

**PROGRAMA DE
PÓS-GRADUAÇÃO
EM GEOCIÊNCIAS
E MEIO AMBIENTE**

**Sistemática dos moluscos bivalves dulcícolas
do Cretáceo Inferior do Nordeste Brasileiro e
suas implicações paleoambientais**

VICTOR RIBEIRO DA SILVA

Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Campus de Rio Claro

Rio Claro - SP
2024

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Câmpus de Rio Claro

VICTOR RIBEIRO DA SILVA

**SISTEMÁTICA DOS MOLUSCOS BIVALVES DULCÍCOLAS DO
CRETÁCEO INFERIOR DO NORDESTE BRASILEIRO E SUAS
IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS**

Tese de Doutorado apresentada ao
Instituto de Geociências e Ciências
Exatas do Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio
de Mesquita Filho”, como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Doutor em Geociências e Meio
Ambiente

Orientador: Prof. Dr. Marcello
Guimarães Simões

Rio Claro – SP

2024

S586s	Silva, Victor Ribeiro da Sistemática dos moluscos bivalves dulcícolas do Cretáceo Inferior do Nordeste Brasileiro e suas implicações paleoambientais / Victor Ribeiro da Silva. -- Rio Claro, 2024 242 f. : il., tabs., fotos, mapas Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro Orientador: Marcelo Guimarães Simões 1. paleontologia. 2. bivalves. 3. paleobiogeografia. I. Título.
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Impacto potencial desta pesquisa

A presente tese de doutoramento aborda temas relacionados à sistemática e interpretações paleoambientais de novas assembleias de moluscos bivalves analisadas nas formações Crato e Romualdo, Bacia do Araripe. Além disso, apresenta um resgate histórico aliado a inéditas descrições formais e atualizadas das malacofaunas dulcícolas das formações Marizal, Salvador e Itapecuru, bacias Tucano, Recôncavo e Parnaíba, respectivamente, a partir de investigações realizadas em diferentes coleções, a saber, a coleção de moluscos bentônicos do Natural History Museum of the United Kingdom (NHMUK), a coleção de moluscos fósseis do Museu de Ciências da Terra do Rio de Janeiro (MCTer), a coleção de macrofósseis do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro (IGEO-UFRJ) e o que restou da coleção de espécimes-tipo de White (1887), vitimadas pelo incêndio do Museu Nacional do Brasil (MNB) em 2018, uma trágica ocorrência para a história da ciência brasileira e que, mais uma vez, aponta flagrantemente para a falta de compromisso para com uma política de memória e de respeito ao trabalho científico, algo muito característico de um país de capitalismo dependente e que recrudesce cada vez mais, se manifestando na forma de vendilhões e incompetentes assumindo posições de destaque em governos que, por sua vez, ou chocam ovos de serpente, ou são eles próprios as serpentes que eclodem.

Tendo isso em vista, o resultado final de quatro anos de trabalho aqui apresentado, em consonância com toda a assim chamada “pesquisa de base”, possui implicações teórico-científicas, contribuindo para a expansão e renovação do saber paleontológico, não almejando assim impactos econômicos e apenas tangenciando possibilidades de impactos sociais

Dentre os impactos científicos destaca-se a identificação e interpretação de uma nova assembleia de moluscos bivalves na Formação Crato, Aptiano, além da detecção de uma fauna dulcícola no topo da Formação Romualdo, o que amplia grandemente a distribuição temporal da malacofauna previamente encontrada apenas na Camada Caldas da Formação Crato. Outrossim, a descrição das malacofaunas cretáceas da Bahia (formações Salvador e Marizal) e do Maranhão (Formação Itapecuru), com base em coleções científicas constituídas, em alguns casos, há mais de um século, constituem um resgate

histórico de ampla relevância para pesquisadores interessados em paleontologia de invertebrados no Brasil. Cabe salientar ainda que do ponto de vista científico, a pesquisa com moluscos bivalves de águas doces do Cretáceo é relevante pois esse grupo de invertebrados (Unionida) está ameaçado em vários habitats continentais do Recente e o conhecimento de sua ecologia é ainda deficiente, o que dificulta as estratégias de conservação. Neste sentido, o registro fóssil pode auxiliar a melhorar nossa compreensão da evolução, dispersão e distribuição paleogeográfica, permitindo ainda a calibragem confiável da origem de diversos grupos dulcícolas, com base em dados moleculares (i.e., relógio molecular). Além disso, as informações ambientais acessíveis a partir de bivalves fósseis em assembleias autóctones e/ou parautóctones e suas associações de fácies fornecem pistas sobre os substratos originais ocupados pelos Unionida e outras formas de bivalves de águas doces e podem, em última instância, fornecer dados à conservação de sua diversidade.

Dentre os possíveis impactos de cunho social, o presente estudo pode auxiliar na criação de políticas públicas para a conservação de afloramentos e na criação de geoparques, com o intuito de promover a cultura regional e nacional sobre história geológica e paleontológica do Brasil.

Potential impact of this research

The present doctorate thesis approaches themes related to the systematics and paleoenvironmental interpretation of new assemblages of bivalve mollusks within the Crato and Romualdo formations, Araripe Basin. In addition, it presents a historical review, along with unprecedented formal and updated descriptions of the freshwater mollusk faunas from the Marizal, Salvador and Itapecuru formations, Tucano, Recôncavo and Parnaíba basins, respectively, based on investigations conducted in different collections, i.e., the benthic mollusk collection from the Natural History Museum of the United Kingdom (NHMUK), the fossil mollusk collection of the Museum of Earth Sciences of Rio de Janeiro (MCTer), the Macrofossil Collection of the Institute of Geosciences in the Federal University of Rio de Janeiro (IGEO-UFRJ) and the type-specimens collection of White (1887), heavily affected by the 2018 fire in the National Museum of Brazil (MNB), a tragic event for the history of Brazilian science and that, once more, blatantly points to lack of commitment to a policy of memory and respect for scientific efforts, something very characteristic of a country with a dependent capitalism and that gradually recrudescs, manifesting itself in the shape of incompetents and sell-outs that end up occupying important positions within governments that, in turn, either incubate snake eggs, or are themselves the snakes that hatch.

Bearing in that in mind, the herein presented result of a four-year work, like all the so-called “blue sky research”, has theoretical-scientific implications, contributing to the expansion and renovation of paleontological knowledge, therefore not aiming any economic impacts, and only tangentially implicating in possible social impacts.

Among the scientific impacts, the identification and interpretation of a new bivalve mollusk assemblage within the Aptian Crato Formation is highlighted, along with the detection of a freshwater fauna in the top of Romualdo Formation, which greatly widens the temporal distribution of the mollusk fauna previously found only within the Caldas Bed, Crato Formation. Likewise, the description of the cretaceous mollusk faunas from Bahia (Salvador and Marizal formations) and Maranhão (Itapecuru Formation), based on scientific collections carried out, in some cases, more than a century ago, constitute a historical review that might be

of great relevance to researchers interested in Brazilian invertebrate paleontology. It also should be stressed that, from a scientific point of view, the research concerning Cretaceous freshwater bivalves is of great relevance since this invertebrate group (Unionida) is threatened in several continental habitats in Recent times and knowledge of its ecology is still faulty, which hampers conservation strategies. In that sense, the fossil record might aid to enhance our comprehension of evolution, dispersion and paleogeographic distribution, also allowing a reliable calibration of the origins of several freshwater groups, based on molecular data (i.e., molecular clock). In addition, the available environmental information from fossil bivalves in autochthonous and/or parautochthonous assemblages and their facies associations provide leads on the original substrates occupied by the Unionida and other forms of freshwater bivalves and may, ultimately, provide data to the conservation of their diversity.

Among the possible social impacts, the present study may aid in the creation of public policies for the conservation of outcrops and in the creations of geoparks, with the intention of promoting regional and national culture about the geological and paleontological history of Brazil.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Câmpus de Rio Claro

VICTOR RIBEIRO DA SILVA

SISTEMÁTICA DOS MOLUSCOS BIVALVES DULCÍCOLAS DO
CRETÁCIO INFERIOR DO NORDESTE BRASILEIRO E SUAS
IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS

Tese de Doutorado apresentada
ao Instituto de Geociências e
Ciências Exatas do Câmpus de Rio
Claro, da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho”,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em
Geociências e Meio Ambiente.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. MARCELLO GUIMARÃES SIMÕES
IB/UNESP/Botucatu (SP)

Profa. Dra. SUZANA APARECIDA MATOS DA SILVA
UFU/Monte Carmelo (MG)

Prof. Dr. ISMAR DE SOUZA CARVALHO
IGEO/UFRJ/Rio de Janeiro (RJ)

Dr. RAFAEL COSTA DA SILVA
MCTer/CPRM/Rio de Janeiro (RJ)

Prof. Dr. SERGIO AGUSTÍN MARTÍNEZ CHIAPARRA
Facultad de Ciencias/UDELAR/Montevidéu - Uruguai

Conceito: Aprovado.

Rio Claro (SP), 28 de maio de 2024.

DEDICATÓRIA

À Epa Kuxipá, Yube Shanu, Tete Pawã e todos os Yuxibu.

Aos meus amigos e irmãos Daniel Fernandes, Estêvão Barros Chaves e Paulo Henrique de Vasconcelos, pela longa amizade, cumplicidade e mútua confiança que fizeram com que se tornassem uma verdadeira família e pilar de suporte para o autor.

Aos camaradas da Reconstrução Revolucionária do Partido Comunista Brasileiro, os quais me acolheram nas fileiras da organização e demonstraram que não estou sozinho na batalha contra o jugo nefasto do capitalismo tardio — algo fundamental para se manter são em uma realidade que constantemente testa nossa resiliência revolucionária.

Ao Pajé Txana Mashã Huni Kuin, que me recebeu em sua casa e sua aldeia, e muito me ensinou e ensina através dos conhecimentos ancestrais do Nixi Pae, uma medicina que clareia meu caminho e meus pensamentos e me mostrou que o conhecimento acadêmico não é a única forma de saber nesta Terra.

Aos amigos que fiz na Aldeia Mati Txana Mukaya e no Clube do Haux.

À Karl Marx e Friedrich Engels que, através da ciência imortal do proletariado — o materialismo histórico e dialético — me ensinaram que a Ciência não é, e nem pode ser, neutra.

Ao povo Palestino que, no momento em que escrevo estas linhas, sofre um genocídio perpetrado pela política fascista do estado ilegítimo de Israel.

AGRADECIMENTOS

A realização da presente tese só foi possível graças às indispensáveis contribuições de:

Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões, através de sua habilíssima orientação e envolvimento com o projeto;

Membros e ex-membros do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva do Instituto de Biociências da UNESP Botucatu, em especial Prof.^a Dr.^a Suzana Aparecida Matos e Dr. Vitor Guerrini;

Todos aqueles que contribuíram na realização dos artigos produzidos durante o desenvolvimento da pesquisa, isto é, Profs. Drs. Filipe Varejão, Lucas Warren, Mário Assine, Franz Fürsich e Mestra Mariza Rodrigues;

Dr. Simon Schneider pela enorme ajuda proporcionada através de sua *expertise* sem par no que se refere a bivalves do Mesozoico;

Dr. Rafael Costa, curador da coleção do Museu de Ciências da Terra do Rio de Janeiro (MCTer), que, de bom grado, recebeu-me de portas abertas e possibilitou a produção aqui apresentada acerca da malacofauna cretácea do estado da Bahia, bem como Dr.^a Katie Collins, curadora da coleção de moluscos bentônicos do Museu de História Natural do Reino Unido (NHMUK), que foi extremamente solícita durante nossas trocas de *e-mails*, fornecendo imagens de alta qualidade das amostras de interesse;

Prof. Dr. Ismar Carvalho, que disponibilizou para visita a Coleção de Macrofósseis do Instituto de Geociência da Universidade Federal do Rio de Janeiro (IGEO-UFRJ), sob solícita supervisão da museóloga Penélope Bosio;

Prof. Dr. Sandro Scheffler que também prontamente se dispôs a me receber no que restou do Museu Nacional, fornecendo acesso à lendária coleção de bivalves fósseis descrita por White (1887) e viabilizando boa parte dos resultados aqui apresentados;

Processo nº 2020/15609-4, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP);

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001;

Finalmente, apoio financeiro foi também fornecido pelo CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico; 304800/2017-1) e Petrobras/SIGITEC (2014/00519-9).

A síntese disso é que a sociabilidade do desempenho que o produtivismo acadêmico põe como ordem do dia é subjetivada e transforma-se na própria forma de ser de todos e todas que vivem o ambiente acadêmico e esse modo de relação intersubjetiva leva à exaustão por produtividade, e o pior, por vontade própria, afinal, todos precisam produzir para se inserirem na sociedade e serem por ela reconhecidos. (...). O ambiente de pressão constante, onde tudo o que é feito é medido, quantificado e registrado e será usado futuramente para fins avaliativos, conduzem à ansiedade, às doenças e às tensões.

HERIBALDO MAIA, 2022

(...) Nós, a humanidade, vamos viver em ambientes artificiais produzidos pelas mesmas corporações que devoram florestas, montanhas e rios. Eles inventam kits superinteressantes para nos manter nesse local, alienados de tudo, e se possível tomando muito remédio. Porque, afinal, é preciso fazer alguma coisa com o que sobra do lixo que produzem, e eles vão fazer remédio e um monte de parafernália para nos entreter.

AILTON KRENAK, 2019

RESUMO

Moluscos bivalves do Cretáceo brasileiro foram, em geral, amplamente estudados desde a segunda metade do século XIX. No entanto, ainda que essa assertiva seja verdadeira para os bivalves das bacias sedimentares de Sergipe e do Paraná, o mesmo não pode ser dito a respeito de outras bacias do nordeste do Brasil. Outrossim, quando em comparação com outras localidades sul-americanas, como a Argentina, existem lacunas notavelmente grandes no conhecimento acerca dos registros paleontológico e geológico de moluscos do Cretáceo brasileiro, bem como de outros grupos de invertebrados bentônicos. Aliado a isso, também chama a atenção a quase completa ausência de referências que tratam dos bivalves dulcícolas deste período, grupo notadamente importante como indicador paleoambiental e paleogeográfico. A presente tese se enquadra neste contexto, tendo tido como objetivo (i) contribuir para o avanço do conhecimento taxonômico e da diversidade das assembleias de bivalves dulcícolas do Grupo Santana (Aptiano), Bacia do Araripe, fornecendo assim dados sobre composição faunística e evolução; (ii) definir os processos tafonômicos básicos geradores das assembleias aptianas contendo bivalves dulcícolas, em particular das formações Crato e Romualdo; (iii) aprimorar os conhecimentos básicos sobre paleoecologia, especialmente paleoautoecologia do bivalve *Araripenaia elliptica*, adicionando assim dados valiosos referentes à interpretações paleoambientais; (iv) determinar com precisão as distribuições estratigráfica e geográfica de espécies de bivalves dulcícolas no Grupo Santana, visando refinar biocorrelações intra e interbasinais; (v) examinar e descrever os bivalves de águas doces das formações Salvador, Bacia do Recôncavo, Marizal, Bacia de Tucano e Itapecuru, Bacia do Parnaíba, presentes em coleções científicas no Brasil e no exterior; (vi) integrar os resultados obtidos acerca da malacofauna dulcícola no Cretáceo Inferior do nordeste brasileiro, discutindo seu significado paleontológico e geológico. A hipótese verificada foi a de uma origem predominantemente não-Gondwânica para os moluscos dulcícolas do Cretáceo Inferior do nordeste brasileiro, bem como o possível estabelecimento de uma ligação com faunas Eurásianas. Para esse estudo 1104 espécimes de bivalves das formações Crato e Romualdo foram examinados, além de 329 presentes nas coleções científicas do Museu de Ciências da Terra (MCter), do IGEO/UFRJ, do Museu Nacional e do Natural History Museum of the United Kindom, Londres, a maior parte aqui descrita e ilustrada pela primeira vez. Os resultados são apresentados na forma de 3 (três) artigos científicos. A presença de gêneros de bivalves atribuídos, anteriormente, a formas viventes (i.e., *Sphaerium*) não foi confirmada. As malacofaunas do Cretáceo Inferior do NE do Brasil são muito distintas daquelas do Cretáceo Superior, especialmente do Grupo Bauru, da Bacia do Paraná, cujas afinidades com famílias e gêneros viventes é mais clara. Os gêneros *Araripenaia*, *Cratonaia* e *Monginellopsis*, anteriormente conhecidos apenas para a Formação Crato, na Bacia do Araripe, foram indubitavelmente registrados em outras bacias sedimentares do NE do Brasil, mostrando sua ampla distribuição geográfica e adaptação a distintos ambientes continentais. Sua vinculação a unidades aptianas/albianas torna-os importantes elementos para biocorrelação. Finalmente, não há clara vinculação entre as malacofaunas estudadas e aquelas coevas do continente africano.

Palavras-chave: Sistemática. Cretáceo. Nordeste Brasil. Paleobiogeografia.
Mollusca Bivalvia. Gondwana. Unionida. Sphaeriida.

