#### †Crossognathiformes

†*Notelops brama* Agassiz, 1841 [UFT0485]

†*Rhacolepis buccalis* Agassiz, 1841 [UFT0492]

#### †Ichthyodectiformes

†*Cladocyclus gardneri* Agassiz, 1841 [UFT0481]

Estudos histológicos com †*Vinctifer comptoni* já foram antes realizados (ver Brito e Meunier, 2000). Os teleósteos †*Cladocyclus gardneri*, †*Notelops brama* e †*Rhacolepis buccalis* carecem de estudos histológicos de suas escamas e foram pela primeira vez descritas neste trabalho.

## 5.2 Preparação das lâminas histológicas

A metodologia e escolha de materiais para confecção das amostras das escamas é padrão para preparação histológica de tecidos de vertebrados fósseis, como ossos e dentes, indicadas por Cerda *et al.* (2020), inclusive as escamas neste trabalho. Segundo Cerda *et al.* (2020), o procedimento de corte paleohistológico envolve uma amostragem (triagem), moldagem de silicone, incorporação da amostra, montagem em lâminas de vidro e seccionamento fino.

### 5.2.1 Triagem das escamas

Todos os espécimes reportados acima foram examinados e submetidos ao processo de triagem no LPB. A extração das escamas nas rochas foi executada por meio de instrumentos odontológicos (ponteira e pinça). O objetivo da triagem foi selecionar as escamas mais bem preservadas, como também de mais fácil remoção, para a confecção das lâminas paleohistológicas.

### 5.2.2 Confecção de lâminas histológicas

As etapas que constituíram a confecção das lâminas foram realizadas na LPB e consistiram em, respectivamente, montagem do molde de silicone; incorporação das amostras em bloco de resina; corte e polimento dos blocos; e colagem (montagem) e corte fino em uma lâmina de vidro.

*Molde de silicone:* A preparação do molde de silicone foi feita com o uso de uma vaselina sólida *Worker*, massa de modelar *soft Acrilex*, borracha de silicone azul *Redelease* e catalisador *Redelease*, com auxílio de um pincel, palito de picolé, copo de plástico 250ml e uma balança digital SF-400.

Primeiro, usou-se uma base sólida recoberta por papel alumínio para fixar a massa de modelar na base. Depois, uma estrutura metálica anelar receptora foi colocada sobre a massa na base e a vaselina aplicada internamente e externamente à estrutura com o pincel. Um

fragmento do fundo de um copo de plástico foi colocado internamente no centro da estrutura para posteriormente ser o espaço onde a amostra foi incorporada. A estrutura então foi selada com massa nas bordas para evitar vazamento.

A mistura aplicada na estrutura receptora foi produzida com a proporção de 1 gota de catalisador para 1ml de silicone em um copo de plástico com o uso do palito sobre a balança, e derramado até ter preenchido o espaço da estrutura anelar (aprox. 193ml de silicone e 193 gotas de catalisador). Por último, esperou-se descansar em temperatura ambiente durante 1h (Figura 5). Após a espera, a massa foi retirada e o molde estava pronto.

**Figura 5:** Molde de silicone produzido para incorporar as escamas.



Fonte: Elaboração da autora, 2022.

*Incorporação das amostras no molde de silicone:* A etapa de incorporação das amostras foi realizada 3 vezes (2 séries em 2022 e 1 em 2023), para uma melhor obtenção dos resultados. Ambas as séries obtiveram proporção semelhante na preparação das misturas.

Antes das amostras serem incorporadas no molde de silicone, algumas misturas foram feitas. O material necessário foi vaselina sólida *Worker*, resina epóxi 2001 *Redelease* e endurecedor epóxi 3154 *Redelease*, com o uso de pincel, palito de picolé, um copo de plástico 250ml e balança digital SF-400. Para a primeira etapa, um pouco de vaselina foi aplicado com um pincel no fundo onde a mistura foi posteriormente derramada. Tal mistura funciona como uma “cama” para selar o espaço do molde, e foi feita com uma proporção de 3g de resina e 1,5g de endurecedor, em um copo de plástico, com o uso do palito sobre a balança. Quando derramada, o tempo de espera para a solidificação da mistura foi de 12h.

A próxima etapa para a incorporação das amostras foi a preparação de outra mistura para ser derramada no espaço já com o fundo selado a mistura anterior. Utilizou-se 16g de resina com 8g de endurecedor em um copo de plástico com o auxílio do palito sobre a balança. A mistura foi derramada e as escamas selecionadas na triagem incorporadas. O tempo de espera para a solidificação da mistura com as amostras foi de 12h (Figura 6).

**Figura 6:** 1º e 2º série de escamas incorporadas no molde de silicone.



Fonte: Elaboração da autora, 2022.

*Corte e polimento:* Após o tempo de espera, as escamas precisaram ser separadas umas das outras da mistura solidificada. Para isso, os redores das amostras foram serrados com uma lâmina de serra manual *Starrett*. As escamas isoladas, para possível colagem nas lâminas de vidro, foram lixadas em lixa P360 *Tyrolit* e lixa T277 *Norton* até atingido a superfície transversal da escama. Após o lixamento, para evitar arranhões que danificam a visualização no microscópio óptico, as amostras precisaram ser polidas em lixa JET401 1200 *Norton*. O processo foi auxiliado com lupa estereoscópica *Mikros*.

*Colagem em lâmina e corte fino:* As amostras foram coladas em lâminas de vidro fixadas por uma mistura de cola epóxi resina *Araldite* com cola epóxi endurecedora *Aradilte* (mesma proporção) e deixadas para descansar durante 12h. O corte fino foi o último processo, quando o restante da resina colada na lâmina precisou ser removido. Primeiro, usou-se uma lâmina de serra manual *Starrett* para remover a maior parte. Para finalização, foi lixada e polida e, assim, pronta para visualização em microscópio óptico.

### 5.3 Análise paleohistológica

O principal objetivo desta análise é identificar e descrever as estruturas histológicas (tecidos minerais e ósseos) das lâminas paleohistológicas aqui confeccionadas. Isto foi feito, para além do estudo da histologia das escamas de peixes, por comparação às outras lâminas histológicas de peixes teleósteos basais disponíveis na literatura e de outros táxons próximos. Para isso, houve um levantamento bibliográfico a partir de livros e de portais periódicos online (Google Acadêmico) com literatura relacionada ao material de estudo.

As análises histológicas foram efetuadas com o uso de microscópio *Lumen* no LPB e no Laboratório de Microscopia e Botânica Aplicada (LMBA) da Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão (Uemasul), *campus* Centro, Imperatriz. Os melhores cortes, com mais informações disponíveis, foram escolhidos para este trabalho. As fotografias foram realizadas no microscópio *Zeiss* com câmera acoplada que conecta ao monitor.

### 5.4 Material de comparação

Os resultados obtidos a partir das análises histológicas dos espécimes foram comparados com os materiais disponíveis na literatura especializada, como Brito e Meunier (2000) e Meunier e Brito (2004) (Quadro 1).

**Quadro 1:** Registro de estudos paleohistológicos de escamas de peixes basais fósseis e existentes de táxons próximos a Teleostei com imagens disponíveis para comparação.