ABSTRACT

Bivalve mollusks of the Brazilian Cretaceous were, generally, widely studied since the second half of the 19th century. However, even if this assertion is true for the bivalves of the Sergipe and Paraná sedimentary basins, the same cannot be said about other basins from northeastern Brazil. Likewise, when compared with other South American localities, such as Argentina, there are remarkably large gaps in the knowledge of the Brazilian Cretaceous paleontological and geological records of mollusks and other co-occurring benthic invertebrate groups. Along with that, an almost complete absence of references concerning freshwater bivalves, a group notably important as paleoenvironmental and paleogeographic indicators, from this period is noticeable. The present thesis fits within this context, aiming to: (i) contribute to the enhancement of knowledge on taxonomy and diversity of the freshwater bivalve assemblages of the Santana Group (Aptian), Araripe Basin, thus improving data on faunal composition and evolution; (ii) establish the basic taphonomic processes responsible for generating the Aptian assemblages which contain freshwater bivalves, particularly those from Crato and Romualdo formations; (iii) improve basic knowledge on the paleoecology, especially paleoautoecology of the bivalve *Araripenaia elliptica*, thus adding valuable data on paleoenvironmental interpretations; (iv) precisely constrain the stratigraphic and geographic distribution of the Aptian freshwater bivalve species in the Santana Group, in order to improve intra- and interbasinal biocorrelations; (v) examine and describe the freshwater bivalves from the Salvador (Recôncavo Basin), Marizal (Tucano Basin) and Itapecuru (Parnaíba Basin) formations, present in scientific collections of Brazil and abroad; (vi) integrate the obtained results on the freshwater mollusks in the Lower Cretaceous of northeastern Brazil, discussing its paleontological and geological significance. The verified hypothesis was that of a predominantly non-Gondwanic origin for the freshwater mollusks of northeastern Brazil Lower Cretaceous, as well as the possible establishment of a connection with Eurasian faunas. For this study, 1104 specimens of bivalves from Crato and Romualdo formations were examined, in addition to 329 specimens present in the scientific collections of the Museum of Earth Sciences (MCTer), of the IGEO/UFRJ, of the National Museum of Brazil and the Natural History Museum of the United Kingdom, London, most of them represented by taxa herein described and illustrated for the first time. The results are presented in the form of 3 (three) scientific articles. The presence of bivalve genera previously attributed to extant taxa (i.e., *Sphaerium*) was not confirmed. The mollusk faunas from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil are very distinct of those from the Upper Cretaceous, especially from the Bauru Group, Paraná Basin, whose affinities with extant families and genera is clearer. Genera *Araripenaia*, *Cratonaia* and *Monginellopsis*, previously known only for the Crato Formation, Araripe Basin, were indubitably recorded in other sedimentary basins of NE Brazil, displaying their wide geographic distribution and adaptation to different continental environments. Their linking to Aptian/Albian units makes them important elements for biocorrelation. Finally, there is no clear link between the studied mollusk faunas and those coeval from the African continent.

Keywords: Systematics. Cretaceous. Northeastern Brazil. Paleobiogeography. Mollusca Bivalvia. Gondwana.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	16
1.1 CONTEXTO GERAL	16
1.2 PROBLEMÁTICAS ENVOLVIDAS	17
1.2.1 TAXONOMIA DOS BIVALVES DULCÍCOLAS DE DIFERENTES UNIDADES DO GRUPO SANTANA	18
1.2.2 INTERPRETAÇÃO DE PROCESSOS E PRODUTOS SEDIMENTARES NOS ESTRATOS PORTADORES DE MOLUSCOS	21
1.2.3 PALEOECOLOGIA DOS MOLUSCOS BIVALVES AOS NÍVEIS DE INDIVÍDUO, POPULAÇÃO E (PALEO)COMUNIDADE	22
1.2.4 DISTRIBUIÇÕES VERTICAL E ESPACIAL DOS BIVALVES DULCÍCOLAS EM VÁRIAS UNIDADES SEDIMENTARES E O POTENCIAL USO DESSAS INFORMAÇÕES PARA BIOCORRELAÇÃO	25
1.2.5 OS BIVALVES DULCÍCOLAS DO CRETÁCEO DA BAHIA: UM BREVE RESGATE HISTÓRICO	26
1.3 HIPÓTESE DE TRABALHO	34
2 OBJETIVOS	35
2.1 OBJETIVOS GERAIS	35
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	35
3 CONTEXTO GEOLÓGICO	37
3.1 ASPECTOS GEOLÓGICOS DA BACIA DO ARARIPE	37
3.1.1 FORMAÇÃO CRATO	39
3.1.2. FORMAÇÃO ROMUALDO	42
3.2 BREVES CONSIDERAÇÕES ACERCA DOS ASPECTOS GEOLÓGICOS DAS BACIAS DO TUCANO E RECÔNCAVO, COM ÊNFASE NOS ARREDORES DE SALVADOR, BAHIA	43
3.2.1 CONGLOMERADO MONT SERRAT	46
3.2.2 FORMAÇÃO MARIZAL	46
3.3 BREVES CONSIDERAÇÕES ACERCA DA BACIA DO PARNAÍBA	47
3.3.1 FORMAÇÃO ITAPECURU	49
4 MATERIAIS E MÉTODOS	52
4.1 ATIVIDADES DE CAMPO	52
4.1.1 TRABALHO DE CAMPO NA BACIA DO ARARIPE	52
4.1.2 VISITA TÉCNICA A COLEÇÕES MUSEOLÓGICAS E INSTITUCIONAIS	52
4.2 ATIVIDADES DE LABORATÓRIO	53
4.3 ATIVIDADES DE GABINETE	54
4.3.1 LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO	54
4.3.2 ANÁLISES TAFONÔMICA E PALEOAUTOECOLÓGICA	55
4.3.3 INTEGRAÇÃO DE DADOS	55

5 RESULTADOS E BREVE DISCUSSÃO	56
5.1 UMA NOVA ASSEMBLEIA CONDENSADA, DOMINADA POR BIVALVES SALOBROS A DULCÍCOLAS, NA FORMAÇÃO CRATO, APTIANO, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE BRASILEIRO, E SEUS SIGNIFICADOS PALEOAMBIENTAIS	56
5.2 O EFEITO LÁZARO E O RETRABALHAMENTO DE CONCHAS DE MOLUSCOS EM DEPÓSITOS INFLUENCIADOS POR MARÉS NA FORMAÇÃO ROMUALDO, APTIANO/ALBIANO, BACIA DO ARARIPE, BRASIL	57
5.3 MOLUSCOS BIVALVES DOS DEPÓSITOS EOCRETÁCIOS DA BAHIA E MARANHÃO: INSIGHTS ACERCA DA HISTÓRIA NATURAL DE MEXILHÕES DULCÍCOLAS NO NORDESTE BRASILEIRO	58
5.4 ASPECTOS TAFONÔMICOS DOS BIVALVES DULCÍCOLAS DA CAMADA CALDAS	59
5.5 ASPECTOS PALEOECOLÓGICOS DOS BIVALVES DULCÍCOLAS DA CAMADA CALDAS	64
5.6 DECIFRANDO OS REGISTROS DE BIVALVES DULCÍCOLAS DA CAMADA CALDAS: REVISÃO BIBLIOGRÁFICA E INTERPOLAÇÃO DE DADOS	67
5.6.1 ANÁLISE MORFOFUNCIONAL (I.E., PALEOAUTOECOLOGIA)	67
5.6.2 PALEOECOLOGIA POPULACIONAL	70
5.6.3 TAFONOMIA	72
6 CONCLUSÕES	78
REFERÊNCIAS	82
APÊNDICE A	97
APÊNDICE B	111
APÊNDICE C	158

1 INTRODUÇÃO

1.1 Contexto geral

O estudo de bivalves do Cretáceo brasileiro tem uma longa história. As primeiras descrições aparecem nas clássicas obras de Hartt (1870), White (1887) e Maury (1925; 1937), onde espécies do cretáceo inferior do estado da Bahia (HARTT, 1870; WHITE, 1887), e do Cenomaniano-Coniaciano da Bacia do Sergipe (WHITE, 1887; MAURY, 1925; 1937), nordeste brasileiro, foram descritas. Outra principal contribuição inicial para o estudo dos moluscos bivalves foi realizada por Ihering (1913), que descreveu a espécie não-marinha *Itaimbea priscus*, encontrada em rochas do Grupo Bauru, Bacia do Paraná, sudeste brasileiro. Os estudos de Mezzalira (1974), em particular, constituem contribuição clássica para o conhecimento dos moluscos dulcícolas do Cretáceo brasileiro, contendo descrições de espécies das regiões central (Goiás) e sudeste (Minas Gerais, São Paulo). Um compilado de espécies de bivalves cretáceos erigidas até meados dos anos 1990 aparece em Simone e Mezzalira (1994).

No entanto, quando em comparação com outras localidades da América do Sul, tais como Argentina (LAZO, 2003; 2007a; 2007b; LUCI; LAZO, 2014), os registros cretáceos do Brasil são menos estudados. As exceções são os estudos faunísticos de bivalves marinhos em sucessões carbonáticas das formações Riachuelo (Aptiano-Albiano) e Cotinguiba (Cenomaniano-Coniaciano) da Bacia do Sergipe. Estas faunas incluem ostras, pinídeos, pectinídeos, inoceramídeos, bakevellídeos e foladóides (e.g., HESSEL, 1986; 1988; 2004; SEELING, 1999; SEELING; BENGSTON, 1999; 2003a; 2003b; ANDRADE et al., 2004; MELLO et al., 2007; AYOUB-HANNAA et al., 2015), dentre outros grupos de bivalves marinhos.

Por outro lado, apesar dos estudos pioneiros de Beurlen (1963), as publicações disponíveis sobre os bivalves do Grupo Santana (e.g., MABESOONE; TINOCO, 1973; BRUNO; HESSEL, 2006, entre outros), Cretáceo da Bacia do Araripe, são, geralmente, desatualizadas (vide discussão em FÜRSICH et al., 2019) e/ou incompletas (RODRIGUES et al., 2020. 2022; GUERRINI, 2023 são exceções). Isso, portanto, dificulta tentativas de utilização

destes macroinvertebrados bentônicos em biocorrelações e reconstruções paleogeográficas.

O mesmo pode ser dito acerca da malacofauna cretácea encontrada nos estados da Bahia e Maranhão (ALLPORT, 1860; HARTT, 1870; WHITE, 1887; MAWSON; WOODWARD, 1907; MAWSON, 1913; MELO JÚNIOR; OLIVEIRA, 1939; FERREIRA et al., 1995), cuja presença de bivalves dulcícolas foi confirmada durante os mais recentes esforços produzidos no contexto desta pesquisa. Seções dedicadas a este tema serão desenvolvidas em diversas partes do presente documento. Ademais, conforme discutido abaixo, esta pesquisa visou contribuir com o preenchimento de algumas destas lacunas.

1.2 Problemáticas envolvidas

Reconstruções paleoambientais e paleogeográficas dos depósitos sedimentares do Grupo Santana (sensu NEUMANN; ASSINE, 2015) — i.e., formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo — ainda são controversas, especialmente no que se refere ao significado e à quantidade de episódios de inundação marinha durante o Aptiano (ARAI, 2014; 2016; ARAI; ASSINE, 2020; ASSINE et al., 2016; MELO et al., 2020). No entanto, em uma bacia intraplaca com um complexo histórico geológico e conexão restrita a mares abertos, tão importante quanto reconhecer intervalos marinhos, é identificar os intervalos onde condições plenamente dulcícolas prevaleceram. Neste contexto, os bivalves da Formação Crato foram inicialmente interpretados por outros autores (BRUNO; HESSEL, 2006) como sendo pertencentes à gêneros de águas marinhas ou salobras, incluindo *Yoldia* (Yoldiidae), *Malletia* (Malletidae) e *Barbatia* (Arcidae). No entanto, Silva (2019) e Silva et al. (2020a; 2020b) demonstraram que a fauna de moluscos bivalves da Formação Crato contém somente formas dulcícolas.

A relevância desta interpretação taxonômica reside no fato de que estes bivalves são excelentes indicadores paleoambientais, paleogeográficos e paleoecológicos. Porém, a maior parte deste potencial se encontra ainda pouco explorado. Estudos anteriores tiveram como maior foco as questões sistemáticas destes fósseis (SILVA et al., 2020a; 2020b). A presente pesquisa visou aprofundar os conhecimentos já obtidos, bem como lançar mão de análises tafonômicas e paleoecológicas a fim de estabelecer correlações mais robustas

e interpretações detalhadas do significado destas malacofaunas nas formações Crato e Romualdo da Bacia do Araripe. Nas seções seguintes serão explicitadas brevemente as principais questões envolvidas com a pesquisa e, sucedendo-as, os resultados e discussões derivados da condução da mesma durante o período abrangido pela presente tese.

Além disso, acrescentam-se resultados derivados de análises de coleções de moluscos fósseis advindos das formações Marizal (Aptiano, Bacia do Tucano), Salvador (Berriasiano-Barremiano, Bacia do Recôncavo) e Itapecuru (Albiano, Bacia do Parnaíba), consistindo em descrição atualizada dos espécimes analisados que, por sua vez, têm grande relevância paleogeográfica no contexto das bacias sedimentares do nordeste brasileiro e para a história natural dos moluscos dulcícolas na América do Sul.

1.2.1 Taxonomia dos bivalves dulcícolas de diferentes unidades do Grupo Santana

Apesar de conhecidos desde o início da década de 1970, foi só recentemente que a malacofauna da Formação Crato começou a ser descrita e revisada sob uma concepção moderna (SILVA, 2019; SILVA et al., 2020a; 2020b). Ainda assim, apenas as espécies mais comuns e abundantes desta unidade foram descritas e, em observação mais minuciosa das amostras disponíveis, bivalves micromórficos e/ou de pequenas dimensões também foram detectados na Formação Crato, os quais ocorrem em associação com formas já conhecidas e descritas em Silva et al. (2020b). A análise dos referidos bivalves “micromórficos” teve grandes avanços durante a condução da pesquisa, incluindo descrição formal do táxon (*Modiolus?* sp.) e publicação de artigo científico em periódico internacional (SILVA et al., 2024, Apêndice A). Tais esforços forneceram uma compreensão mais refinada da composição faunística de bivalves do Grupo Santana. Esta questão ganhou ainda mais importância no contexto de implicações bioestratigráficas tendo em vista as recentes análises de coleções, que identificaram a presença de uma malacofauna dulcícola nas formações Marizal, Salvador e Itapecuru, conforme poderá ser verificado na seção de Resultados e no Apêndice C do presente documento.

É importante ressaltar ainda que bivalves dulcícolas também foram encontrados no topo da Formação Romualdo, sendo estas as ocorrências mais

jovens destas espécies no Grupo Santana. Trata-se de assembleias já em avançado estado de análise, com artigo científico já redigido e em vias de submissão, conforme poderá ser visualizado no Apêndice B.

Finalmente, os estudos de Silva (2019) e Silva et al. (2020a; 2020b) sugeriram que as espécies até o momento descritas (i.e., *Araripenaia elliptica*, *Cratonaia novaolindensis* e *Monginellopsis bellaradiata*), denotam os primeiros registros de ?Hyriidae, Silesunionoidea e Trigonioideoidea em depósitos do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe. Comparações com táxons conhecidos da Europa, Ásia, América do Norte, África e Austrália demonstram que esta fauna não pode ser facilmente correlacionada com outras associações faunísticas de bivalves dulcícolas do Cretáceo Inferior.

Entretanto, estas novas descobertas sugerem que Silesunionoidea e Trigonioideoidea podem ser táxons mais amplamente distribuídos do que se pensava anteriormente, estendendo-se para os habitats cretáceos de água doce do oeste do Gondwana. A importância disso reside no fato de que, conforme mencionado em Silva et al. (2020a), até a descrição de *C. novaolindensis* para a Formação Crato, os bivalves dulcícolas do Cretáceo sul-americano eram conhecidos apenas para o Grupo Bauru, Cretáceo Superior, sudeste brasileiro; os grupos Neuquén e Malargüe na Argentina (vide VAN DAMME et al., 2015), e em algumas regiões do estado da Bahia (ALLPORT, 1860; MAWSON, 1913; MELO JÚNIOR; OLIVEIRA, 1939). As espécies de unionóides do Cretáceo Superior brasileiro são relativamente diversas, incluindo membros das famílias Sphaeriidae, Mulleridae, Hyriidae, Sancticarolitidae e, potencialmente, Iridinidae (SIMONE; MEZZALIRA, 1994; VAN DAMME et al., 2015; SILVA et al., 2020a). Para a Argentina, foram descritos membros da família Hyriidae e potencialmente Iridinidae (MANCENÍDO; DAMBORENEA, 1984; PARRAS; GRIFFIN, 2013). A fauna de bivalves dulcícolas da Formação Crato, por sua vez, engloba membros das superfamílias Silesunionoidea (*C. novaolindensis*), Trigonioideoidea (*M. bellaradiata*) e, potencialmente, da família Hyriidae (*A. elliptica*). Logo, apenas um táxon (i.e., Hyriidae) poderia eventualmente estar presente também em outras assembleias fossilíferas do Cretáceo Superior sul-americano. Afora do território brasileiro, Silesunionoidea é um grupo conhecido apenas em estratos triássicos (SKAWINA; DZIK, 2011; VAN DAMME et al., 2015; SILVA et al., 2020a) e, portanto, não nos oferecem pistas acerca da paleobiogeografia cretácea.