ESPÉCIE	CLASSIFICAÇÃO	TOMBO	REFERÊNCIA
Escamas fósseis lepidosteoides sem identificação	Neopterygii (Actinopterygii) – Provavelmente Ginglymodi e †Aspidorhynchiformes	IGC-P0014; IGC-P0015; IGC-P0016; IGC-P0017; IGC-P0018; IGC-P0019; IGC-P0020; IGC-P0021	Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017
† <i>Obaichthys? laevis</i>	Lepisosteiformes	DGM 1155-P	Brito, Meunier e Gayet, 2000
† <i>Obaichthys decoratus</i>	Lepisosteiformes	DGM 1136-P	Brito, Meunier e Gayet, 2000
† <i>Lepisosteus</i> sp.	Lepisosteiformes		Brito, Meunier e Gayet, 2000

† <i>Lepisosteus</i> sp.	Lepisosteiformes		Sire e Meunier, 1994
<i>Lepisosteus ocellatus</i> ?	Lepisosteiformes		Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009
<i>Lepisosteus oculatus</i> Winchell, 1864	Lepisosteiformes		Sire e Meunier, 1994
<i>Lepisosteus platostomus</i> Rafinesque, 1820	Lepisosteiformes		Sire e Meunier, 1994
† <i>Lepidotyle enigmatica</i> Meunier e Gayet, 1992	Semionotiformes		Sire e Meunier, 1994
† <i>Amia robusta</i> Priem, 1901	Amiiformes		Meunier e Poplin, 1995
<i>Amia calva</i> Linnaeus, 1758	Amiiformes		Meunier e Poplin, 1995
† <i>Vinctifer longirostris</i> Silva Santos, 1972	†Aspidorhynchiformes	MNHN-ICH257.1	Brito e Meunier, 2000
† <i>Vinctifer sweeti</i> Etheridge e Woodward, 1892		MNHN-ICH262.1	Brito e Meunier, 2000
† <i>Vinctifer comptoni</i> Agassiz, 1834		MNHN-ICH261.1	Brito e Meunier, 2000
† <i>Vinctifer</i> sp.		MNHN-ICH258.2	Brito e Meunier, 2000
† <i>Aspidorhynchus acutirostris</i> Blainville, 1818		MNHN-ICH260.1; MNHN-ICH260.2	Brito e Meunier, 2000
† <i>Aspirodhynchus euodus</i> ? Egerton, 1845		MNHN-ICH263; MNHN-ICH263.2; MNHN-ICH263.3	Brito e Meunier, 2000; Meunier e Brito, 2004
† <i>Pholidophorus bechei</i> Arratia, 2013		†Pholidophoriformes	MNHN-ICH285
† <i>Pholidophorus</i> sp.?	MNHN-ICH265		Meunier e Brito, 2004
† <i>Gondwanapleuropholis longimaxillaris</i> Brito e Gallo, 2002	MNHN-ICH291		Meunier e Brito, 2004
† <i>Siemensichthys macrocephalus</i> Agassiz, 1834	MNHN-ICH286		Meunier e Brito, 2004

Fonte: Elaboração da autora, 2024.

## 6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 6.1 †*Vinctifer comptoni*

**Osteichthyes Huxley, 1880**

**Actinopterygii Klein, 1885**

**Neopterygii Regan, 1923**

**Teleostei Muller, 1845**

†**Aspidorhynchiformes Bleeker, 1859**

†**Aspidorhynchidae Bleeker, 1859**

†***Vinctifer* Jordan, 1919**

†***V. comptoni* Agassiz, 1834**

†*Vinctifer comptoni* é uma espécie de teleósteo basal, da ordem dos †Aspidorhynchiformes (Jurássico Superior e Cretáceo) cuja inclusão em Teleostei ou em outra divisão superior, Teleosteomorpha, segue gerando muitos debates, embora provavelmente a ordem seja teleóstea (Brito e Meunier, 2000; Nelson, Grande e Wilson, 2016; Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017). No Bacia do Araripe, ocorrências de †*V. comptoni* são comuns e uns dos peixes mais abundantes, especialmente em folhelhos e concreções calcárias da Formação Romualdo do Grupo Santana (Aptiano, Cretáceo Inferior) (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021). †*V. comptoni* atingia 90cm de comprimento total, possuía um rostro alongado, com pré-dentário triangular mais curto que o pré-maxilar, pequena pré-dentição, falta de dentes na parte posterior da placa óssea e numerosos dentes finos e posteriores (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021) (Figura 7).

**Figura 7:** †*Vinctifer comptoni* da formação Romualdo, Grupo Santana (DGM 891-LE).



Fonte: Retirado de Polck *et al.*, 2015.

### 6.1.1 Descrição externa das escamas

As escamas de †*V. comptoni* são do tipo ganoide, escamas brilhantes superficialmente cobertas por ganoína (esmalte) e com articulação “*peg-and-socket*” (Polck *et al.*, 2015). O pós-crânio é coberto lateralmente por três fileiras de escamas muito altas e retas (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021), que facilmente auxiliam a identificar o gênero (Figuras 7 e 8).

**Figura 8:** Fragmento de †*V. comptoni* (UFT0500).



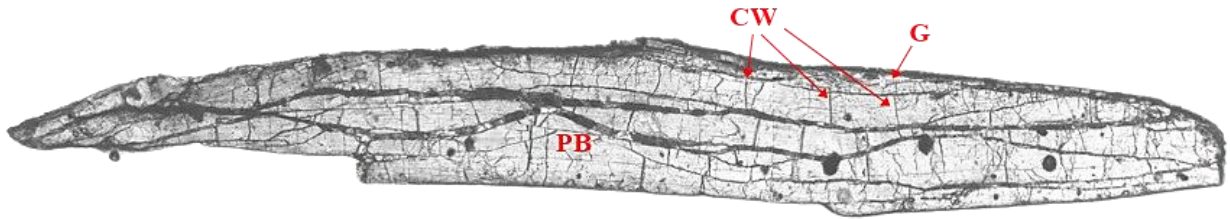
Fonte: Elaboração da autora, 2022.

### 6.1.2 Descrição histológica das escamas

*Tipo:* Ganoide lepidosteoide.

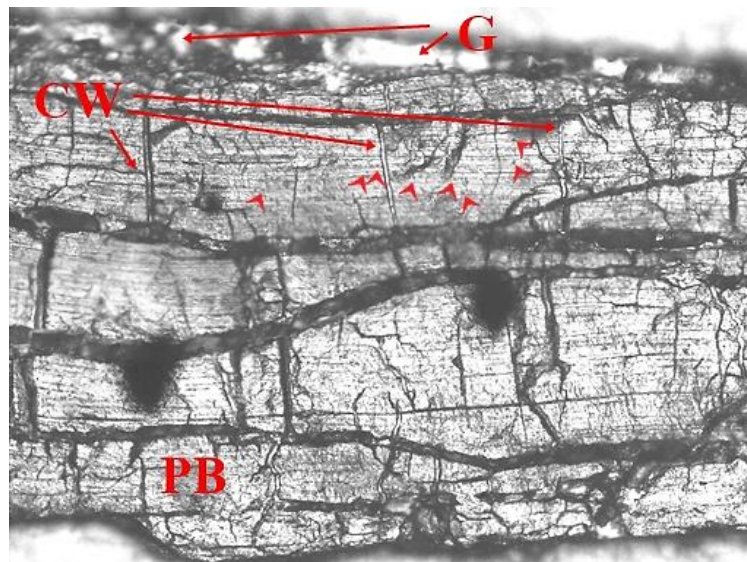
*Estruturas:* A placa basal composta de osso celular de †*V. comptoni* é visivelmente presente na amostra, constituída por finas lamelas ósseas (Figura 9). A placa basal é totalmente vascularizada, com inúmeros canalículos de Williamson (canais) presentes, como túneis escavados na vertical (Figuras 9 e 10). Pequenos osteócitos (células ósseas derivadas dos osteoblastos) também são presentes, próximos aos Canalículos de Williamson, indicados por cabeças de seta (Figura 10). A camada superficial de ganoína (tecido hipermineralizado acelular), comum em escamas ganoídes lepidosteoídes, foi visualizada na amostra, de forma contínua, embora não totalmente preservada (Figuras 9 e 10). A camada de dentina é ausente, confirmando a escama como lepidosteoide.

**Figura 9:** Seção transversal da escama inteira de †*V. comptoni*. PB: placa basal; CW: seta indicando alguns dos canalículos de Williamson; G: ganoína.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

**Figura 10:** Detalhe da escama de †*V. comptoni*. Lamelas ósseas finas, visíveis horizontalmente, compõem a placa basal. PB: placa basal; CW: alguns dos canalículos de Williamson; G: ganoína; Cabeças de seta: alguns dos osteócitos.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

**Comentários:** A escama analisada é típica já visualizada em outros estudos bem detalhados com †*V. comptoni* e especialmente com outras espécies da ordem dos †Aspidorhynchiformes, como †*V. longirostris*, †*V. sweeti*, †*V. sp.*, †*Aspidorhynchus acutirostris*, †*A. euodus*, outros †*A. spp.* e †*Belonostomus tenuirostris* (Brito e Meunier, 2000; Meunier e Brito, 2004), além de escamas ganoides lepidosteoides semelhantes de neopterígios indeterminados da Bacia Sanfranciscana de Bittencourt, Gallo e Rodrigues (2017). Também demonstram semelhanças com a descrição de escamas lepidosteoides dos †Pholidophoriformes (teleosteos basais) (Meunier e Brito, 2004) e demais escamas lepidosteoides da literatura.

Nos trabalhos de Brito e Meunier (2000) e Meunier e Brito (2004), a escama de †*V. comptoni* é constituída pela placa basal, canalículos de Williamson por toda a extensão da escama e uma única camada de ganoína, superficial à placa basal. Na descrição aqui apresentada, também é visível a placa basal totalmente vascularizada com os canalículos de Williamson e a camada de ganoína sobreposta. Geralmente, as escamas lepidosteoides são constituídas superficialmente por muitas camadas sobrepostas de ganoína (escamas ganoides verdadeiras, uma apomorfia dos actinoptérígios *sensu* Bittencourt, Gallo e Rodrigues, 2017), exceto em algumas formas basais actinoptérígias (Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009). Parece este ser o caso de †*V. comptoni* e †*A. euodus*, cuja camada de ganoína possui apenas um estrato, além da ganoína não ter sido preservada em †*A. acutirostris* e estar faltando em †*A. fisheri* e †*A. arawaki* (Brito e Meunier, 2000; Meunier e Brito, 2004). Em †*V. sweeti* e †*V. longirostris* a camada de ganoína é do tipo multiestratificada (Brito e Meunier, 2000). O mesmo caracter foi também observado em outros teleósteos basais da ordem †Pholidophoriformes, como †*Pholidophorus bechei*, †*Pholidophorus* sp., †*Gondwanapleuropholis longimaxillaris* e †*Siemensichthys macrocephalus* (Meunier e Brito, 2004). Quanto à placa basal, lamelas ósseas finas regulares que constituem e percorrem toda a sua extensão são facilmente visualizadas nas escamas dos †Aspidorhynchiformes (Brito e Meunier, 2000) e descritas também nas escamas de Bittencourt, Gallo e Rodrigues (2017), assim como nesta escama de †*V. comptoni*.

Odontódeos (denticulos dérmicos) comumente encontrados em escamas dos †Aspidorhynchiformes e Lepisosteidae e ausente nos teleósteos atuais (Brito e Meunier, 2000; Sire, 2001; Meunier e Brito, 2004) não foram observados nesta escama de †*V. comptoni*, enquanto que na amostra de †*V. comptoni* de Brito e Meunier (2000), foram registrados morfológicamente nas escamas caudais. Em ilustrações histológicas, os odontódeos foram registrados em †*V. longirostris* (Brito e Meunier, 2000), *L. oculatus* (Sire e Meunier, 1994) e *L. sp.* (Brito, Meunier e Gayet, 2000).

Canalículos de Williamson são presentes em outros †Aspidorhynchiformes além de †*V. comptoni*, como em †*V. sweeti*, †*A. acutirostris*, †*A. euodus* e nas ilustrações de escamas dos †Pholidophoriformes †*P. sp.*, †*G. longimaxillaris* e †*S. macrocephalus* (Brito e Meunier, 2000; Meunier e Brito, 2004). Canalículos de Williamson são comuns em outras escamas lepidosteoides, como nos Lepisosteiformes (Ginglymodi, Holostei) †*Lepisosteus* sp., nos atuais *L. oculatus* e *L. platostomus* (Escamas de Sire e Meunier, 1994; Brito, Meunier e Gayet, 2000) e também foram registradas em escamas ganoides paleoniscoides em transição para lepidosteoide de †*Obaichthys? laevis* e †*Obaichthys decoratus* (Brito, Meunier e Gayet, 2000).

A placa basal das escamas lepidosteoides é celular, conseqüentemente as placas basais dos †Aspidorhynchiformes também (Brito e Meunier, 2000; Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009). Osteócitos nesta amostra de †*V. comptoni* confirmam esse fato. Os osteócitos ocorrem em inúmeras escamas lepidosteoides descritas na literatura, em ilustrações bem detalhadas das placas basais de †*A. acutirostris* (Brito e Meunier, 2000), †*P. sp.?* (Brito e Meunier, 2004), †*L. sp.* (em Sire e Meunier, 1994 e em Brito, Meunier e Gayet, 2000), no semionotiforme (Holostei) †*Lepidotyle enigmática* e lepisosteiformes atuais *L. oculatus* e *L. platostomus* (Sire e Meunier, 1994) e nas amostras lepidosteoides de Bittencourt, Gallo e Rodrigues (2017). Tais microestruturas também foram descritas em não-teleósteos relacionados, como na escama elasmioide amioide do holósteo amiiforme †*Amia robusta* de Meunier e Poplin (1995) e nas escamas em transição paleoniscoide-lepidosteioide de †*Obaichthys? laevis* e †*Obaichthys decoratus* de Brito, Meunier e Gayet, 2000. Não foram visualizadas outras microestruturas ósseas como as fibras de Sharpey (feixes de colágeno), que são presentes em †*A. euodus* na amostra de Brito e Meunier (2000) e nas amostras de Bittencourt, Gallo e Rodrigues (2017). Ambas as estruturas (osteócitos e fibras de Sharpey) são presentes no †pholidophoriforme †*Siemensichthys macrocephalus* (Brito e Meunier, 2000). Em teleósteos de escamas elasmoides, o osso da escama não é vascular e é acelular, com ausência total de osteócitos e outras células ósseas (Kardong, 2016).

## 6.2 †*Notelops brama*

†**Crossognathiformes Taverne, 1989**

†**Pachyrhizodontoidei Forey, 1977**

†**Notelopidae Forey, 1977**

†***Notelops* Woodward, 1901**

†***N. brama* Agassiz, 1841**

†*Notelops brama* é uma espécie de teleósteo basal †crossognathiforme da família †Notelopidae (Cretáceo da América do Sul) (Nelson, Grande e Wilson, 2016) (Figura 11). São peixes comumente encontrados na Formação Romualdo da Bacia do Araripe, em concreções calcárias e folhelhos (Aptiano, Cretáceo Inferior) (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021). Atingiam aproximadamente 60cm de comprimento total de um corpo fusiforme com rostro pontiagudo, dentes finos e proeminentes, três grandes ossos atrás da órbita (infraorbitais 2 e 3 e dermesfenótico), nadadeira caudal profundamente furcada com um pequeno sulco (entalhe)

na margem posterior e dois ossos (opérculo e sub-opérculo) na margem posterior do pré-opérculo quando preservado lateralmente (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021).