Os bivalves dulcícolas do cretáceo australiano englobam quase que exclusivamente a Família Hyriidae (HOCKNULL, 2000; THOMPSON; STILWELL, 2010). No entanto, um gênero trigonioidóide, i.e., *Pledgia*, foi descrito (LUDBROOK, 1985). Ressalta-se, no entanto, que, dada a insuficiência de ilustrações, esta alocação taxonômica foi rejeitada por Sha (2007), muito embora os arranjos musculares tenham sido claramente descritos por Ludbrook (1985). De qualquer maneira, ambos os grupos australianos de bivalves dulcícolas são potencialmente compartilhados pela fauna da Formação Crato, ainda que *Pledgia* e *Monginellopsis* apresentem pouca semelhança entre si, e, provavelmente, não sejam proximamente aparentados (vide SILVA et al., 2020b).

Na África, Hyriidae fósseis e viventes são ausentes (VAN DAMME et al., 2015). No que se refere à Trigonioideoidea, *Monginella flattersensis* do Grupo Djoua (Barremiano-Aptiano) da Argélia, noroeste africano (VAN DAMME et al., 2015) é provavelmente a espécie mais proximamente relacionada com a *Monginellopsis* descrita para a Bacia do Araripe (SILVA et al., 2020b). Mongin (1963; 1968) já havia proposto conexões entre as faunas mesozoicas de unionóides da África e Eurásia. Ainda que a maioria das suas descrições tenham sido revisadas mais tarde, tais conexões se provaram ainda mais substanciais, levando à conclusão de que “comunidades africanas do Eocretáceo são compostas de táxons advindos da Ásia/Eurásia, exceto as endêmicas” (VAN DAMME et al., 2015, p. 187)¹. Em contrapartida, antes da descoberta de unionóides na Formação Crato, nenhuma relação convincente havia sido encontrada entre as malacofaunas dulcícolas do Mesozóico sul-americano e africano (VAN DAMME et al., 2015), excetuando-se algumas obscuras referências do final do século XIX e início do século XX acerca da presença de faunas semelhantes no estado da Bahia (e.g., ALLPORT, 1860; MAWSON, 1913; MELO JÚNIOR; OLIVEIRA, 1939, mais detalhes adiante).

As distintas relações Afro-Eurasianas são principalmente baseadas na ocorrência de Trigonioideoidea. Até a década de 1990, acreditava-se que os Trigonioideoidea eram restritos ao Jurássico Médio, em depósitos lacustres e fluviais do Cretáceo do leste asiático e Ásia Central, onde eram amplamente distribuídos pela China, Mongólia, Sibéria, Coreia, Japão e sudeste asiático

¹ Tradução livre do original: “(...) african communities of early Cretaceous are composed of Asian/Eurasian taxa, except endemic ones.”

(SHA, 1990; 1993; 2007; 2010; TUMPEESUWAN et al., 2010). Entretanto, atualmente também existem registros de Trigonioideoidea na Europa, em depósitos Berriasianos-Valanginianos da Alemanha (FISCHER, 1992), estratos Barremianos da Inglaterra (BARKER; MUNT, 1993; BARKER et al., 1997) e depósitos do Jurássico Superior-Albiano na Espanha (DELVENE; MUNT, 2010; DELVENE et al., 2011; 2013). Aliado a isso, bivalves trigoniodóides também são conhecidos para depósitos do Jurássico Médio-Cretáceo Superior do norte africano (VAN DAMME et al., 2015) e, conforme explicitado anteriormente, possivelmente em estratos do Cretáceo Superior australiano (LUDBROOK, 1985).

O único registro conhecido para a América do Norte (REESIDE, 1957) não apresenta cicatrizes musculares preservadas e, portanto, foi rejeitado por Sha (2007). Logo, a recente descoberta de trigoniodóides putativos na América do Sul (SILVA et al., 2020a; 2020b) agora acrescenta outro continente para sua distribuição e sugere uma relação mais próxima entre as faunas dulcícolas da Gondwana e Laurásia do que se supunha anteriormente. Em comparação com outros continentes, o registro mesozoico de bivalves dulcícolas asiáticos é extremamente rico. No entanto, os bivalves encontrados na África (VAN DAMME et al., 2015) e América do Sul (SILVA et al., 2020a; 2020b) colocam dúvidas na teoria amplamente aceita de que teria ocorrido uma dispersão simples fora do continente asiático a partir dos seus principais clados.

1.2.2 Interpretação de processos e produtos sedimentares nos estratos portadores de moluscos

Através da utilização de análises tafonômicas como ferramentas, a presente pesquisa visou avaliar condições relacionadas à formação dos intervalos ricos em moluscos da Formação Crato, em particular a denominada Camada Caldas, uma camada-guia localizada imediatamente acima dos calcários laminados ricamente fossilíferos da Formação Crato (VAREJÃO et al., 2021a).

De fato, quaisquer reconstruções paleoambientais e/ou paleoecológicas requerem uma abordagem tafonômica de alta resolução (HOLZ; SIMÕES, 2002; 2005). Isso é necessário pois tal abordagem pode auxiliar a esclarecer (i) informações potencialmente valiosas acerca do paleoambiente e dos ambientes

sedimentares envolvidos na morte dos organismos que originaram os fósseis, individualmente, e (ii) a extensão da mistura temporal em cada assembleia fóssil. Análises de alta resolução podem nos permitir recuperar informações contidas no registro das assembleias ricas em bivalves, com particular atenção a “armadilhas”, como a própria mistura temporal. Dito isso, o primeiro passo nas análises tafonômicas é determinar os processos sedimentares envolvidos na gênese das assembleias fossilíferas. O segundo passo é determinar as resoluções espaciais e temporais dos fósseis de bivalves dulcícolas nas assembleias estudadas.

Baseado nos comentários acima, uma das principais questões a serem respondidas é o grau de autoctonia de cada assembleia fóssil individualmente. Em outras palavras, o objetivo é determinar se os bivalves morreram e foram preservados no seu habitat (i.e., *in situ*), ou se foram transportados e/ou retrabalhados (i.e., *ex situ*). A relevância deste tipo de análise reside no reconhecimento de uma possível mistura temporal, prevenindo contra interpretações paleoambientais errôneas. Uma breve discussão acerca dos resultados destas análises se encontra na seção 5.6.3 do presente documento.

Experiência anterior com os bivalves da Formação Crato reforçam a necessidade de uma abordagem integrada — sedimentológica, estratigráfica, tafonômica e paleoecológica — visto que muito dos esforços passados de pesquisa tiveram como principal foco a descrição taxonômica formal dos táxons de bivalves. Aparentemente, três assembleias fósseis distintas podem ser reconhecidas para a Formação Crato. A primeira é monotípica e monoespecífica, composta por *A. elliptica* (SILVA et al., 2020b), a segunda inclui outros táxons e morfotipos (vide SILVA, 2019; SILVA et al., 2020a; 2020b), e a terceira consiste em uma assembleia onde predomina *Modiolus?* sp. (SILVA et al., 2024).

1.2.3 Paleoecologia dos moluscos bivalves aos níveis de indivíduo, população e (paleo)comunidade

Infelizmente, quando em comparação com bivalves marinhos, os quais tem sua morfologia funcional (i.e., autoecologia) muito bem conhecida através dos estudos de Stanley (1970; 1972; 1981), Seilacher (1985) e Savazzi (1987), entre vários outros, esta questão é ainda pouco explorada na paleobiologia de bivalves dulcícolas, especialmente formas fósseis. Até o momento, os grupos de

bivalves Silesunionoidea, Trigonioideoidea e ?Hyriidae já foram reportados para a Formação Crato (SILVA et al., 2020a; 2020b), e são membros da ordem Unionida, cujos representantes vivos ocupam vários nichos em rios, lagos e lagoas de água doce.

Hornbach et al. (2010), quando estudando bivalves dulcícolas recentes do rio St. Croix (Minnesota e Wisconsin, EUA), traçaram relações entre o formato da concha e o nicho que um determinado bivalve “prefere” dentro do contexto de um ambiente fluvial. Os autores notaram que existe uma alta plasticidade morfológica intraespecífica entre bivalves dulcícolas, que, por sua vez, acabam por apresentar uma morfologia que varia de acordo com o nicho ocupado. Por outro lado, Dillon (2000), focando em ocorrências lacustres, observou que unionóides tendem a habitar os lugares mais próximos possíveis da Interface Água-Sedimento (IAS), ao fundo dos lagos. Tal preferência é, possivelmente, uma resposta a condições ambientais tais como luz, temperatura, disponibilidade de alimentos e intensidade do fluxo de água. Anderson (2014), por sua vez, ao analisar bivalves unionóides ultra-alongados (i.e., razão comprimento/altura > 3.0), notou que eles se assemelham bastante a algumas formas marinhas alongadas, o que pode sugerir uma interpretação da evolução que se mova de “seleção natural produzindo uma solução ótima para determinadas condições ambientais” para “algumas condições ambientais limitam a variação morfológica, fazendo com que uma determinada morfologia seja inevitável”² (ANDERSON, 2014; THOMAS, 1978; 1988; WAKE, 1999; BRAKEFIELD; ROSKAM, 2006; MCGHEE, 2011; LOSOS, 2011). Aliado a isso, bivalves com essa morfologia também têm o comportamento de enterrar-se verticalmente no substrato, algo pouco usual em bivalves dulcícolas.

A importância desses dados reside no fato de que o formato, espessura e outros atributos morfológicos da concha podem fornecer informações relevantes acerca do ambiente físico ocupado por estes bivalves, especialmente no que se refere a níveis de energia, tipo de substrato e taxa de sedimentação. A presente pesquisa visou explorar estas questões no contexto da fauna de moluscos

² Tradução livre do original: “(...) natural selection producing an optimal solution for certain environmental conditions”; “(...) certain environmental conditions that limits the morphological variation, so that a certain shape is inevitable.”

bivalves da Camada Caldas, Formação Crato, Bacia do Araripe. Resultados concernindo tais indagações serão apresentados na seção 5.4 deste documento.

Tendo em mãos os dados tafonômicos, sedimentológicos, estratigráficos e paleoecológicos das ocorrências de bivalves dulcícolas no Grupo Santana, é possível realizar um nível complexo de análise paleoambiental, isto é, uma que leve em consideração as associações fossilíferas como um todo. Esta abordagem, que pode fornecer dados-chave para as interpretações do registro, bem como discussões, poderão também ser visitadas na seção 5.4 do presente documento.

Dados anteriores sugerem que ao menos duas associações paleoecológicas ocorrem na Formação Crato, no que se refere a bivalves dulcícolas, ambas no mesmo nível estratigráfico, mas em localidades distintas. A primeira destas associações é monotípica e monoespecífica, usualmente formada exclusivamente por indivíduos da espécie *A. elliptica*. A segunda associação fossilífera é mais diversa, contendo, além de *A. elliptica*, também *C. novaolindensis*, *M. bellaradiata*, bem como *Modiolus?* sp., e vários gastrópodes. A ocorrência dessa associação diversa era conhecida, até pouco tempo atrás, em uma única localidade — i.e., Pedreira Três Irmãos, município de Nova Olinda, Ceará — embora as fácies sedimentares sejam as mesmas daquelas observadas nas associações monoespecíficas.

A variação de diversidade e abundância entre as diferentes localidades é algo intrigante, e a explicação desse fenômeno ecológico é algo fundamental para uma reconstrução paleoambiental destes importantes intervalos. A presente pesquisa visou fornecer contribuições para possíveis respostas relacionadas a esta questão, e uma discussão poderá ser acessada em seções subsequentes da presente tese. Além disso, da mesma forma, foi descrita uma nova assembleia de bivalves recentemente descoberta na Seção Sobradinho, também na Formação Crato, mas aproximadamente 15 metros acima da já descrita Camada Caldas (VAREJÃO et al., 2021a), a camada portadora de bivalves que compõem as duas assembleias supracitadas, estendendo verticalmente/temporalmente a distribuição destes animais, além de representar uma segunda localidade, em adição àquela observada na Camada Caldas. Detalhes e implicações dessa descoberta poderão ser acessados em artigo científico já publicado (SILVA et al., 2024; Apêndice A). Similarmente, descobriu-

se que táxons originalmente descritos para a Formação Crato também se encontram presentes nas formações Marizal e Itapecuru, o que estende lateralmente a distribuição destes moluscos bivalves, complementando assim o dado supracitado, referente à extensão temporal desta fauna.

1.2.4 Distribuições vertical e espacial dos bivalves dulcícolas em várias unidades sedimentares e o potencial uso dessas informações para biocorrelação

O conhecimento acerca da distribuição vertical dos bivalves dulcícolas do Grupo Santana, bem como de outras unidades aptianas, está repleto de lacunas, embora haja dados disponíveis, especificamente, para a Formação Crato, conforme visto em Varejão (2019) e Silva (2019). Quando combinadas com o conhecimento das composições faunísticas das assembleias de bivalves dulcícolas, estas lacunas dificultam nossas possibilidades de estabelecer com precisão a distribuição vertical das espécies e suas possíveis biocorrelações.

De fato, dados disponíveis (VAREJÃO, 2019; SILVA, 2019; SILVA et al., 2020a; 2020b) sugerem, em um primeiro momento, que bivalves dulcícolas do Grupo Santana estão restritos à Formação Crato. Na verdade, até recentemente, as principais ocorrências estavam restritas à uma camada de lamitos de ~30 a 130 cm de espessura, cinzenta e intensamente bioturbada (VAREJÃO, 2021a). Esta camada forma a parte basal de uma sucessão predominantemente siliciclástica, situada imediatamente acima dos célebres calcários laminados ricamente fossilíferos da Formação Crato (MARTILL et al., 2007a; RIBEIRO et al., 2021). Até aqui, esta camada-guia foi reportada em quatro diferentes localidades na borda leste da Bacia do Araripe (VAREJÃO et al., 2021a).

Os dados disponíveis em Varejão (2019) e Silva (2019) parecem sugerir, inicialmente, que a presença de bivalves dulcícolas era efêmera durante a deposição da Formação Crato, e altamente dependente de fácies sedimentares particulares (i.e., lamitos cinzentos bioturbados). É realmente curioso que conchas de bivalves e gastrópodes ainda não tenham sido encontradas nos calcários laminados da Formação Crato. Aparentemente, estes organismos ocuparam ambientes de água doce, onde sedimentação siliciclástica predominava. No entanto, ao longo do desenvolvimento desta pesquisa, novas ocorrências de bivalves dulcícolas dentro das formações Crato e Romualdo foram encontradas. Estas novas ocorrências demonstram que bivalves

dulcícolas são mais amplamente distribuídos, vertical e espacialmente no Grupo Santana do que se acreditava anteriormente (SILVA et al., 2024, Apêndices B e C).

1.2.5 Os bivalves dulcícolas do Cretáceo da Bahia: Um breve resgate histórico

A primeira menção de uma fauna de moluscos fósseis no estado da Bahia é de Allport (1860). De acordo com ele, a colina onde se encontra o forte Mont Serrat³ (sic) possuía um desfiladeiro rochoso que apresentava intercalações de conglomerado, arenito e um folhelho arenoso fossilífero (Fig. 1).



Figura 1. A. Conglomerados aflorando na colina onde está situado o Forte Monte Serrat, Salvador (BA). B. Detalhe dos conglomerados. C. Intercalação de conglomerados com arenitos/lamitos. A imagem original não possui escala. Fonte: Modificado de Magalhães, 2020

Neste folhelho, próximo à base do desfiladeiro, foram encontrados, à época, escamas de peixes, dentes e ossos de saúrios (sic), juntamente com

³ Trata-se de uma fortaleza construída em Salvador (BA) em 1742, atualmente situada na rua da Boa Viagem.

alguns moluscos e Entomostraca (sic). Dentre os moluscos, Allport (1860) relata a presença de gastrópodes e um bivalve - nenhum deles figurados no manuscrito - e classifica o bivalve como pertencente ao gênero *Unio*.

É somente após uma década que novas ocorrências foram relatadas por Hartt (1870), desta vez ao sul da localidade de Pedra Furada (sic), cuja localização precisa não foi informada. Em mapa presente no artigo de Mawson e Woodward (1907), contendo localidades fossilíferas do Cretáceo da Bahia, é possível visualizar uma localização então conhecida como “Pedra Furada” (Fig. 2), possivelmente a mesma referida por Hartt (1870).

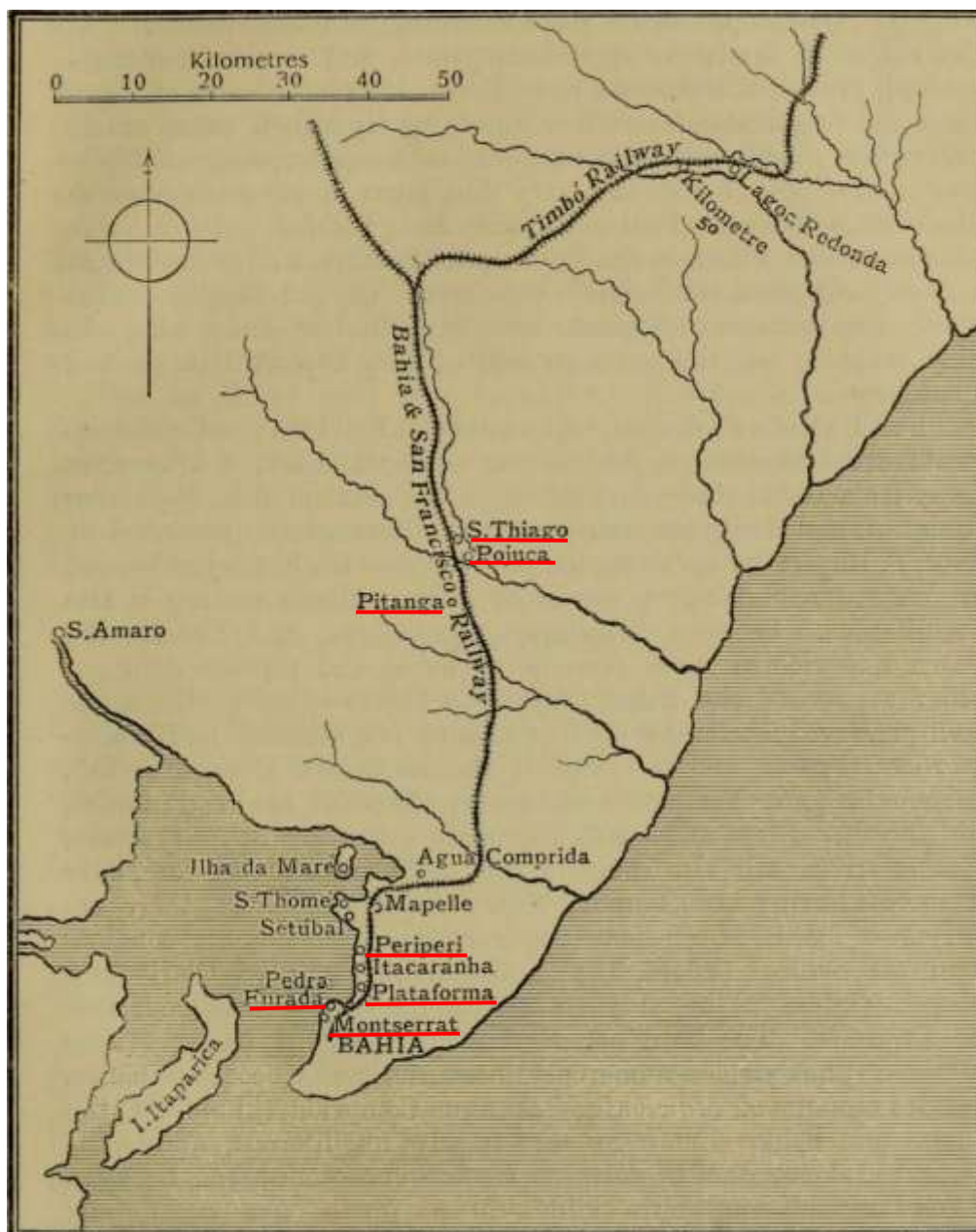


Figura 2. Mapa com localidades fossilíferas do cretáceo da Bahia em relação à Estrada de Ferro da Bahia ao São Francisco (EFBSF). As localidades de Montserrat, Pedra Furada, Plataforma, Periperi, Pitanga, Pojuca e S. Thiago se encontram destacadas. Atualmente, as quatro primeiras se tratam de regiões do município de Salvador (BA), sendo Periperi um túnel da EFBSF; Pitanga, por sua vez, é uma estação de trem, atualmente desativada e situada no município de Mata de São João (BA), enquanto as duas últimas localidades estão situadas, atualmente, no município de Pojuca (BA). Fonte: Modificado de Mawson e Woodward (1907)

Ainda de acordo com Hartt (1870), haveria, nesta localidade, um calcário claro e argiloso, de textura fina, onde ocorrem numerosas conchas de gastrópodes e de bivalves atribuídos à época ao gênero *Unio* (além de dentes e ossos de répteis e escamas e ossos de peixes do gênero *Lepidotus*). No mesmo artigo, Hartt (1870) fornece, pela primeira vez, uma descrição da espécie de

bivalve encontrada por Allport (1860) em Mont Serrat (sic), nomeando-o como *Unio* (*Anodon?*) *Totium-Sanctorum* (sic), em referência à Baía de Todos os Santos.

A cerca de meia milha da localidade de Plataforma, cuja localização também não é especificada pelo autor, Hartt (1870) cita, ainda, a presença de mais um afloramento contendo fósseis de vertebrados (peixes, répteis e crocodilomorfos), além da presença muito abundante de um pequeno gastrópode e raras conchas de bivalves “unio-like” (sic) (HARTT, 1870). A provável localidade de Plataforma também se encontra figurada no mapa de Mawson e Woodward (1907) (Fig. 2).

Posteriormente, quem irá tratar desses fósseis é White (1887), conforme citação direta a seguir:

Os fósseis moluscos aparecem em leitos calcáreos no xisto de Mont Serrat, promontório dos arrabaldes da cidade da Bahia [Salvador], e no corte de São Thiago, perto da estação de Pojuca, a 85 quilômetros da cidade da Bahia pela estrada de ferro [as duas localidades citadas, bem como a própria ferrovia, podem ser verificadas no mapa apresentado na Fig. 2]. Nesta última localidade foram feitas importantes coleções pelo Sr. Joseph Mawson, antigo superintendente da estrada de ferro da Bahia. Todos os outros fósseis descritos nestas memórias, exceto os do Rio Piabas, foram colecionados pela Comissão Geológica dirigida pelo Prof. Charles Frederick Hartt. A geologia geral da região da Bahia é descrita na obra já citada do Prof. Hartt. [Hartt, 1870] (...). Os fósseis descritos nestas memórias representam uma fauna que oferece certas diferenças notáveis de qualquer das faunas cretáceas descobertas em outras partes do mundo. Além disso, quanto a seus tipos moluscos, esta fauna brasileira parece ter relações mais íntimas com a fauna cretácea da Índia Meridional do que com qualquer outra até hoje estudada. A fauna imediatamente semelhante é talvez a da formação Gosau, na Áustria. (WHITE, 1887, p. 14, ortografia atualizada para o português moderno)

Ainda sobre a malacofauna fossilífera da Bahia:

A pequena coleção de moluscos d'água doce do grupo da Bahia, que o Professor Hartt referiu ao Cretáceo inferior, é muito interessante, não só porque representa uma fauna de moluscos peculiar ao período cretáceo, como também porque as espécies **pertencem a tipos modernos**. É exato que referi duas destas espécies ao gênero *Lioplacodes* Meek, gênero esse considerado extinto; é difícil, porém, dizer em que ele difere do gênero vivo *Lioplax* Troschel, especialmente nada se sabendo quanto ao opérculo do primeiro. Em todo caso esta fauna cretácea d'água doce, cujas espécies conhecidas são todas figuradas na estampa XXVI [Fig. 3], **é de aspecto muito moderno**. Ela confirma um fato a que me tenho referido muitas vezes em meus escritos sobre a paleontologia norte-americana, e é que, em muitos casos, os tipos vivos dos moluscos d'água doce chegaram-nos quase sem mudança de remotos períodos geológicos. (...) Os fósseis destas coleções, especialmente os conchíferos e gastrópodes, estão na maior parte muito imperfeitamente conservados. O seu estudo crítico foi por

isso extremamente difícil, conservando ainda os resultados apresentados muitos pontos de incerteza. Por exemplo, há um grande número de espécies que são representadas por exemplares consistindo simplesmente em impressões naturais, e que, em regra geral, não mostram os caracteres essenciais dos gêneros a que são respectivamente referidos. Em tais casos, dando nomes genéricos às respectivas espécies, fui obrigado a basear-me na forma exterior e outras feições externas, que, como se sabe, estão ordinariamente ligadas a certos caracteres genéricos essenciais da charneira e impressões musculares dos conchíferos, e da abertura e feições internas dos gastrópodes e cefalópodes. (WHITE, 1887, p. 18, grifos meus, ortografia atualizada para o português moderno)

Acerca desta citação, é interessante notar as colocações de C.A. White sobre a dificuldade de alocar taxonomicamente esta fauna e, principalmente, nos trechos grifados, chama a atenção a ideia de que as espécies “pertencem a tipos modernos”. Uma discussão acerca destas assertivas se encontra presente no Apêndice C.

Estudando as amostras coletadas por Joseph Mawson, White (1887) forneceu descrições detalhadas para *Sphaerium ativum* (Fig. 3.9), *Anodonta? mawsoni* (Figs. 3.5-3.6), *Anodonta? allporti* (Figs. 3.3-3.4) e *Anodonta? hartti* (Figs. 3.1-3.2), além de renomear *Unio* (*Anodon?*) *Totium-Sanctorum* para *Anodonta? toctium-sanctorum* (Figs. 3.7-3.8). Ou seja, a partir deste momento, a fauna de bivalves dulcícolas do cretáceo bahiano passa a ser composta por 5 espécies. A estampa citada por White (1887) pode ser observada na figura 3.

Mais de duas décadas depois, em Mawson (1913), são apresentados dados atualizados de toda a costa da Bahia, incluindo novas ocorrências de moluscos na extremidade setentrional do túnel de Periperi (Fig. 2), em solo preto e arenoso (MAURY, 1925):

Towards the Mont Serrat end of the Pedra Furada Bay three parallel bands of limestone stand out indistinctly in the cliff and on the beach. (...). Immediately underlying the lowest of these limestones is a thick bed of dark-blue shale, which also contains scales (of two or more species of *Lepidotus*) and other fish-remains associated with **molluscs** (*Anodonta*, *Paludina*, *Melania*, etc.). This same shale has also yielded a tooth of a Pterosaur, and contains a fine-textured thin greenish layer, with a lustrous surface showing numerous small delicate bones, with shells of **molluscs** and Ostracods. In a thin bed of shaly sandstone, a little nearer than the above to Pedra Furada, all the smaller shells are found in abundance (...). Between Pedra Furada and Bonfim [atualmente um bairro de Salvador, BA] a blue shaly mudstone has yielded a portion of a large scale of *Lepidotus*, associated with shells (not specified). (...)

Km. 72-82. Cuttings on the railway line here show a soft yellow shale, bearing shells and a few fish-remains. **The shells agree with those from San Thiago.**

Km. 86, San Thiago. Over a tough drab-coloured shale, nearly unfossiliferous shale, lies a softer mellower shale containing **Anodonta** and other shells (...).

Periperi Tunnel, north end. Km. 11-12. A black modern sandy soil, **full of shells of molluscs**, about 15 feet above the present beach, calls to mind an apparently similar formation in the island of Itaparica described by Mr. Rathbun; and in view of the interesting particulars given by him it is probable that the Periperi bed would repay the labour of a closer examination. **Some of the shells are in the British Museum (Nat. Hist.).**

(...)

Pitanga Station Cutting. This cutting is figured and described in Hartt's *Geology and Physical Geography of Brazil*, p. 368. [HARTT, 1870] The pink and white shale marked g has been found to **contain several species of molluscs**, some of which have not yet been found elsewhere. **Specimens of these, not well preserved, are in the British Museum (Nat. Hist.), South Kensington.** These strata are well worthy of further exploration. The contour of the cutting has been altered in late years. (MAWSON, 1913, p. 357-361, grifos meus).

É interessante chamar atenção para alguns dos grifos realizados nas citações acima, de Mawson (1913). Em alguns momentos, o autor cita o fato de que vários espécimes de moluscos encontrados nestas localidades foram depositados, pelo próprio, no “British Museum (Nat. Hist.)”, atual Natural History Museum em Londres, Reino Unido. Neste contexto, foi realizado contato com a instituição, obtendo assim êxito em localizar algumas das amostras, conforme poderá ser verificado mais adiante.

Os próximos a tratarem das localidades fossilíferas da Bahia foram Melo Júnior e Oliveira (1939), aprofundando os esforços de Mawson (1913) e expandindo consideravelmente a distribuição lateral desta fauna. De acordo com os autores, os pesquisadores anteriores (e.g., ALLPORT, 1860; MAWSON, 1913) teriam focado suas coletas em locais de fácil acesso. Entre 1937 e 1939, o Serviço Geológico realizou uma investigação mais profunda ao norte da Bahia, durante a qual aproximadamente 80 novos pontos de coleta de fósseis foram descobertos (MELO JÚNIOR; OLIVEIRA, 1939). Ressalta-se que o trabalho de Melo Júnior e Oliveira (1939) somente prospectou novas ocorrências das mesmas faunas, isto é, não inclui descrições de novas espécies. Isso significa que, no que se refere à fauna de bivalves, foco desta pesquisa, seriam então os mesmos animais encontrados e descritos por Allport (1860), Hartt (1870) e White (1887).

Infelizmente, a coleção analisada por White (1887), coletada pela Comissão Geológica do Império, se encontrava no Museu Nacional durante o incêndio de 2018. No entanto, em visita à instituição, após o ocorrido, foi possível encontrar, resgatadas, as espécies-tipo descritas por C. A. White, quase em sua totalidade: apenas *Anodonta? toctium-sanctorum* encontra-se desaparecida. Através de uma reanálise destas amostras, foi possível elaborar os resultados apresentados na forma de artigo no Apêndice C.

Ademais, em visita realizada à coleção de invertebrados do Museu de Ciências da Terra (MCTer), Rio de Janeiro, também tive a oportunidade de visualizar e fotografar amostras coletadas por Melo Júnior e Oliveira (1939), conforme poderá ser verificado mais adiante.

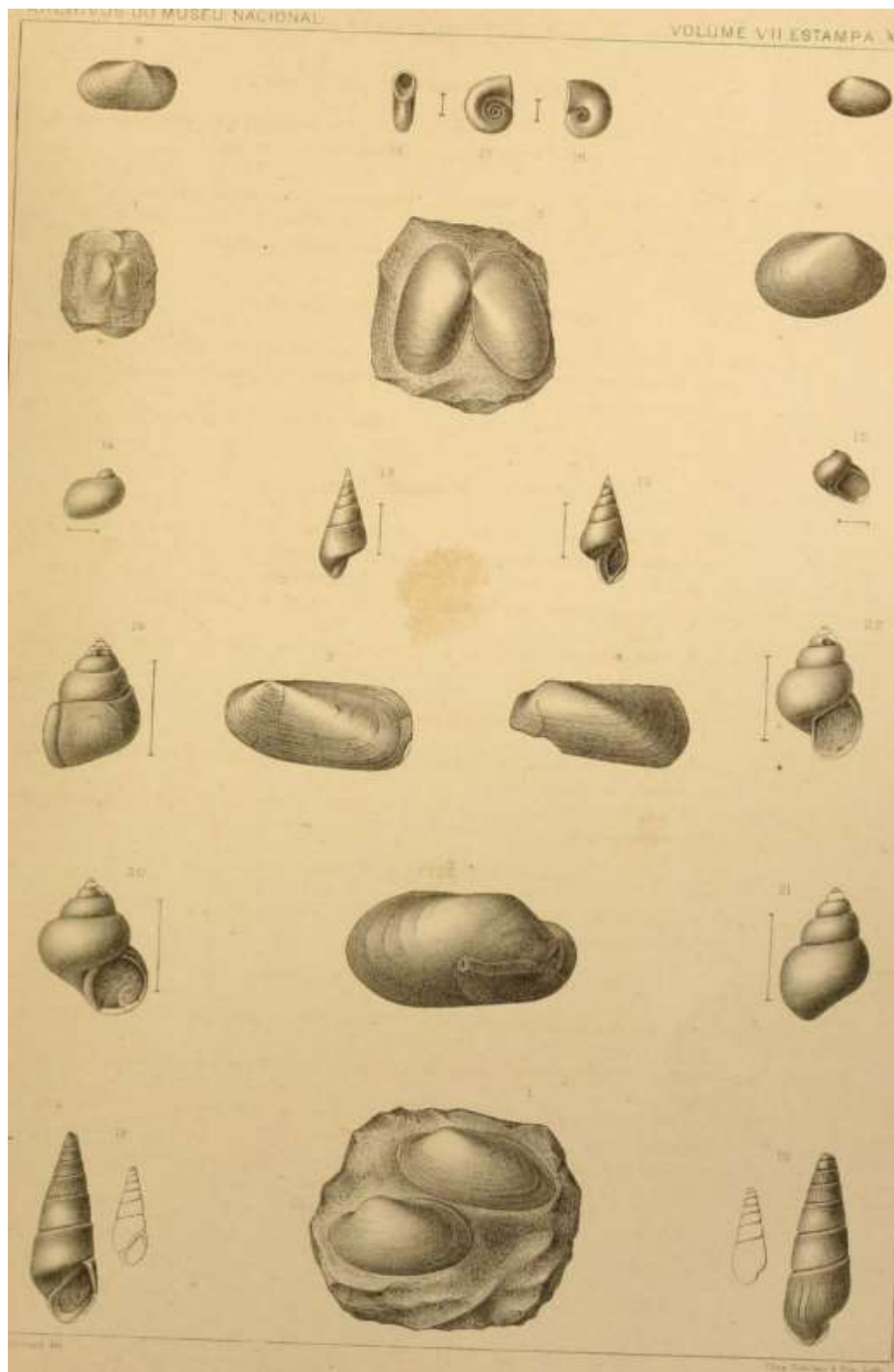


Figura 3. Estampa XXVI citada por White (1887) com ilustrações dos bivalves dulcícolas do cretáceo da Bahia. Notar os espécimes apresentados em 1-2. *Anodonta? hartti*. 3-4. *Anodonta? allporti*. 5-6. *Anodonta? mawsoni*. 7-8. *Anodonta? toctium-sanctorum*. 9. *Sphaerium ativum*. Infelizmente não se encontra disponível uma digitalização de melhor qualidade. Fonte: White (1887).