**Figura 11:** †*N. brama* da formação Romualdo, Grupo Santana (IGc-USP).



Fonte: Adaptado de Pugliese *et al.*, 2019.

### 6.2.1 Descrição externa das escamas

As escamas de †*N. brama* são do tipo elasmóide (redondas), pequenas, finas e sobrepõem-se amplamente pelo corpo do peixe (Figura 12).

**Figura 12:** Fragmento de †*N. brama* (UFT0485).



Fonte: Elaboração da autora, 2022.

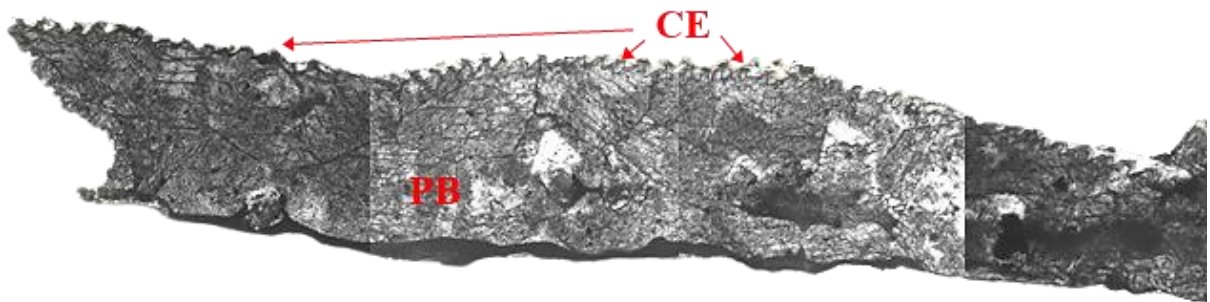
### 6.2.2 Descrição histológica das escamas

*Tipo:* Elasmóide cicloide.

*Estruturas:* Dois cortes transversais foram realizados nas escamas de †*N. brama*. A primeira escama (Figura 13) mostra a placa basal acelular composta de elasmódina e uma

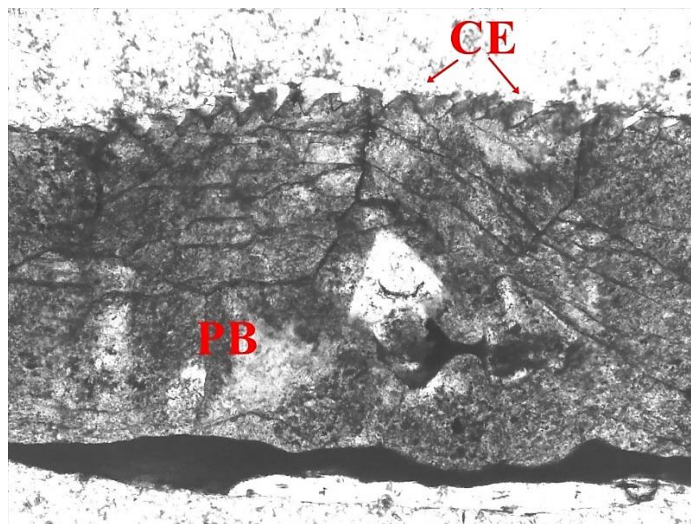
camada superior, a camada externa, que possui formato serrilhado, semelhante a vários dentes (Figura 14). Uma camada limitante externa, superior à camada externa, não foi visualizada em nenhum dos cortes, assim como células ósseas e odontódeos. Ganoína também é ausente em ambas escamas, o que confirma o tipo elasmóide. Morfologicamente, as escamas de †*N. brama* não continham *ctenii* (estruturas serrilhadas no campo livre de escamas, típicas de escamas elasmóides ctenoides, *sensu* Schultze 2016), confirmando o tipo clicoide.

**Figura 13:** Seção transversal da primeira escama inteira de †*N. brama*. PB: placa basal; CE: camada externa.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

**Figura 14:** Aproximação da primeira escama de †*N. brama*. PB: placa basal; CE: camada externa.

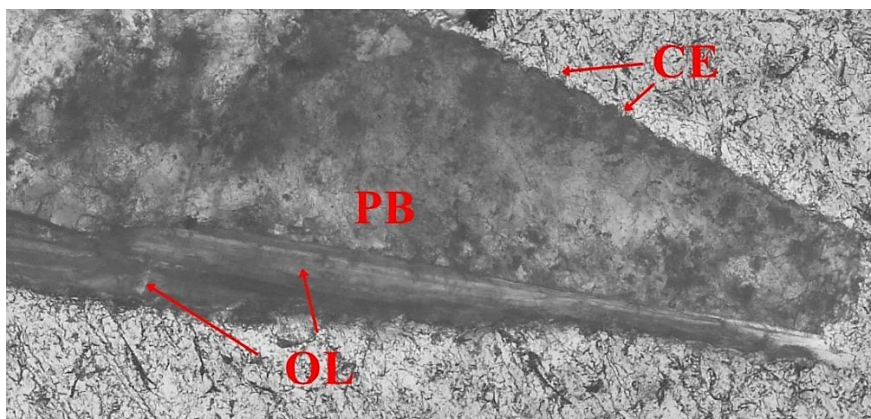


Fonte: Elaboração da autora, 2024.

A segunda escama produzida tratou-se de uma escama mais fragmentada, que permitiu a visualização da camada externa em menor evidência (Figura 15). Além disso, são presentes

duas camadas ordenadas multiestratificadas de osso lamelar na parte basal da escama, sob a PB acelular.

**Figura 15:** Aproximação da segunda escama de †*N. brama*. CE: camada externa; OL: osso lamelar; PB: placa basal.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

*Comentários:* Os dois cortes transversais das escamas, embora apresentem formato diferentes, não contradizem com a classificação de escama em elasmóide e nem divergem uma da outra. A placa basal (Figuras 13, 14 e 15) é facilmente visualizável, assim como a camada externa dentada, embora tal camada seja bem mais saliente na primeira escama (Figuras 13 e 14), que é mais pontiaguda, enquanto na segunda escama (Figura 15) é mais arredondada. Em nenhum dos cortes foram visualizadas células ósseas, o que é comum nas escamas elasmóides dos teleósteos (Kardong, 2016). Na base da segunda escama (Figura 15), duas camadas bem estratificadas e retas de osso lamelar são bem evidentes, visto que geralmente é onde o osso lamelar costuma ocorrer nas placas basais de elementos tegumentares de não tetrápodes, inclusive em escamas ganóides (Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009).

A camada externa de †*N. brama* é típica da camada externa de teleósteos atuais que possuem a escama elasmóide, como em *Danio rerio* (Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009), *Hoplías aimara* (Meunier e Brito, 2004), *Cyprinus carpio* (Arola *et al.*, 2018; Quan *et al.*, 2020), *Megalops atlanticus* e *Arapaima gigas* (Arola *et al.*, 2018). Tal camada externa, segundo Sire (1990), se localiza na superfície da escama e é constituída por cristas que apresentam elevações regulares, como nestas escamas de †*N. brama* e †*C. gardneri*. A camada limitante externa, que é depositado na maioria das escamas elasmóides (Sire, 1990) não foi visualizada em †*N. brama*.

### 6.3 †*Rhacolepis buccalis*

#### †Pachyrhizodontidae Cope, 1872

#### †*Rhacolepis* Agassiz, 1841

#### †*R. buccalis* Agassiz, 1841

†*Rhacolepis buccalis* é uma espécie de teleóstio basal †crossognathiforme da família †Pachyrhizodontidae (Cretáceo ao Paleógeno da região Mediterrânea e América do Norte e do Sul) (Nelson, Grande e Wilson, 2016) (Figura 16). São encontrados em concreções calcárias na Formação Romualdo (Aptiano, Cretáceo Inferior) de forma abundante (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021). Possuíam um corpo fusiforme e cilíndrico atingindo até 25cm de comprimento, a parte anterior da cabeça pontuda, nadadeiras pequenas, com a pélvica localizando-se atrás do nível da nadadeira dorsal e quatro ossos proeminentes na borda posterior da órbita (Os infraorbitais 2, 3 e 4 e o dermesfenótico) (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021).