1.3 Hipótese de trabalho

Esta pesquisa tem como hipótese central verificar a origem não-Gondwânica das malacofaunas dulcícolas do Cretáceo Inferior do nordeste brasileiro. A hipótese encontra suporte na recente descoberta dos bivalves não-marinhos na Formação Crato, incluindo membros das superfamílias Silesunionoidea e Trigonioideoidea, cuja ocorrência na América do Sul não era sequer imaginada até pouco tempo atrás. Além do que já foi estudado sobre os bivalves dulcícolas do Grupo Santana, novas formas foram descritas durante o período abrangido por esta pesquisa (SILVA et al., 2024, Apêndice A) e, em adição a isso, novas ocorrências da fauna tipicamente atribuída à Formação Crato também foram registradas para a Formação Romualdo (Apêndice B).

Já no Apêndice C, são descritos, pela primeira vez, os bivalves dulcícolas das formações Salvador, Marizal e Itapecuru, as quais fornecem dados importantes para verificação da hipótese acima, levando a estabelecer claras diferenças entre as malacofaunas dulcícolas do Cretáceo Inferior e Superior brasileiros, muito provavelmente possuindo origens evolutivas, em parte, distintas.

2 OBJETIVOS

2.1 *Objetivos gerais*

O principal objetivo desta pesquisa foi o estudo integrado, envolvendo aspectos sedimentológicos, tafonômicos, estratigráficos e, principalmente, taxonômicos, envolvendo distintas malacofaunas dulcícolas do nordeste brasileiro (mas especialmente das formações Crato e Romualdo, Bacia do Araripe), com a finalidade de: (i) aprimorar a compreensão da taxonomia dos bivalves dulcícolas de unidades do Grupo Santana e das formações Marizal, Salvador e Itapecuru; (ii) ampliar o conhecimento tafonômico das assembleias de bivalves das formações Crato e Romualdo, a fim de determinar com acurácia os processos e produtos sedimentares envolvidos na gênese dos estratos dos quais os moluscos são advindos; (iii) refinar os conhecimentos acerca das distribuições vertical e espacial da malacofauna dulcícola em várias unidades sedimentares, bem como utilizar estas informações em contexto paleogeográfico mais amplo.

2.2 *Objetivos específicos*

- (a) Incrementar os conhecimentos fundamentais acerca da taxonomia das assembleias de bivalves dulcícolas, aprimorando assim os dados de composição faunística e evolução;
- (b) Estabelecer aspectos tafonômicos básicos das assembleias aptianas de bivalves dulcícolas que, no futuro, podem servir para a interpretação de outras concentrações de moluscos em configurações sedimentares mesozóicas;
- (c) Melhorar os conhecimentos básicos acerca da paleoecologia de bivalves dulcícolas, adicionando assim dados valiosos para a interpretação de ambientes sedimentares;
- (d) Determinar com precisão as distribuições estratigráfica e geográfica dos bivalves dulcícolas aptianos a fim de aprimorar biocorrelações intra e interbasinais, bem como aprofundar as investigações em outras unidades do Eocretáceo.

- (e) Revisar e/ou descrever os bivalves cretáceos do Conglomerado de Mont Serrat, Formação Salvador, com base no material fóssil original coletado por Mawson (1913), disponível em coleção localizada na Inglaterra, além do material descrito por White (1887), localizado no Brasil;
- (f) Descrever os bivalves dulcícolas das formações Marizal e Itapecuru.

3 CONTEXTO GEOLÓGICO

3.1 Aspectos geológicos da Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe (Fig. 4A) é uma das principais bacias mesozoicas do nordeste brasileiro, tendo sido originada por uma deformação transcorrente ao longo de descontinuidades litosféricas (e.g., Zona de Cisalhamento de Patos), em resposta ao rompimento dos continentes Sul-americano e Africano (ROSA et al., 2023). A sucessão sedimentar mesozoica dessa bacia inclui três sequências estratigráficas de terceira ordem limitadas por discordâncias erosivas de caráter regional (ASSINE et al., 2014) (Fig. 4B e 5). Tais sequências estão relacionadas a distintas fases tectônicas de uma bacia com complexa história geológica (ver ASSINE, 1992; 2007; PONTE; PONTE-FILHO, 1996).

Diferentes organizações litoestratigráficas foram propostas para a Bacia do Araripe. Aqui será adotada a proposição de Assine (2007), com modificações de Neumann e Assine (2015).

A idade, ambiente deposicional e estratigrafia das unidades do Grupo Santana têm sido alvo de intenso debate desde a década de 1990. Para apropriação mais detalhada das discussões, o que foge do escopo deste documento, sugerimos, além das referências supracitadas, os seguintes trabalhos (ARAI; COIMBRA, 1990; ASSINE et al., 2014; BAEZ et al., 2009; CARMO et al., 2008; CATTO, 2016; CHAGAS, 2006; CUSTÓDIO et al., 2017; FAMBRINI et al., 2019; FÜRSICH et al., 2019; HEIMHOFER; HOCHULI, 2010; MAKARKIN; MENON, 2005; MARTILL et al., 2007a; 2007b; MARTINS-NETO, 2006; MOHR; EKLUND, 2003; NEUMANN, 1999; NEUMANN et al., 2003; PAULA-FREITAS; BORGHI, 2011; SCHERER et al., 2015; SILVA; NEUMANN, 2003; VAREJÃO et al., 2016; 2021b; WARREN et al., 2016), entre outros.

O Grupo Santana registra sucessão mista siliciclástica-carbonática-evaporítica predominantemente continental, com progressiva conexão marinha em direção ao topo. O registro é dado por deposição em ambientes deposicionais fluviais a lacustres (Formação Barbalha), lacustres a costeiros (Formação Crato) (Fig. 4C), costeiros evaporíticos (Formação Ipubi), e plataformais a transicionais (Formação Romualdo) (ASSINE, 2007; NEUMANN; ASSINE, 2015) (Fig. 5). Uma biota diversa e bem-preserveda está presente nas

formações Crato e Romualdo (e.g., MARTILL, 1993; MARTILL et al., 2007a; MAISEY, 1991).

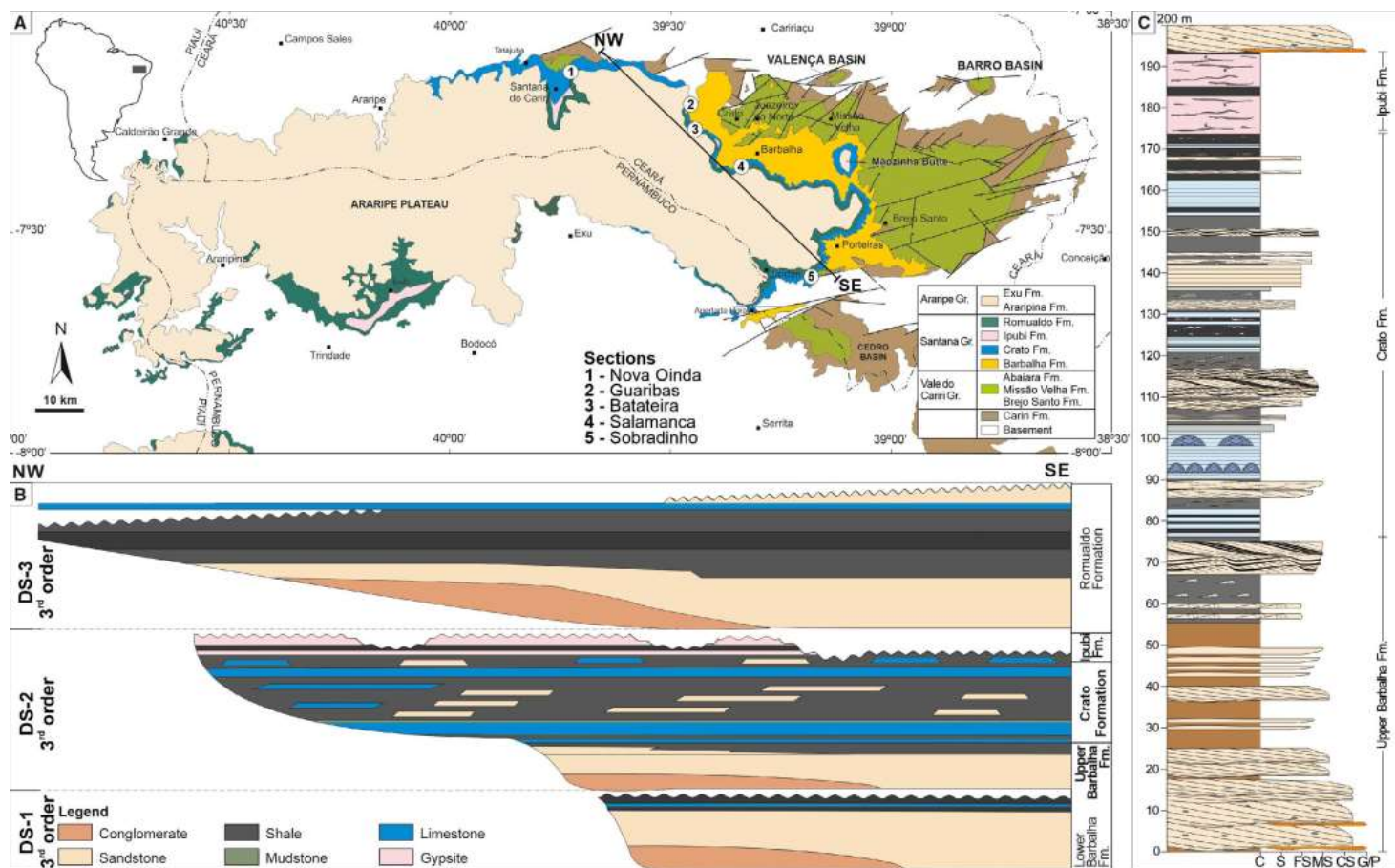


Figura 4. A. Mapa geológico da Bacia do Araripe, nordeste brasileiro (modificado de ASSINE et al., 2014). B. Sequências deposicionais aptianas da Bacia do Araripe. C. Coluna estratigráfica da DS-2. Explicação: Gr. = Grupo; Fm. = Formação; DS = Sequência deposicional. Fonte: VAREJÃO et al., 2021b, modificado de ASSINE et al., 2014.

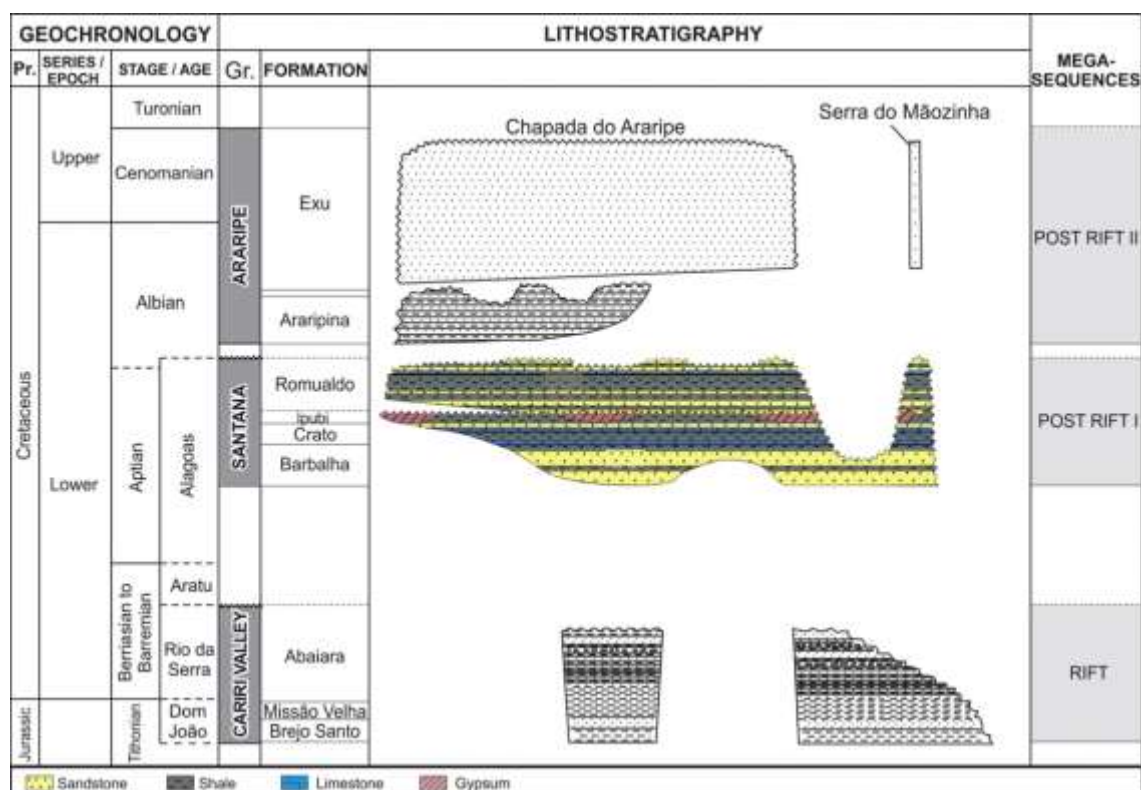


Figura 5. Carta estratigráfica demonstrando as megasequências presentes na sucessão sedimentar mesozoica da Bacia do Araripe. O Grupo Santana se encontra na megasequência pós-rifte I. Fonte: Custódio et al. (2017) (modificado de ASSINE, 2007).

3.1.1 Formação Crato

A Formação Crato é representada por uma sucessão com até 90 m de espessura de calcário intercalado com camadas igualmente espessas de folhelho e arenito (ASSINE et al., 2014; VAREJÃO et al., 2021b) (Fig. 4). Tais calcários são ricos em fósseis continentais cretáceos excepcionalmente preservados (*Konservat-Lagerstätte*); em particular artrópodes, peixes, tartarugas, sapos, crocodilomorfos, pterossauros, gimnospermas, angiospermas basais e fungos, estão entre os fósseis mais bem-preservedos (MAISEY, 1991; MARTILL et al., 2007a; HEADS et al., 2008; VAREJÃO et al., 2019a; RIBEIRO et al., 2021).

Martill (1993) propôs a subdivisão da unidade em três membros — i.e., Nova Olinda, Barbalha e Jamacuru. Estes foram, posteriormente, redefinidos por Martill (2007a) como membros Nova Olinda, Caldas, Jamacuru e Casa da Pedra. No entanto, nenhuma dessas subdivisões atendem aos pré-requisitos exigidos pela Comissão Internacional de Estratigrafia⁴ (ICS).

⁴ International Commission of Stratigraphy

A Formação Crato era interpretada unicamente como um sistema lacustre, devido à ausência de fósseis francamente marinhos (COIMBRA et al., 2002; NEUMANN et al., 2003; HEIMHOFER et al., 2010). Entretanto, mais recentemente, também foram reconhecidos depósitos advindos de ambientes marinhos transicionais, apresentando inclusive icnofósseis e microfósseis marinhos (VAREJÃO et al., 2021b; GUZMÁN et al., 2023).

Ainda de acordo com dados analisados por Varejão et al. (2021b), a sequência deposicional abrangendo toda a Formação Crato, juntamente com o topo da Formação Barbalha e a base da Formação Ipubi, engloba registros bem definidos de ingressões marinhas ligadas a depósitos predominantemente siliciclásticos, enquanto sucessões predominantemente carbonáticas registram deposição em corpos de água doce a hipersalinos. O processo alocíclico associado com variações climáticas tectônicas e eustáticas resultou em condições flutuantes de sedimentação continental e marinha (VAREJÃO et al., 2021b, Fig. 16, p. 31).

3.1.1.1 Camada Caldas

Conforme comentado em seções anteriores, bivalves dulcícolas já foram reportados para o Grupo Santana, principalmente na Formação Crato, imediatamente acima dos calcários laminados ricamente fossilíferos (SILVA et al., 2020a, 2020b; VAREJÃO et al., 2021a) (Fig. 6) — i.e., *C. novaolindensis*, *A. elliptica* e *M. bellaradiata*. De fato, um dos intervalos mais promissores para a busca de bivalves dulcícolas na sucessão sedimentar Santana é a Camada Caldas da Formação Crato (VAREJÃO et al., 2021a).

Trata-se de uma camada-guia regionalmente persistente, definida como sendo um intervalo de até 2 m de espessura, caracterizado por lamito cinza-esverdeado e intercalações de siltitos arenosos e argilito, logo acima dos calcários *Konservat-Lagerstätte* (Fig. 6). Este intervalo foi reconhecido em várias localidades ao longo do cinturão de afloramentos da unidade, particularmente nos riachos Estiva e Batateira, bem como nas pedreiras Caldas e Três Irmãos (Fig. 4A).

O contato inferior, com o calcário laminado, e o superior, com siltito arenoso, arenito e fácies heterolíticas, são abruptos, com espessura da camada variando de 0.85 a 2 m (VAREJÃO et al., 2021a). O intervalo contém bivalves

dulcícolas (Fig. 7), espécies não-descritas de gastrópodes, ostracodes raros, restos carbonizados de plantas e icnofósseis.