**Figura 16:** †*R. buccalis* da formação Romualdo, Grupo Santana (MCT 1458-P).



Fonte: Retirado de Polck *et al.*, 2015.

#### 6.3.1 Descrição externa das escamas

As escamas de †*R. buccalis* são pequenas (em relação a †*N. brama*) e possuem formato ovoide (Figura 17) (Polck *et al.*, 2015).

**Figura 17:** Fragmento de †*R. buccalis* (UFT0492).



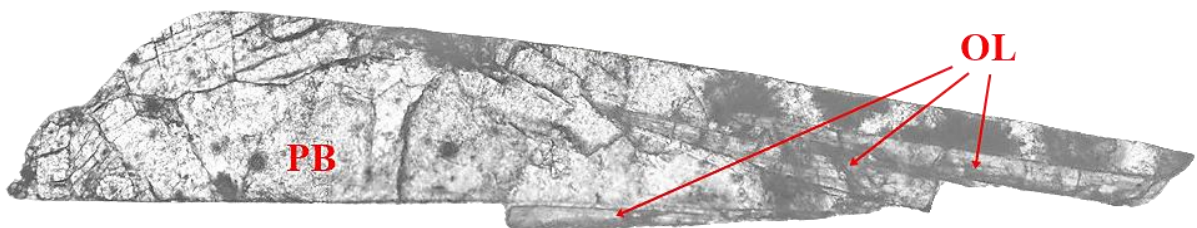
Fonte: Elaboração da autora, 2022.

### 6.3.2 Descrição histológica das escamas

*Tipo:* Elasmóide cicloide.

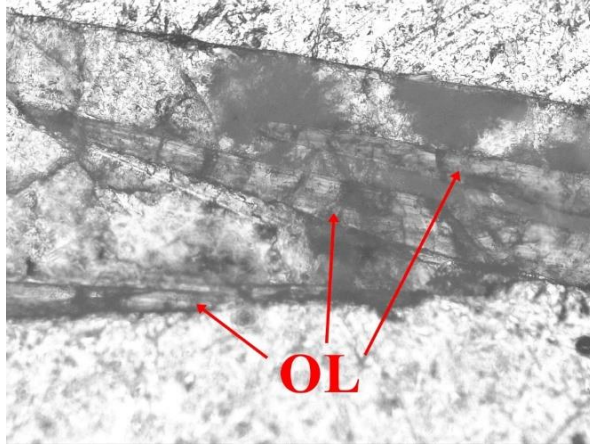
*Estruturas:* Não foram visualizadas muitas estruturas na escama de †*Rhacolepis buccalis*, provavelmente devido ao desgaste da escama. A escama é fragmentada: é presente a PB sem células ósseas visualizáveis (Figura 18) com três camadas estratificadas de osso lamelar (Figura 19), em formato pontiagudo, sendo uma na porção inferior da escama e duas sobrepostas mais acima. As camadas externas e a camada limitante externa não foram visualizadas, assim como ganoína e odontódeos.

**Figura 18:** Seção transversal da escama de †*R. buccalis*. PB: Placa basal; OL: Osso lamelar.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

**Figura 19:** Aproximação das camadas de osso lamelar de †*R. buccalis*.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

*Comentários:* A escama de †*R. buccalis* deste trabalho tratou-se de uma forma mais desgastada em comparação às outras escamas, mas que ainda sim poderiam trazer informações paleohistológicas importantes que ajudem a descrever a espécie.

As camadas de osso lamelar que atravessam o meio da escama e uma que se localiza na porção basal são claramente estratificadas. A presença da placa basal e de camadas de osso lamelar são comuns também na escama de †*N. brama*. Aqui, as espécies de †*R. buccalis* e †*N. brama* são as mais próximas filogeneticamente dentre as 4 espécies deste trabalho, visto que pertencem à ordem dos †Crossognathiformes. Entretanto, com a exceção dessas duas microestruturas, não foi visualizada a camada externa em †*R. buccalis* assim como foi em †*N. brama*, o que não exclui a possibilidade de ocorrência em †*R. buccalis*. O mesmo com a camada limitante externa em ambas. Odontódeos, camadas de ganoína e microestruturas ósseas como osteócitos, fibras de Sharpey e outras células ósseas não foram visualizadas, indicando uma placa basal acelular, assim como em †*N. brama*. Ambas as espécies permanecem classificadas como escamas elasmoides cicloides.

#### 6.4 †*Cladocyclus gardneri*

†Ichthyodectiformes Bardack e Sprinkle, 1969

†Cladocyclidae Maisey, 1991

†*Cladocyclus* Agassiz, 1841

†*C. gardneri* Agassiz, 1841

†*Cladocyclus gardneri* é uma espécie de teleósteo basal da ordem dos †Ichthyodectiformes (Jurássico e Cretáceo), grupo-irmão dos teleosteos-coroa, Teleocephala (Nelson, Grande e Wilson, 2016) (Figura 20). São comuns e um dos peixes mais abundantes encontrados em calcários laminados da Formações Crato, folhelhos da Formação Ipubi (Minas Pedra Branca) e concreções calcárias da Formação Romualdo (Aptiano, Cretáceo Inferior) (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021). Os espécimes atingiam cerca de 1m de comprimento total, uma boca proeminente que se desloca para cima com uma única série de dentes cônicos, finos e pontiagudos, nadadeira dorsal e anal localizada próxima à nadadeira caudal, que é muito furcada (Polck *et al.*, 2015; Saraiva *et al.*, 2021).

**Figura 20:** †*Cladocyclus gardneri* da Formação Romualdo do Grupo Santana (MCT 1460-P).

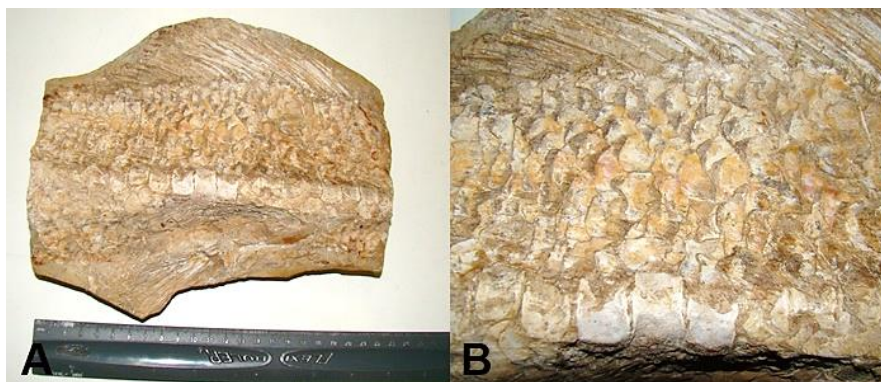


Fonte: Retirado de Polck *et al.*, 2015.

#### 6.4.1 Descrição externa das escamas

As escamas de †*C. gardneri* são arredondadas (elasmoides), grandes, robustas e bem imbricadas (Polck *et al.*, 2015) (Figura 21).