A Camada Caldas é, portanto, interpretada como tendo sido depositada em um corpo de água doce que ocupou toda a área leste da Bacia do Araripe após a deposição dos calcários laminados ricamente fossilíferos formado em condições lacustres hipersalinas (WARREN et al., 2017). Ela registra uma mudança paleoambiental ampla e abrupta, assim como mudanças nas paleocomunidades bentônicas associadas, representando um evento regional isócrono de curta duração, caracterizado por mudanças repentinas nos padrões de sedimentação, batimetria, salinidade, oxigenação e química da água (VAREJÃO, 2019; VAREJÃO et al., 2021a).

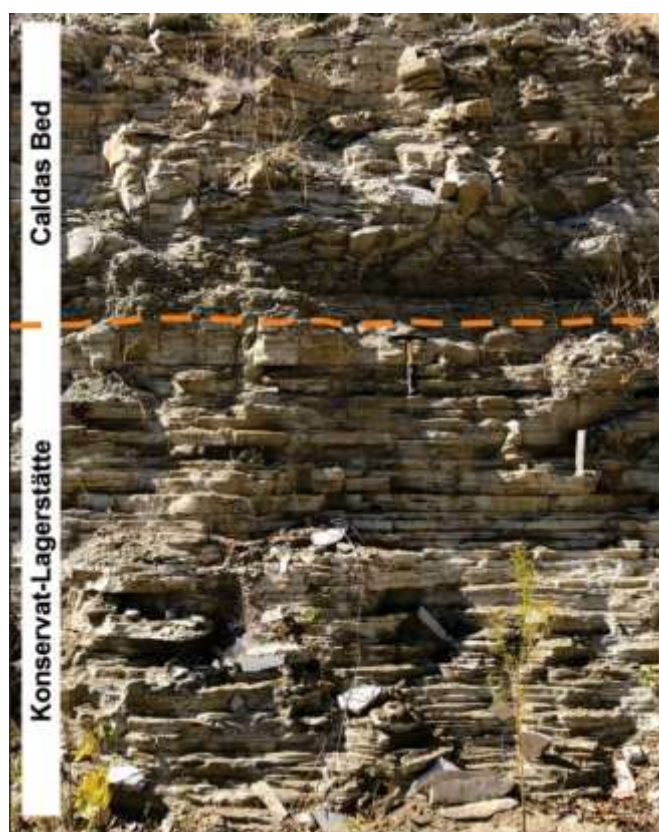


Figura 6. A Camada Caldas em sua seção-tipo, imediatamente acima do *Konservat-Lagerstätte*. Fonte: Varejão et al. (2021a)

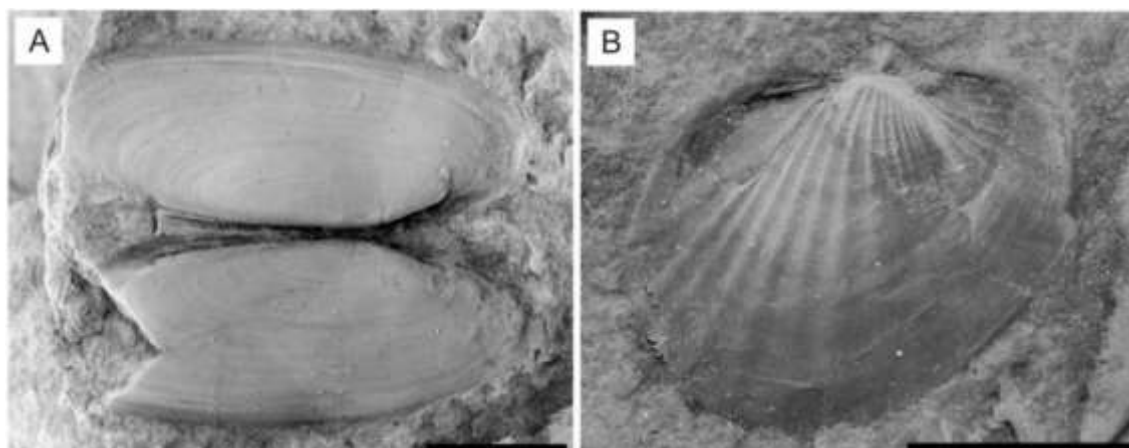


Figura 7. Duas espécies de bivalves dulcícolas já descritos para a Formação Crato (SILVA et al., 2020a, 2020b). A. *Araripenaia elliptica*. B. *Monginellopsis bellaradiata*. Escala = 2 cm. Fonte: Elaborado pelo autor.

3.1.2. Formação Romualdo

A Formação Romualdo engloba todos os estratos do Grupo Santana que sucedem a sucessão de evaporitos da Formação Ipubi. Ao topo, a unidade é sobreposta por uma discordância, sobre a qual foram depositadas as formações Araripina e Exu, do Grupo Araripe. (ASSINE et al., 2014; CUSTÓDIO et al., 2017) (Fig. 5). A unidade é muito fossilífera, possuindo macrofósseis em abundância (e.g., BEURLIN, 1971a; MABESOONE; TINOCO, 1973; MARTILL, 2007; RODRIGUES et al., 2020; 2022), bem como microfósseis (LIMA, 1978; ARAI; COIMBRA, 1990; COIMBRA et al., 2002; ANTONIETTO, 2010; ANTONIETTO et al., 2012; MELO et al., 2020; ARARIPE et al., 2021; BOM et al., 2021; GUZMÁN et al., 2022; 2023; LACERDA et al., 2023; VALLEJO et al., 2023).

A Formação Romualdo abrange um folhelho negro rico em concreções, de aproximadamente 3 a 5 metros de espessura, contendo macrofósseis bem-preservedos, incluindo peixes (e.g., SANTOS; VALENÇA, 1968; MARTILL, 1988; MAISEY, 1991; FARA et al., 2005), pterossauros (e.g., VILA NOVA et al., 2011; MARTILL, 2011; AIRES et al., 2014; DUQUE et al., 2023), tartarugas (e.g., MEYLAN, 1996; HIRAYAMA, 1998; KELLNER; CAMPOS, 1999; ROMANO et al., 2013), dinossauros (KELLNER, 1997; KELLNER; CAMPOS, 2000), e crustáceos (SANTANA et al., 2013; PINHEIRO et al., 2014; GOMES et al., 2023).

Vários cenários paleoambientais da Formação Romualdo foram propostos para o nível de preservação excepcional. Por exemplo, baseado na ictiofauna diversa e bem-preserveda, Santos e Valença (1968) postularam deposição em

ambiente estuarino. Subsequentemente, Mabesoone e Tinoco (1973) propuseram um grande golfo conectado com o mar, porém influenciado por grandes influxos sazonais de água doce. Em contrapartida, um ambiente predominantemente não-marinho foi sugerido por Maisey (1991) e Martill (2007).

Incursões marinhas são documentadas por microfósseis marinhos, incluindo, por exemplo, cistos de dinoflagelados, ostracodes e foraminíferos típicos de ambientes costeiros (i.e., lagunas e estuários; ARAI; COIMBRA, 1990; COIMBRA et al., 2002; MELO et al., 2020; BOM et al., 2021). De acordo com Heimhofer e Hochuli (2010), a baixa diversidade de cistos de dinoflagelados sugere um ambiente marinho restrito durante a deposição da Formação Romualdo.

Os outros intervalos-fossilíferos-chave ocorrem próximos ao topo da Formação Romualdo, caracterizados por camadas de 5 a 30 cm, ricas em conchas de gastrópodes e bivalves (BEURLLEN, 1962; 1963; 1964; 1966; 1971a; 1971b; MABESOONE; TINOCO, 1973; SANTOS, 1982; PRADO et al., 2015; PEREIRA et al., 2016; RODRIGUES et al., 2020; 2022; GOMES et al., 2023), bem como equinóides (BEURLLEN, 1966; MANSO; HESSEL, 2007; 2012; PRADO et al., 2016) e estromatólitos (VAREJÃO et al., 2019b). As ocorrências de equinóides e estromatólitos são evidência indisputável de ingressões marinhas no cretáceo da Bacia do Araripe.

3.2 Breves considerações acerca dos aspectos geológicos das Bacias do Tucano e Recôncavo, com ênfase nos arredores de Salvador, Bahia

A Bacia do Tucano, situada no nordeste brasileiro, é a principal bacia do rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá (RTJ), com uma área exposta de aproximadamente 45.000 km². O estabelecimento da bacia se deu nos períodos iniciais do cretáceo, em contemporaneidade com a abertura do Atlântico Sul (MAGNAVITA et al., 2003; TAMURA et al., 2016). A bacia é dividida nas sub-bacias Norte, Central e Sul, sendo limitada pelos altos estruturais de Vaza-Barris e Itapicuru (Fig. 8).

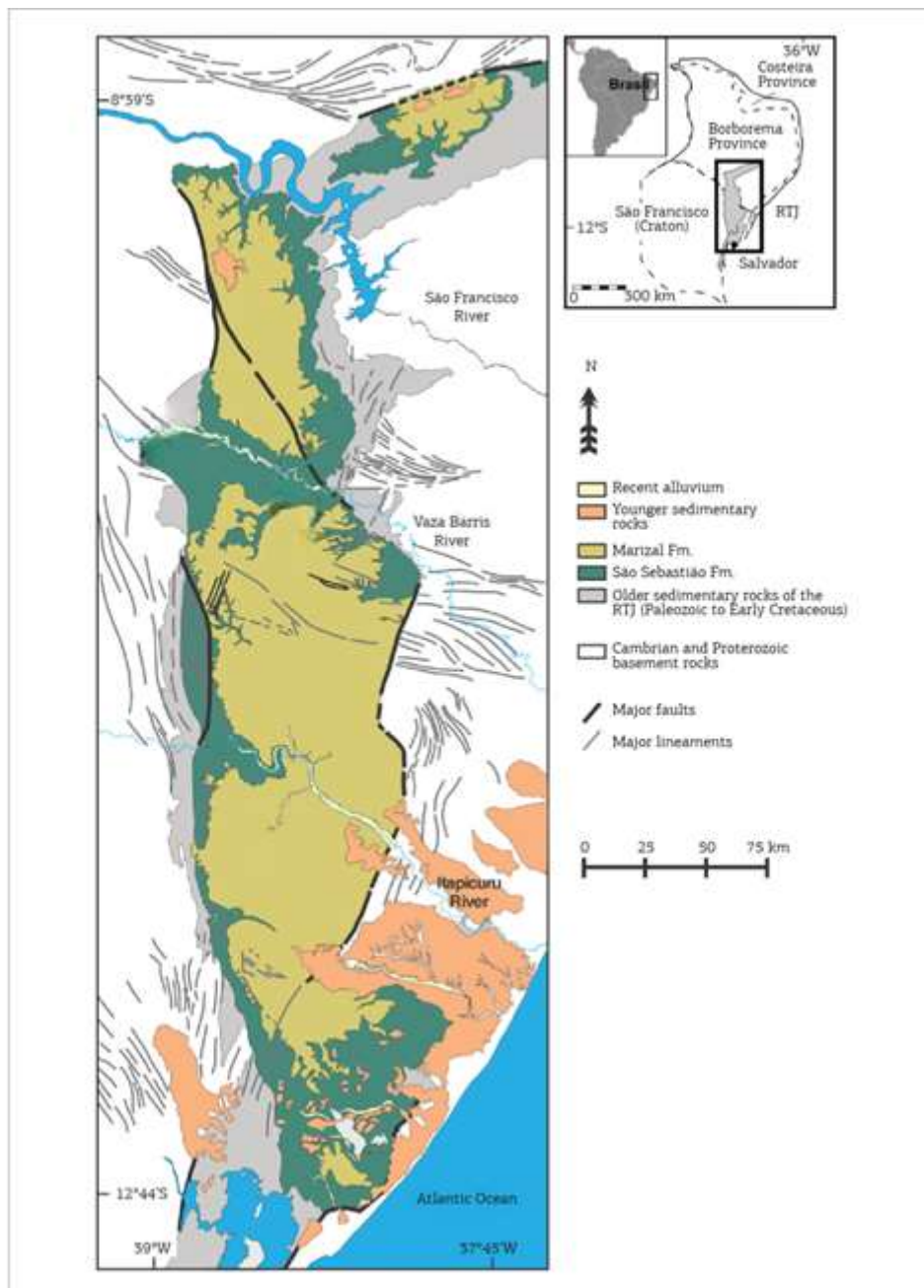


Figura 8 - Localização geográfica do rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá e esboço geológico da bacia. Fonte: Modificado de Tamura et al. (2016)

Depósitos sedimentares foram acumulados ao longo da evolução do rifte, atingindo uma espessura de aproximadamente 10.000 m, abrangendo do Neocomiano ao Barremiano e incluindo sistemas deposicionais de leque aluvial (Formação Salvador), lacustres (Formação Candeias), deltaicos (Grupo Ilhas) e fluviais (Formação São Sebastião) (MAGNAVITA, 1992; MAGNAVITA et al., 1994; COSTA et al., 2007a; 2007b; TAMURA et al., 2016), sobrepostos pela Formação Marizal, uma sucessão de depósitos fluviais com registros de incursão marinha (ARAI, 2014; AMARAL; BRITO, 2012; TAMURA et al., 2016).

Notavelmente, as formações São Sebastião e Marizal apresentam as exposições mais claras, caracterizadas, principalmente por arenitos e conglomerados, com ocorrências menores de siltito e calcário interpretadas como sistemas deposicionais fluviais, aluviais e lacustres (MAGNAVITA; CUPERTINO, 1988; MILANI; DAVIDSON, 1988, COSTA et al., 2007a; 2007b; FREITAS, 2014; TAMURA et al., 2016).

Na região de Salvador e arredores, encontram-se rochas provenientes da bacia do Recôncavo e os metamorfitos do Alto de Salvador, ambas cobertas parcialmente por sedimentos da Formação Barreiras (BARBOSA et al., 2007) (Fig. 9).

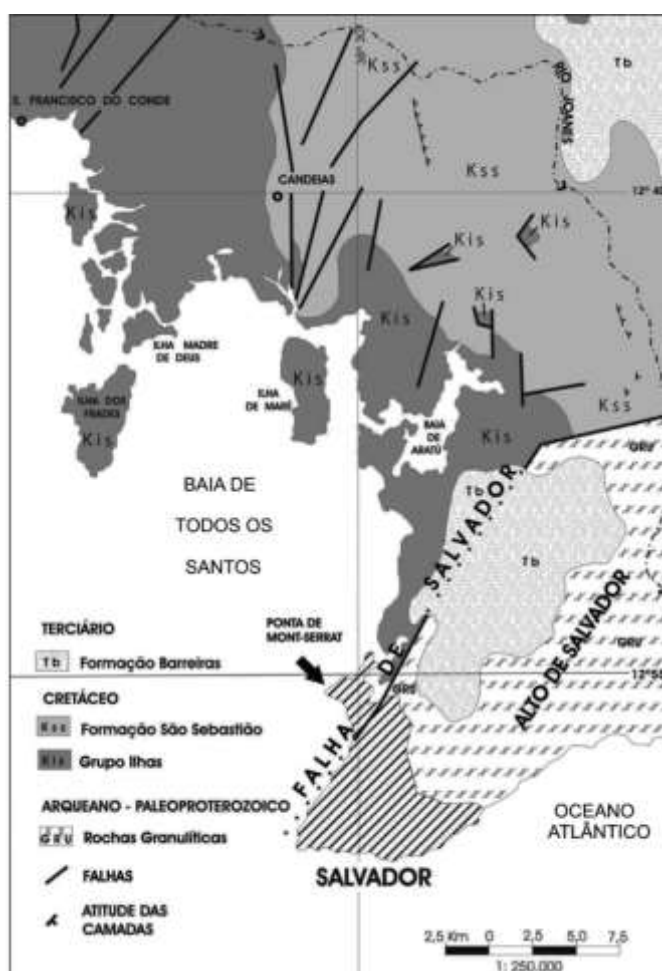


Figura 9 - Mapa geológico simplificado de Salvador e arredores. Fonte: Barbosa et al. (2007)

Na Bacia do Recôncavo, na área do município de Salvador, observam-se rochas do Grupo Ilhas e das formações São Sebastião e Salvador (CAIXETA et al., 1994; BARBOSA et al., 2007). O Grupo Ilhas ocorre a noroeste de Salvador,

ao redor da Baía de Todos os Santos, composto por folhelhos verde oliva, arenitos, siltitos e calcários (Fig. 9). A Formação São Sebastião, pertencente ao Grupo Massacarã (VIANA et al., 1971), encontra-se mais ao norte de Salvador e consiste em arenitos amarelo-avermelhados depositados por sistemas fluviais. Já a Formação Salvador, na borda da Bacia do Recôncavo, exhibe conglomerados, interpretados como sendo resultado de deposição em ambiente de leques deltaicos (MEDEIROS; PONTES, 1981; MAGNAVITA et al., 1998; BARBOSA et al., 2007).

Na área próxima a Salvador, destacam-se os sedimentos paleógenos da Formação Barreiras, compostos principalmente por arenitos grossos, argilitos e conglomerados, depositados em discordância angular sobre rochas cretáceas e do embasamento cristalino (BARBOSA et al., 2007).

3.2.1 Conglomerado Mont Serrat

Na área de Mont Serrat, na Ponta de Humaitá, área urbana do município de Salvador, afloram principalmente rochas conglomeráticas da Formação Salvador, junto a falha de mesmo nome, formando corpos irregulares, lateralmente descontínuos, dentro do Grupo Ilhas (BARBOSA et al., 2007). Esses autores observaram, ainda, em campo, que o conglomerado é mais uniforme na parte norte do afloramento, enquanto na parte sul há camadas alternadas de arenito e folhelho. O arenito amarelado, com grãos finos a médios, exhibe indícios de estratificação cruzada em alguns pontos, sugerindo uma deposição simultânea com os clastos (BARBOSA et al., 2007). As camadas de folhelho, inclinando suavemente para o nordeste, são de cor verde acinzentada e apresentam microdobramentos devido ao deslizamento dos sedimentos durante a deposição (BARBOSA et al., 2007). É justamente nestes folhelhos que ocorrem as conchas de bivalves e gastrópodes.

3.2.2 Formação Marizal

A Formação Marizal (Aptiano) possui aproximadamente 300 m de espessura e sobrepõe a Formação São Sebastião com uma desconformidade regional. Seu limite superior consiste nos carbonatos da Formação Crato na sub-bacia Tucano Norte e na Bacia de Jatobá (MAGNAVITA et al., 2003; COSTA et

al., 2007a; 2007b; SILVA et al. 2007). Seu conteúdo fossilífero inclui palinórfos, peixes e ostracodes (ALMEIDA FILHO et al., 2022; REIS et al., 2007; ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2010; AMARAL; BRITO, 2012; TAMURA et al., 2016).

Em sua base, a Formação Marizal apresenta depósitos de arenito, com camadas de lamito e camadas heterolíticas, advindos de sistema fluvial (FREITAS, 2014; ALMEIDA et al., 2015; TAMURA et al., 2016). Uma incursão marinha subsequente é representada por um lamito contendo assembleias fossilíferas.

3.3 Breves considerações acerca da Bacia do Parnaíba

A Bacia do Parnaíba, anteriormente chamada de Bacia do Maranhão, é uma região intracratônica (ALLEN; ARMITAGE, 2012; CORRÊA-MARTINS et al., 2018) com aproximadamente 600.000 km² de extensão (CAMPBELL, 1949; MESNER; WOOLDRIDGE, 1962; 1964; CORRÊA-MARTINS et al., 2018), preenchida por diferentes tipos de rochas sedimentares e magmáticas. Esta área abrange principalmente os estados do Maranhão e Piauí, além de partes menores de outros estados como Ceará, Bahia, Tocantins e Pará (Fig. 10).

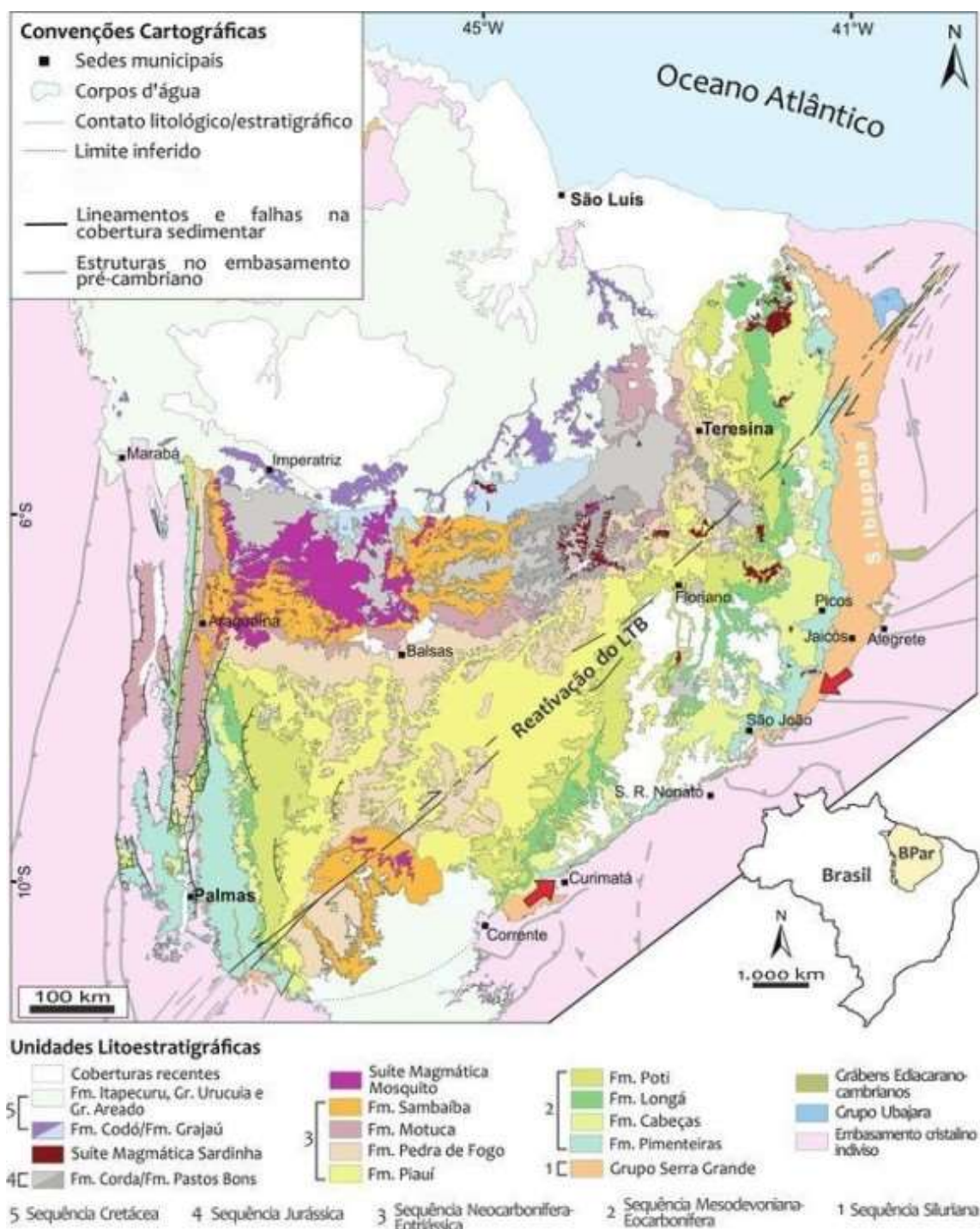


Figura 10 - Mapa geológico da Bacia do Parnaíba. Fonte: Modificado de Lima e Sá (2017)

Os eixos deposicionais da bacia foram controlados pelos lineamentos Marajó-Parnaíba (LMP) e Picos-Santa Inês (LPSI) e pela Zona de Falha Transbrasiliana (ZFT) (Fig. 10) (FORTES, 1978; VAZ et al., 2007; CORRÊA-MARTINS et al., 2018). As rochas, predominantemente siliciclásticas, da bacia são divididas em diferentes ciclos geológicos, no contexto da formação e posterior fragmentação dos supercontinentes Pangea e Gondwana (GÓES; FEIJÓ, 1994; VAZ et al., 2007; LINOL et al., 2016; CORRÊA-MARTINS et al.,

2018). Os ciclos incluem formações do Siluriano (Grupo Serra Grande, formações Ipu, Tinaguá e Jaicós), Mesodevoniano-Eocarbonífero (Grupo Canindé, formações Itaim, Pimenteiras, Cabeças, Longá e Poti), Neocarbonífero-Eotriássico (Grupo Balsas, formações Piauí, Pedra de Fogo, Motuca e Sambaíba), Jurássico (Formação Pastos Bons) e Cretáceo (formações Corda, Grajaú, Codó e Itapecuru) (CORRÊA-MARTINS et al., 2018) (Fig. 10).

3.3.1 Formação Itapecuru

A Formação Itapecuru, inicialmente proposta por Campbell (1949, 1950), foi dividida por este autor em três membros (Serra Negra, Indiferenciado e Boa Vista), possuindo localidade-tipo próxima ao rio Itapecuru, em Itapecuru-Mirim, MA (Fig. 11). Posteriormente, a unidade foi revisada por Mesner e Woolridge (1962; 1964), considerando-a indivisa e predominantemente siliciclástica, depositada em ambientes interpretados como planícies aluvial e fluvial, estuarino e deltaico.

A revisão proposta por estes autores foi bem aceita, recebendo como complemento a interpretação de Lima e Leite (1978) que caracteriza a Formação Itapecuru como sendo resultante de sistema deposicional fluvial, com lagos e planícies de inundação associados, em clima semi-árido (CORRÊA-MARTINS et al., 2019).

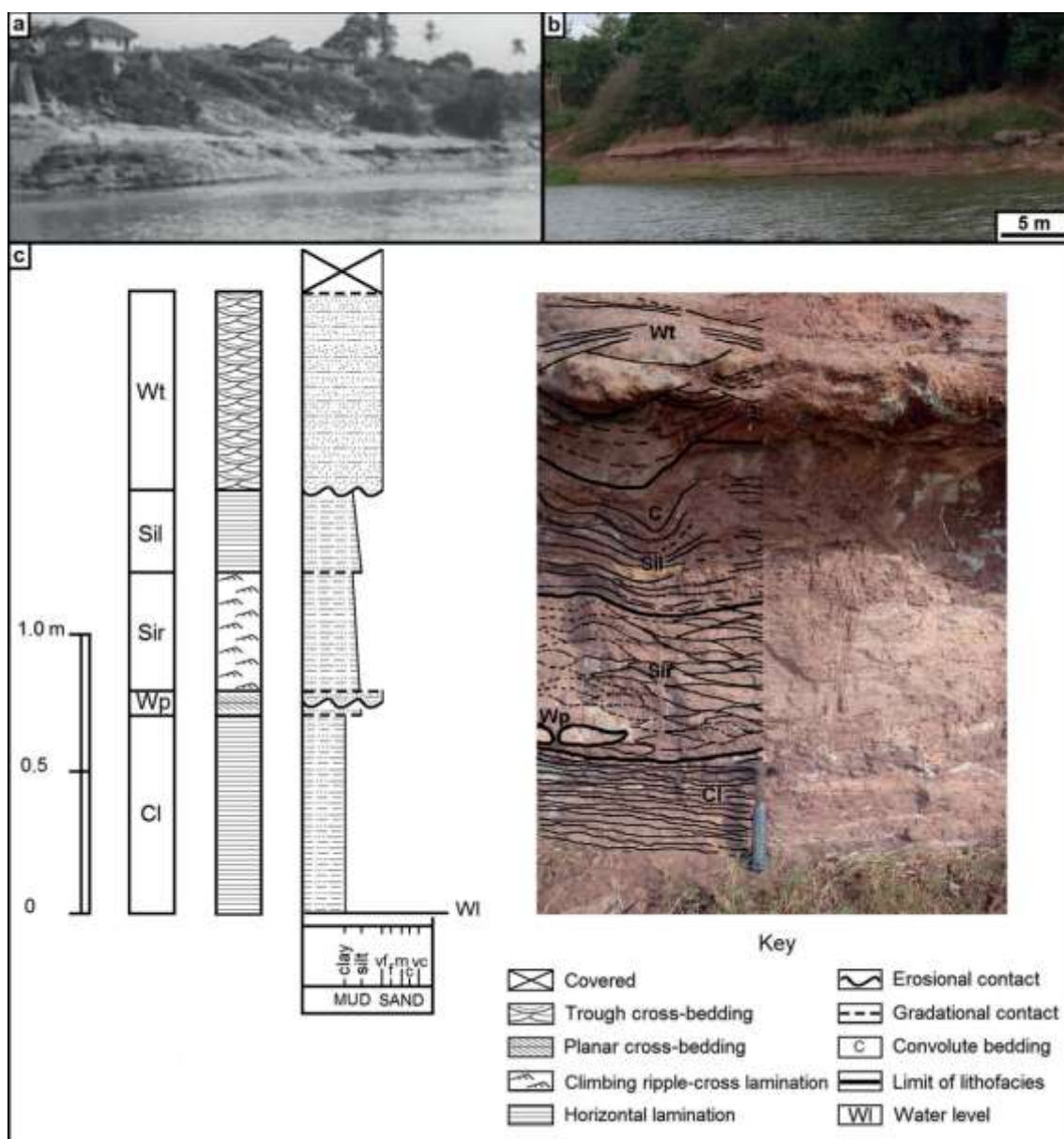


Figura 11 - A. Afloramentos na margem direita do Rio Itapecuru, Itapecuru-Mirim, fotografados por Campbell (1949). B. Os mesmos afloramentos de A, em 2015, fotografados por Corrêa-Martins (2019). C. Dados sedimentológicos e litofácies destacadas. Cl = argilito; Sil = Siltito de laminação horizontal; Sir = Siltito apresentando laminação cruzada com climbing ripples; Wp = Wacke muito fino; Wt = Wacke fino. Fonte: Corrêa-Martins (2019).

No entanto, há interpretações alternativas sugerindo que essas rochas são parte de unidades diferentes da Bacia do Parnaíba, depositadas em ambientes flúvio-deltaicos. Tais questões foram envoltas por acalorado debate, cujo detalhamento foge do escopo intendido pelo presente documento. A fim de se apropriar melhor da discussão recomenda-se a leitura aprofundada de outros trabalhos (e.g., GÓES; COIMBRA, 1996; GÓES; ROSSETTI, 2001; ANAISSE et al., 2001; ROSSETTI; GÓES, 2003; MIRANDA; ROSSETTI, 2006; NASCIMENTO; GÓES, 2007; MENDES; TRUCKENBRODT, 2009).

De qualquer maneira, chama-se atenção para o fato de que, apesar das diferentes interpretações, há uma notável similaridade entre rochas da Formação Itapecuru e rochas descritas para o norte de Grajaú, sugerindo continuidades na sequência deposicional (ROSSETTI; GÓES, 2003; CORRÊA-MARTINS et al., 2018).

4 MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Atividades de campo

4.1.1 Trabalho de campo na Bacia do Araripe

Para a realização da presente pesquisa foi realizado um trabalho de campo com a finalidade de visitar as seções geológicas do Riacho Batateira e Sobradinho, bem como investigar sucessões sotopostas à Formação Crato (i.e., Formação Barbalha). Ressalta-se que, no caso da seção de Sobradinho, seu exame foi impossibilitado pela densa vegetação resultante de um prolongado regime de chuvas na região do município de Jardim. Felizmente, o laboratório contava com um esforço amostral realizado previamente, no início do ano de 2020. Foi possível, no entanto, visitar a seção Batateira, próxima ao município de Crato, na borda leste da bacia, onde o foco da busca foi direcionado aos bivalves micromórficos descritos como *Modiolus?* (SILVA et al., 2024; Apêndice A).

As atividades de campo, somadas à coleção preexistente no Laboratório de Paleozoologia Evolutiva (IBB/UNESP), tornaram disponíveis para estudo 1055 espécimes de *Modiolus?*, que se encontram depositados no Departamento de Biodiversidade e Bioestatística, Setor de Zoologia, com numeração sob o prefixo DZP-.

4.1.2 Visita técnica a coleções museológicas e institucionais

Foram realizadas duas viagens de campo com destino ao Rio de Janeiro, com a finalidade de visitar as coleções de macrofósseis do Museu de Ciências da Terra (MCTer) e do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro (IGEO/UFRJ) e, posteriormente, a coleção de espécies-tipo descrita por White (1887) no Museu Nacional (MNB). O contato com as coleções forneceu pistas para o início de uma investigação acerca de ocorrências de bivalves dulcícolas no cretáceo do estado da Bahia, promovendo avanços em um dos objetivos centrais da pesquisa, isto é, a possibilidade de correlações interbasinais para a realização de reconstruções paleogeográficas mais acuradas. Os resultados produzidos por esta atividade de campo poderão ser visitados em seção subsequente do presente documento.

As fotografias de bivalves das coleções apresentadas foram tiradas com uma câmera DSLR Canon EOS 1100D equipada com lentes 18-55 mm e 105 mm.

4.2 Atividades de laboratório

A maior parte dos espécimes de *Modiolus?* analisados estão pobremente preservados em siltito intemperizado, sendo bastante dificultoso seu isolamento da matriz sedimentar com a utilização de ferramentas de precisão. Para as amostras que ofereciam essa possibilidade, foi utilizado um estereomicroscópio Zeiss Stemi SV 6 para viabilizar a visualização dos pequenos espécimes. Quando possível, moldes foram preparados utilizando massa de cerâmica plástica da marca FIMO, na cor preta, a fim de realçar caracteres internos, tais como cicatrizes musculares, linha palial e charneira. Com a mesma finalidade, alguns espécimes foram pintados com tinta nanquim de cor preta e, posteriormente, impregnados com fumaça proveniente de fitas de magnésio metálico em combustão. Tal procedimento fornece uma coloração acinzentada às amostras e destaca características de elevação na concha, gerando um efeito de contraste na visualização da mesma.

Após os procedimentos acima, cada amostra de mão foi individualmente fotografada com um estereomicroscópio Zeiss Discovery v20, equipado com uma câmera AxioCam mRC, luzes CL600 led e lentes Planapo 1.5x FWD 30 mm, 1.0x 60 mm e Achromat 0.3x FWD 236 mm. As imagens foram então melhoradas utilizando o *software* Adobe Lightroom Classic e, quando necessário, com os *softwares* Adobe Photoshop CC e Corel PhotoPaint X8. Ilustrações e figuras foram preparadas utilizando o CorelDraw X8.