**Figura 21:** Fragmento de †*C. gardneri* (UFT0481). (A) Fragmento inteiro; (B) Aproximação do espécime.



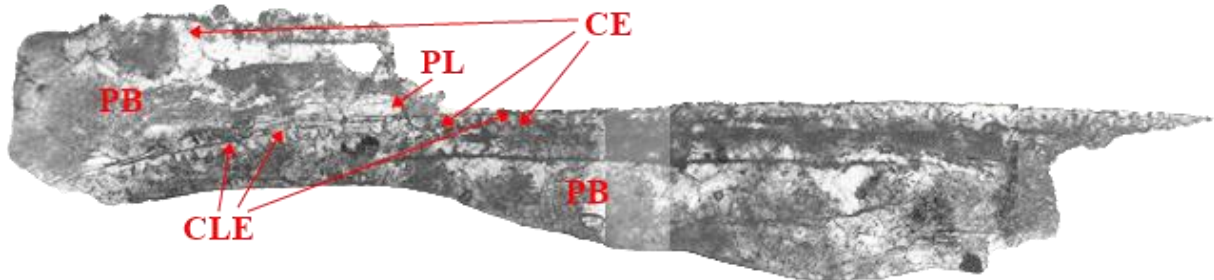
Fonte: Elaboração da autora, 2022.

#### 6.4.2 Descrição histológica das escamas

*Tipo:* Elasmoide cicloide.

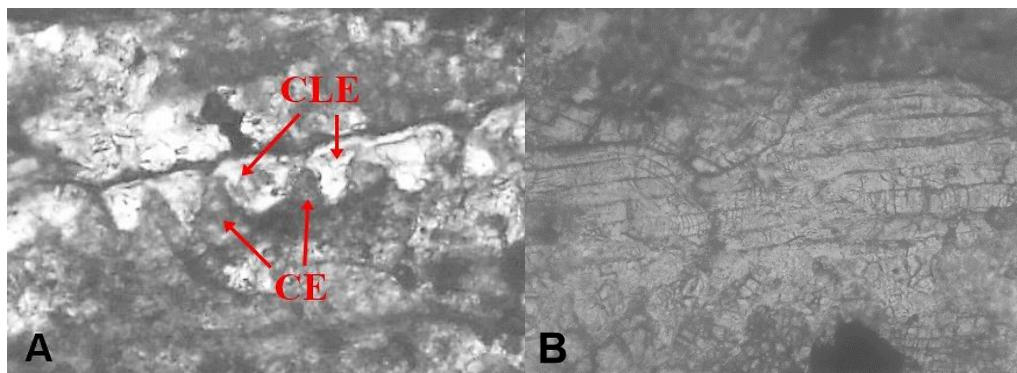
*Estruturas:* Duas seções transversais das escamas de †*Cladocycclus gardneri* foram realizadas. O primeiro corte (Figura 22) apresenta duas escamas sobrepostas. Nas duas escamas, é visível a placa basal, em melhor evidência a da escama inferior. Nenhuma das escamas mostrou células ósseas visualizáveis. Em ambas as escamas também é possível ver a camada externa, e somente na escama inferior, a camada limitante externa, separando as duas escamas (Figura 23a). Ganoína não é presente. Na base da escama sobreposta, é visível um resquício de tecido *twisted plywood-like* (tecido semelhante à madeira compensada retorcido) composto de elasmodina (Figura 23b).

**Figura 22:** Primeira seção transversal de duas escamas sobrepostas de †*C. gardneri*. PB: Placa basal; CE: Camada externa; CLE: Camada limitante externa; PL: estrutura *plywood-like*.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

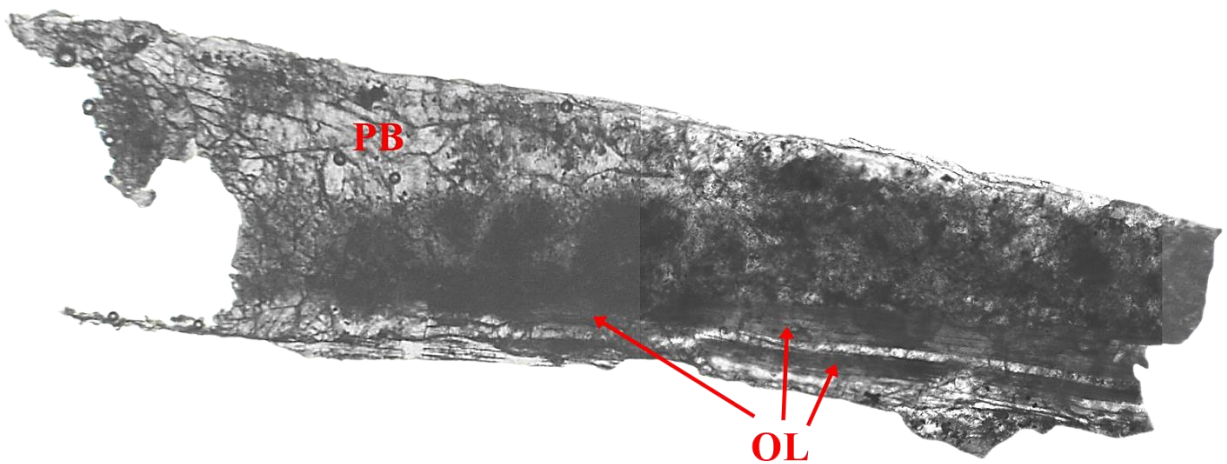
**Figura 23:** Aproximação da primeira seção de †*C. gardneri*. (A) Detalhe da camada externa dentada (CE) e camada limitante externa (CLE) entre as escamas; (B) Aproximação da porção *twisted plywood-like* da escama sobreposta.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

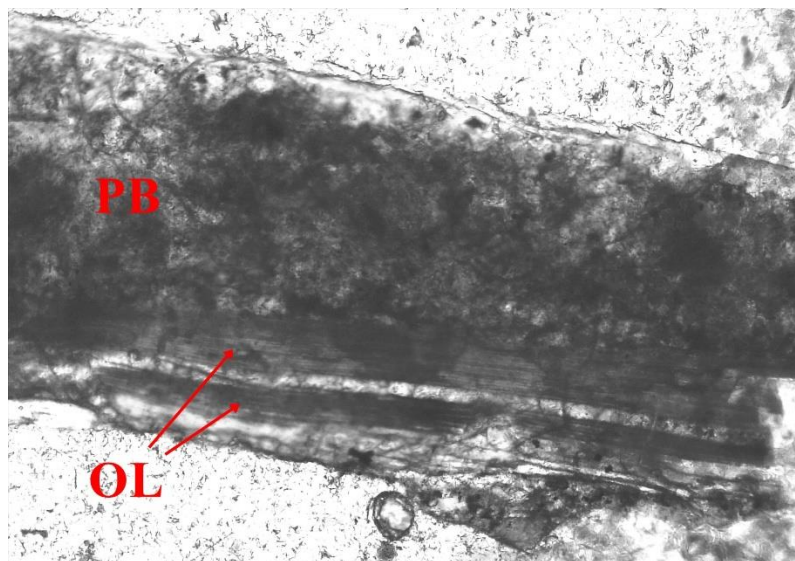
O segundo corte indica uma escama com a PB sem células ósseas visíveis (Figura 24) e camadas OL na porção inferior que atravessam a PB (Figura 25). A camada externa e a camada limitante externa, assim como a estrutura *plywood-like*, não estavam presentes nessa escama.

**Figura 24:** Segunda seção transversal da escama de †*C. gardneri*. PB: Placa basal; OL: Osso lamelar.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

**Figura 25:** Aproximação da segunda seção transversal da escama de †*C. gardneri*. PB: Placa basal; OL: Osso lamelar.



Fonte: Elaboração da autora, 2024.

*Comentários:* A paleohistologia da escama de †*C. gardneri* (Especificamente da Figura 22), foi a que mais apresentou microestruturas visíveis para a descrição histológica entre as outras realizadas neste trabalho. Exclusivo entre as outras amostras, amostras de †*C. gardneri* há a camada limitante externa, um terceiro tecido bem mineralizado acima da camada externa, que é presente em regiões próximas à cobertura epidérmica (Sire, 1990) e o tecido *plywood-like* retorcido (*twisted*), de elasmódina, que é típico de teleósteos, *sensu* Sire, Donoghue e Vickaryous (2009), que não foram observados em †*N. brama* e †*R. buccalis* aqui.

Ambas as duas escamas sobrepostas do primeiro corte (Figura 22) apresentam a camada externa dentada típica de escamas elasmoides, assim como a escama de †*N. brama* realizada neste estudo e nos teleósteos atuais *Danio rerio*, *Hoplias aimara*, *Cyprinus carpio*, *Megalops atlanticus* e *Arapaima gigas* (Meunier e Brito, 2004; Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009; Arola *et al.*, 2018; Quan *et al.*, 2020). Em †*R. buccalis* essa característica não foi observada e nem na lâmina apresentada de †*C. gardneri* (Figura 24). A camada limitante externa da escama inferior do primeiro corte (Figura 22) a separa da escama superior, e na base da escama inferior, está presente um resquício de tecido *plywood-like*, comum nas escamas elasmoides, nos quais as várias camadas de fibrilas de colágeno são bem visíveis. Nenhuma célula óssea é visível na placa basal. Odontódeos também são ausentes nos dois cortes. Além disso, é possível observar camadas de osso lamelar (Figuras 24 e 25), que esteve presente em todas as três espécies de escamas elasmoides. Nesta, também ocorrem na porção basal da escama.

## 7 CONCLUSÃO

As escamas de peixes teleósteos podem ser ganoides lepidosteoides e elasmoides (*sensu* Meunier e Brito, 2004). A escama ganoide lepidosteoide, um tipo de escama derivado de escamas ganoides paleoniscoides (†Palaeonisciformes, Actinopterygii) (Meunier e Brito, 2004; Schultze, 2016), ocorre nos actinopterígios holósteos (Schultze, 2016), incluindo as ordens teleósteas †Aspidorhynchiformes e †Pholidophoriformes até o nível de †*Pholidophorus bechei* (Meunier e Brito, 2004). Acima de †*Pholidophorus bechei*, os teleósteos apresentam escamas elasmoides (Meunier e Brito, 2004), que é uma derivação das escamas ganoides (tipo lepidosteoide *sensu* Meunier e Brito, 2004; Schultze, 2016; tipo polipteroide *sensu* Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009). De acordo com Schultze (2016), as escamas elasmoides cicloides são restritas aos teleósteos, e as escamas elasmoides ctenoides se desenvolveram

independentemente a partir das escamas cicloides, ocorrendo em teleósteos mais derivados como o euteleósteos.

A paleohistologia das escamas dos táxons deste trabalho está de acordo com as classificações das escamas e suas ocorrências que indicam o posicionamento evolutivo das ordens dentro de Teleostei escolhidas neste trabalho, sucessivamente, †Aspidorhynchiformes, †Crossognathiformes (†Notelopidae e †Pachyrhizodontidae) e †Ichthyodectiformes. A transição do tipo de escama ganoide para elasmoide é uma delas, conforme o padrão das escamas diferenciam: Em †*V. comptoni*, a escama é ganoide lepidosteioide, e nos mais derivados †*N. brama*, †*R. buccalis* e †*C. gardneri*, as escamas são elasmoides cicloides. Escamas elasmoides ctenoides não foram observadas em nenhum dos peixes analisados nesse trabalho. A escama do tipo osteoglossídica também não foi observada nestas amostras, sendo exclusiva de Osteoglossiformes segundo Meunier e Brito (2004).

A escama de †*Vinctifer comptoni* deste trabalho firma sua classificação como ganoide lepidosteioide, como já descrito por Brito e Meunier (2000), além de ser semelhante às escamas descritas na literatura de outros †Aspidorhynchiformes e dos †Pholidophoriformes (também escamas do tipo ganoides lepidosteoides), diferentes das outras três espécies estudadas aqui, que possuem elasmodina na composição da placa basal e uma camada limitante como tecido superficial, características de escamas elasmoides, além de outras estruturas como o tecido *plywood-like* e a camada limitante externa.

Infelizmente, com a exceção das ilustrações disponíveis da paleohistologia das escamas dos †Aspidorhynchiformes e dos †Pholidophoriformes de Brito e Meunier (2004), estudos detalhados sobre as escamas de outros teleósteos fósseis basais são escassos, limitando o conhecimento disponível sobre as microestruturas histológicas que poderiam fornecer dados evolutivos necessários para o grupo dos teleósteos. Este foi um dos objetivos deste trabalho, ao promover as primeiras análises histológicas das escamas das espécies de escolha.

Nas escamas dos teleósteos vivos, a camada externa, camada limitante externa e a placa basal de elasmodina estão presentes (Quan *et al.*, 2020). Nas três escamas elasmoides cicloides fósseis descritas aqui, a placa basal de elasmodina é presente, e camadas de osso lamelar também, principalmente na porção basal (onde geralmente são localizados nas placas basais dos elementos tegumentares de não-tetrápodes, de acordo com Sire, Donoghue e Vickaryous, 2009). Somente em †*N. brama* e †*C. gardneri* foram visualizadas a camada externa, e em †*C. gardneri* a sobreposta camada limitante externa. Além disso, em †*C. gardneri* o tecido *twisted plywood-like* (semelhante à madeira compensada retorcida) comum em teleósteos é formosamente presente em um dos cortes, indicando uma ornamentação bem

arranjada. Entretanto, em todas as quatro espécies, apenas em †*V. comptoni* foram visualizados canalículos de Williamson e células ósseas como os osteócitos, indicando o processo de acelularização das escamas elasmoides derivadas das lepidosteoides, com perda de osteócitos, de acordo com Meunier e Brito, 2004. Embora segundo Kardong (2016), as escamas dos elasmoides dos teleósteos sejam acelulares e sem canais vasculares, segundo Sire, Donoghue e Vickaryous (2009), as escamas dos teleósteos podem ser celulares, acelulares ou sem nenhum osso.

A ausência de quaisquer estruturas nas quatro escamas não significa que não ocorram nos táxons de estudo, e nem as desclassifica do seu tipo de escama. Pela abundância de indivíduos dessas três espécies na Bacia do Araripe e a carência de informações histológicas das suas escamas, mais estudos são necessários, inclusive que aprofundem as informações dadas aqui.

Dessa forma, neste trabalho, as escamas de peixes fósseis do Cretáceo Inferior do Grupo Santana se firmam com seu tipo, ganoide lepidosteóide em †*Vinctifer comptoni*, e elasmóide cicloide em †*Notelops brama*, †*Rhacolepis buccalis* e †*Cladocylus gardneri*, com novas microestruturas histologicamente registradas das escamas destas três espécies, além de confirmar a transição das escamas de ganóides à elasmóides. Além destas espécies, outros ordens de teleósteos basais fósseis carecem de estudos histológicos de suas escamas, e mais pesquisas são necessárias, de forma que contribuam significativamente nos estudos da paleoictiofauna da Bacia do Araripe e dos peixes teleósteos do Mesozoico.

## REFERÊNCIAS

ARAI, M.; ASSINE, M. L. Chronostratigraphic constraints and paleoenvironmental interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) based on palynology. **Cretaceous Research**, v. 116, p. 1-13, 2020.

AROLA, D.; MURCIA, S.; STOSSEL, M.; PAHUJA, R.; LINLEY, T.; DEVARAJ, A.; RAMULU, M.; OSSA, E. A.; WANG, J. The limiting layer of fish scales: Structure and properties. **Acta Biomaterialia**, v. 67, p. 319-330, 2018.

ARRATIA, G. Relações filogenéticas dos Teleostei: passado e presente. *In*: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A.; FIGUEIREDO, F. J. (org.). **Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas**. 1 ed. Editora Inteciência, p. 71-112, 2006.

ARRATIA, G. Morphology, taxonomy, and phylogeny of Triassic Pholidophorid fishes (Actinopterygii, Teleostei). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 1, p. 1-138, nov. 2013.

ARRATIA, G. Complexities of Early Teleostei and the Evolution of Particular Morphological Structures through Time. **Copeia**, v. 103, n. 4, p. 999-1025, dez. 2015.

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

ASSINE, M. L. Araripe basin (Bacia do Araripe). **B. Geoci. Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.

BITTENCOURT, J. S.; GALLO, V.; RODRIGUES, G. A. Lepisosteoid-type fish scales in the Barremian-Aptian (Lower Cretaceous) of the Sanfranciscana Basin, Southeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 70, p. 1-7, 2017.

BOBCO, F. E. R. **Caracterização faciológica, petrográfica e isotópica dos evaporitos do Membro Ipubi, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. 2014. 147 f. Monografia (Graduação em Geologia) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.

BOBCO, F. E. R.; GOLDBERG, K.; BARDOLA, T. P. Modelo deposicional do Membro Ipubi (Bacia do Araripe, nordeste do Brasil) a partir da caracterização faciológica, petrográfica e isotópica dos evaporitos. **Pesquisas em Geociências**, v. 44, n. 3, p. 431-451, 2017.

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

BRITO, P. M.; MEUNIER, F. J. The morphology and histology of the scales of Aspidorhynchidae (Actinopterygii, Halecostomi). **Geobios**, Villeurbanne, v. 33, n. 1, p. 105-111, mar. 2000.

BRITO, P. M.; MEUNIER, F. J.; GAYET, M. The morphology and histology of the scales of the Cretaceous gar *Obaichthys* (Actinopterygii, Lepisosteidae): phylogenetic implications. **C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes**, v. 331, p. 823-829, 2000.

CERDA, I. A.; PEREYRA, M. E.; GARRONE, M.; PONCE, D.; NAVARRO, T. G.; GONZÁLEZ, R.; MILITELLO, M.; LUNA, C. A.; JANNELLO, J. M. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. **Pe. Apa.**, v. 20, n. 1, p. 15-28, 2020.

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

DE PINNA, M. C. C. Teleostean Monophyly. *In*: STIASSNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON, G. D. **Interrelationship of fishes**. Academic Press, 1996, p. 147-162.

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

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. **Eschemeyer's catalog of fishes: Genera, Species, References**. 2021. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 2021.

HICKMAN JR., C. P.; ROBERTS, L. S.; KEEN, S. L.; EISENHOUR, D. J.; LARSON, A.; I'ANSON, H. **Princípios integrados de zoologia**. 16 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

KARDONG, K. V. **Vertebrados: Anatomia comparada, função e evolução**. 7 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

KELLNER, A. W. A. 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. (org.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM – SIGEP 6, 2002, p. 121-130.

KHEMIRI, S.; MEUNIER, F. J.; LAURIN, M.; ZYLBERBERG, L. Morphology and structure of the scales in the Gadiformes (Actinopterygii: Teleostei: Paracanthopterygii) and a comparison to the elasmoid scales of other Teleostei. **Cah. Biol. Mar.**, v. 42, p. 345-362, 2020.

LIMA, M. R. **Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil)**. 1978. 397 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1978.

MAISEY, J. G. **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**. T. F. H. Publications, Inc., 1991.

MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Palaeontology**, v. 31, n. 1, p. 1-18, 1988.

MEUNIER, F. J.; BRITO, P. M. Histology and morphology of the scales in some extinct and extant teleosts. **Cybium: International Journal of Ichthyology**, [S.I.], v. 28, n. 3, p. 225-235, set. 2004.

MEUNIER, F. J.; POPLIN, C. Paleohistological study of the scales of *Amia robusta* Priem, 1901, Amiidae from the Thanetian (Paleocene) of Cernay (France). **Geobios**, [S.I.], v.28, n. 19, p. 39-43, 1995.

NEAR, T. J.; EYTAN, R. I.; DORNBURG, A.; KUHN, K. L.; MOORE, J. A.; DAVIS, M. P.; WAINWRIGHT, P. C.; FRIEDMAN, M.; SMITH, W. L. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. **PNAS**, v. 109, n. 34, p. 13698-13703, ago. 2012.

NELSON, J. S.; GRANDE, T. C.; WILSON, M. V. H. **Fishes of the World**. 5 ed. Hoboken, Nova Jersey: John Wiley & Sons, 2016.

POLCK, M. A. R.; CARVALHO, M. S. S.; MIGUEL, R.; GALLO, V. **Guia de identificação de peixes fósseis das Formações Crato e Santana da Bacia do Araripe**. Rio de Janeiro: CPRM, 2015.

PUGLIESE, R.; PEREIRA, M. A. S.; ANDRADE, M. L. G.; BASSO, J. M. L.; VOLTANI, C. G.; GONZALES, I. C. Study of the fish fossil *Notelops brama* from the Araripe-Basin Brazil by Neutron Tomography. **Nuclear Inst. and Methods in Physics Research A**, [S.I.], v. 919, p. 68-72, 2019.

QUAN, H.; YANG, W.; LAPEYRIERE, M.; SCHAIBLE, E.; RITCHIE, R. O.; MEYERS, M. A. Structure and Mechanical Adaptability of a Modern Elasmoid Fish Scale from the Common Carp. **Matter**, v.3, p. 842-863, set. 2020.

ROSA, M. C. **Evolução tectono-sedimentar da fase rifte da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. 2021. 49 f. Tese (Doutorado em Geociências e Meio Ambiente) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2021.

SARAIVA, A. A. F.; HESSEL, M. H.; GUERRA, N. C.; FARA, E. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, v. 17, n. 1, p. 40-57, 2007.

SARAIVA, A. A. F.; LIMA, F. J.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M. **Guia de fósseis da bacia do Araripe**. 1 ed. Crato, Ceará: Olga Alcântara Barros, 2021.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia da Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 16, n. 2, p. 16-40, 2006.

SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. A. 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. The first theropod dinosaur (Coelurosauria, Theropoda) from the base of the Romualdo Formation (Albian), Araripe Basin, Northeast Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, jul. 2020.

SCHULTZE, H. -P. Scales, Enamel, Cosmine, Ganoine, and Early Osteichthyans. **C. R. Palevol**, v. 15, p. 83-102, 2016.

SIRE, J. -Y. From ganoid to elasmoid scales in the Actinopterygian fishes. **Netherlands Journal of Zoology**, v. 40, n. 1-2, p. 75-92, 1990.

SIRE, J. -Y. Teeth outside the mouth in teleost fishes: how to benefit from a developmental accident. **Evolution & Development**, v. 3, n. 2, p. 104-108, 2001.

SIRE, J. -Y.; DONOGHUE, P. C. J.; VICKARYOUS, M. K. Origin an evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. **J. Anat.**, v. 214, p. 409-440, 2009.

SIRE, J. -Y.; MEUNIER, F. J. The Canaliculi of Williamson in Holostean Bone (Osteichthyes, Actinopterygii): a Structural and Ultrastructural Study. *Acta Zoologica*, Estocolmo, v. 75, n. 3, p. 235-247, 1994.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE: Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. *In*: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (org.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM – SIGEP 5, 2002, p. 113-120.