Os espécimes de *Modiolus?* sp. são muito pequenos (< 4 mm) e normalmente representados por conchas articuladas fechadas, com muitas delas preservadas com as valvas arranjadas concordantemente com o plano de acamamento. Isso, juntamente com a frequente e forte compressão das valvas, resulta em vários espécimes articulados fechados enterrados na matriz rochosa de modo que uma das valvas se “insere” na matriz, fazendo com que o exemplar se pareça com uma única valva desarticulada. Logo, essas valvas tornam-se “não-visíveis”, levando a uma subestimação do número de espécimes articulados.

Medidas das conchas foram realizadas de acordo com Stanley (1972) e Kauffman (1973). A maioria dos espécimes são imensuráveis devido à má preservação e à severa compressão das valvas. Para dados relacionados à dimensão destes bivalves, ver a publicação apresentada no Apêndice A (SILVA et al., 2024).

A classificação sistemática segue Bieler et al. (2010) e Silva et al. (2020b) para bivalves de água doce.

4.3 Atividades de gabinete

4.3.1 Levantamento bibliográfico

Foi realizado um extenso levantamento bibliográfico com foco principal em taxonomia, tafonomia e paleoecologia de bivalves dulcícolas, bem como em sedimentologia de ambientes lacustres.

Dado que, quando em comparação com a quantidade de trabalhos que tratam de tafonomia e morfologia funcional (paleoautoecologia) de bivalves marinhos, há uma enorme defasagem em relação aos bivalves dulcícolas, principalmente de ambientes lacustres, buscou-se ao máximo esgotar as referências relacionadas a estas questões — no contexto de ambos os registros fóssil e recente — a fim de nos apropriarmos de um arcabouço teórico robusto para a elaboração de discussões.

Um levantamento bibliográfico também foi realizado no intuito de dar continuidade às investigações acerca das ocorrências de bivalves dulcícolas no estado da Bahia. Tal levantamento viabilizou a elaboração de artigo científico, parcialmente apresentado no Apêndice C.

Além disso, foi realizado contato com a Dra. Katie Collins, curadora da coleção de moluscos bentônicos do Natural History Museum, que contava com as amostras coletadas por Joseph Mawson, superintendente da EFBSF no início do século XX. As amostras foram gentilmente fotografadas por Lucie Goodayle, e contribuíram grandemente para os resultados apresentados nesta Tese de Doutorado, cuja discussão detalhada, tratando-se da presença de bivalves dulcícolas nos arredores da cidade de Salvador (Bacia do Recôncavo), se encontra também no Apêndice C.

4.3.2 Análises tafonômica e paleoautoecológica

Além das referências selecionadas, metodologia e terminologia das análises tafonômicas seguem Kidwell e Holland (1991), Kidwell et al. (1986), Brett & Baird (1986), e Fürsich e Oschmann (1993). São também levados em consideração úteis *insights* fornecidos por trabalhos realizados especificamente em ambientes dulcícolas e/ou lacustres (e.g., ERTHAL et al., 2011; 2015; MARTELLO et al., 2018; TIETZE et al., 2019).

Análises paleoautoecológicas baseiam-se em trabalhos como os de Watters (1994), Sousa da Mata et al. (2019), Goodding et al., (2019) e Levine et al. (2014), além dos clássicos Stanley (1970, 1972, 1981) levando em consideração as várias limitações de possíveis transposições de dados referentes à animais marinhos para a interpretação de um contexto dulcícola. Análises ecológicas a nível de dinâmica populacional seguem Skawina (2013).

Manipulação de dados, elaboração de gráficos, histogramas e análises morfométricas e estatísticas foram conduzidas através do software R 4.3.2 (R CORE TEAM, 2023), equipado com os pacotes ggplot2 (WICKHAM, 2016), ggtext (WILKE, 2022), tidyverse (WICKHAM et al., 2019), dplyr (WICKHAM et al., 2023) e hrbrthemes (RUDIS, 2020).

4.3.3 Integração de Dados

Em relação aos dados tafonômicos, paleoecológicos e sedimentológicos disponíveis, buscou-se tanto uma cuidadosa integração entre si, quanto uma minuciosa interpolação com dados de literatura amplamente levantados, a fim de subsidiar interpretações acerca dos processos deposicionais, condições paleoambientais e paleogeografia da área estudada. A partir disso, confrontaremos as interpretações resultantes com a hipótese de trabalho nas seções subsequentes deste documento.

5 RESULTADOS E BREVE DISCUSSÃO

Ressalta-se aqui que os principais resultados obtidos no âmbito desta pesquisa estão expostos na forma de artigos científicos, onde se encontra discussão aprofundada sobre os temas e problemas investigados e que poderão ser visualizados na seção de Apêndices da presente tese. Tendo isso em vista, a seção abaixo apresentará apenas uma breve ideia de caráter sintético acerca do que é tratado em detalhe em cada um dos artigos científicos.

A essa regra, excetuam-se somente os resultados referentes às análises tafonômicas e paleoecológicas das assembleias de bivalves da Camada Caldas, que serão apresentados em formato monográfico, dado o estágio ainda embrionário de elaboração do artigo referente a esses dados.

5.1 Uma nova assembleia condensada, dominada por bivalves salobros a dulcícolas, na Formação Crato, Aptiano, Bacia do Araripe, nordeste brasileiro, e seus significados paleoambientais

Bivalves dulcícolas do Eocretáceo da Bacia do Araripe eram, até recentemente, descritos apenas para a Camada Caldas (0,85-2 m), Formação Crato (SILVA et al., 2020a; 2020b). No artigo presente no Apêndice A (SILVA et al., 2024) apresentamos a descoberta de uma nova assembleia dominada por bivalves em um siltito situado aproximadamente 30 metros abaixo do limite superior com a Formação Romualdo.

Este novo grupo abrange pequenos indivíduos da espécie *Modiolus?* sp. (SILVA et al., 2024), um táxon tipicamente encontrado em águas salobras, ocorrendo juntamente com *A. elliptica* e *M. bellaradiata*, espécies anteriormente encontradas somente na supracitada Camada Caldas (SILVA et al., 2020a; 2020b; 2024). A nova assembleia encontra-se, ainda, em associação com fragmentos vegetais carbonizados (SILVA et al., 2024).

Os espécimes de *Modiolus?* sp. estão, em sua maioria, articulados, sendo encontrados isoladamente ou em grupos. Alguns bivalves dulcícolas das outras espécies também se encontram articulados. Esta malacofauna viveu em uma baía de salinidade variável, muito provavelmente submetida a rápidas mudanças eustáticas e climáticas. Isso viabilizou a coexistência de diversas espécies que, por sua vez, formaram uma assembleia resultante de condensação ambiental

(FÜRSICH; KAUFFMAN, 1984). A descoberta destes bivalves amplia de maneira significativa suas distribuições vertical e temporal dentro da Formação Crato (SILVA et al., 2024; Apêndice A).

5.2 O Efeito Lázaro e o retrabalhamento de conchas de moluscos em depósitos influenciados por marés na Formação Romualdo, Aptiano/Albiano, Bacia do Araripe, Brasil

A Formação Romualdo apresenta em seu registro três notáveis eventos de ingressões marinhas e muito do conhecimento paleontológico acerca da unidade advém de fósseis encontrados em fácies marinhas transgressivas (CUSTÓDIO et al., 2017; FÜRSICH et al., 2019; BOM et al., 2021; RODRIGUES et al., 2020, 2022). No entanto, há escassez de informações sobre fósseis nos depósitos continentais-costeiros superiores, devido à cobertura por depósitos pós-Cretáceos ou à erosão precedente à deposição das formações sobrejacentes (i.e., Araripina e Exu).

Na seção de Sobradinho em Jardim, Ceará, depósitos costeiros dominados por maré se encontram preservados e contêm uma nova assembleia de invertebrados que foi encontrada em argilitos e conglomerados. Esta assembleia inclui bivalves marinhos e de águas salobras (i.e., *Australoeocallista juazeiroi*, *Legumen kaririense*) (GUERRINI et al., 2024), bem como espécies exclusivas de água doce anteriormente conhecidas apenas para a Formação Crato (i.e., *C. novaolindensis*, *A. elliptica* e *M. bellaradiata*) (SILVA et al., 2020a; 2020b).

Os fósseis apresentam padrão de preservação semelhante (i.e., moldes com restos de concha), alguns tendo sido preservados articulados e contendo o mesmo preenchimento sedimentar que o encontrado na matriz da rocha, tendo sido todos os espécimes preservados em depósitos de canal de maré. Isso sugere que os bivalves dulcícolas não são meros artefatos retrabalhados a partir da Formação Crato e então refossilizados na Formação Romualdo, mas que, de fato, de acordo com seu padrão de fossilização, prosperaram nos sistemas fluviais e costeiros de baixa salinidade da Bacia do Araripe durante a deposição da Formação Romualdo, entretanto seu registro foi perdido ou não preservado. Isso amplia significativamente a distribuição vertical dessas espécies dentro da

unidade. (SILVA et al., 2020a; 2020b; VAREJÃO et al., 2021a; 2021b) (Apêndice B).

5.3 *Moluscos bivalves dos depósitos Eocretácicos da Bahia e Maranhão: insights acerca da história natural de mexilhões dulcícolas no nordeste brasileiro*

A atual compreensão das faunas dominadas por bivalves dulcícolas no território brasileiro durante eras pré-Cenozóicas é bastante limitada, apesar de sua riqueza. No artigo apresentado no Apêndice C, descrevemos e/ou redescrevemos a malacofauna dulcícola do Berriasiano-Albiano do nordeste brasileiro, revelando uma composição faunística diversa, contendo táxons como Sphaeriida, Trigoniida e Unionida (Apêndice C).

O Conglomerado Mont Serrat, Formação Salvador (Berriasiano-Barremiano) apresenta uma fauna diversificada, incluindo *Mycetopoda* e *Anodontites*? (Apêndice C, fig. 5), em associação com *Cratonaia* e *Musculiopsis*? (Apêndice C, fig. 3, 6), sugerindo uma mixórdia de influências Gondwânicas e Laurasianas, provavelmente tendo prosperado em fluxos de água efêmeros e lagos de planícies de inundação próximos a leques deltaicos (Apêndice C).

Além disso, gêneros previamente tidos como endêmicos da Camada Caldas, Formação Crato, Bacia do Araripe (SILVA et al., 2020a; 2020b), tiveram sua distribuição geográfica significativamente expandida, tendo *Araripenaia* sido encontrada na Formação Marizal (Aptiano), Bacia Tucano, Bahia; e *Cratonaia* e *Monginellopsis* reportados para a Formação Itapecuru (Aptiano-Albiano), Bacia do Parnaíba, Maranhão. Outrossim, as ocorrências previamente sugeridas do gênero *Sphaerium* e *Anodonta* para a Formação Marizal (WHITE, 1887; MELO JÚNIOR; OLIVEIRA, 1939) foram rejeitadas, tendo em vista que os supostos exemplares de *Sphaerium*, na verdade, se tratam de conchas de Spinicaudata, enquanto que *Anodonta* é, na verdade, *Araripenaia* (ver Apêndice C).

Estes bivalves, tipicamente associados a depósitos siliciclásticos de granulação fina, sugerem uma dispersão através de sistemas fluviais interconectados em redes de drenagem que abrangem diferentes bacias sedimentares. Notavelmente, estas faunas Eocretáceas diferem substancialmente das normalmente encontradas ao sudeste brasileiro (e.g., Grupo Bauru) (VAN DAMME et al., 2015).

Ademais, apesar das conexões entre a América do Sul e o norte africano existentes durante o Cretáceo Inferior, espécies de bivalves dulcícolas não são compartilhadas entre os continentes. Estes resultados representam um verdadeiro lampejo sobre a diversidade de malacofaunas dulcícolas que existiram em um intervalo de tempo contemporâneo às faunas dominadas por bivalves preservadas nas coquinas do pré-sal, as quais, em contraste, possuem uma composição taxonômica pobremente compreendida.

5.4 Aspectos tafonômicos dos bivalves dulcícolas da Camada Caldas

Foram analisados 396 espécimes, incluindo tanto espécimes coletados e armazenados na coleção do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva (Instituto de Biociências/UNESP-Botucatu), quanto aqueles cujos atributos tafonômicos foram registrados em campo, mas não foram coletados e catalogados em coleção. Destes, 306 espécimes pertencem à espécie *Araripenaia elliptica*, 50 à *Monginellopsis bellaradiata*, 39 à *Cratonaia novaolindensis* e 1 indeterminada.

Dentre os espécimes observados, um total de 138 (~35%) ocorrem desarticulados, e, dos articulados (i.e., 258; ~65%), 194 (~49%) ocorrem com as conchas articuladas abertas (*butterfly*), e 64 (~16%) articulados fechados (Fig. 12) (Tabela 1).

Location	Single valves	Butterfly-shells	Closed shells	Total
Três Irmãos	60	40	42	142
Batateira	37	96	15	148
Caldas	27	38	5	70
Estiva	14	20	2	36
Total	138	194	64	396

Tabela 1 - Dados referentes à articulação dos espécimes analisados, por localidade. Nota-se uma predominância de indivíduos ocorrendo articulados abertos (i.e., *butterfly*)



Figura 12. Histograma mostrando os diferentes estados de articulação dos espécimes de bivalves analisados. Notar a predominância de espécimes articulados abertos, i.e., *butterfly*. Fonte: Elaborado pelo autor.

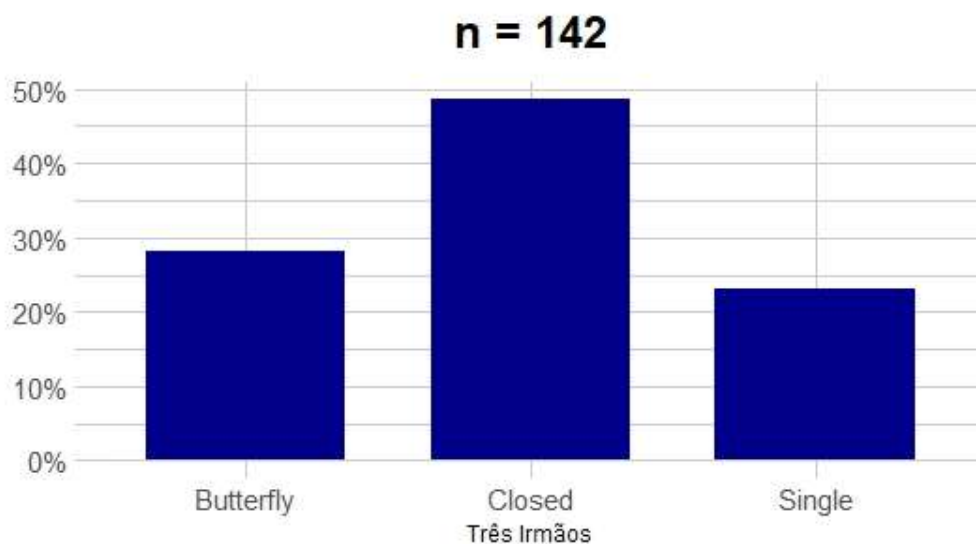


Figura 13. Articulação dos bivalves da localidade de Três Irmãos, considerando todas as três espécies encontradas. Fonte: Elaborado pelo autor.

No caso dos bivalves desarticulados, não ocorrem grandes desvios entre a presença de valvas direitas ou esquerdas, principalmente considerando os

dados gerais de todas as localidades, onde a proporção é bem próxima de 1:1 (Tab. 2).

Location	L/R Ratio (Left/Right)
Batateira	1:1.54
Três Irmãos (All species)	1:0.82
Três Irmãos (<i>Araripenaia</i> only)	1:0.33
Estiva	1:1.5
Caldas	1:0.78
Geral (All localities)	1:0.9

Tabela 2. Proporção de conchas desarticuladas esquerdas e direitas em todas as localidades, e em um contexto geral. Não ocorrem grandes desvios na razão L/R, sendo o maior deles observado nos espécimes de *Araripenaia* da localidade de Três Irmãos.

Considerando a localidade de Três Irmãos em específico, foi analisado um total de 142 espécimes, dentre as quais 53 (~37%) pertencem à espécie *A. elliptica*, 50 à espécie *M. bellaradiata* (~35%) e 39 à espécie *C. novaolindensis* (~28%). Destas, 60 (~42%) ocorreram desarticuladas, sendo 33 delas valvas esquerdas, e 27 valvas direitas, uma razão L/R de 1:0.82 (Tab. 2); 40 (~28%) articuladas abertas (i.e., *butterfly*), e 42 (~29%) articuladas fechadas (Fig. 13) (Tab. 1). Ressalta-se que esta é a única localidade na qual as três espécies ocorrem, sendo todas as outras localidades caracterizadas por assembleias monoespecíficas de *A. elliptica*. Por esse motivo, a fim de comparar as quatro localidades entre si, consideramos apenas as ocorrências de *A. elliptica*.

Na localidade de Batateira, um total de 148 espécimes tiveram seus atributos tafonômicos observados (Fig. 14A). Destas, 37 (25%) estavam desarticuladas, sendo 13 valvas esquerdas e 20 valvas direitas, ou seja, apresentando uma razão L/R de 1:1.54 (Tab. 2); 96 (~65%) articuladas abertas, e somente 15 (~10%) articuladas fechadas. É notável a ampla predominância de conchas preservadas em *butterfly* (Tab. 1).

Na localidade Caldas, por sua vez, houve um n de 70 espécimes avaliados (Fig. 14B), dos quais 27 (~38%) estavam desarticulados, sendo 11 valvas esquerdas e 14 valvas direitas, em uma razão L/R de 1:0.78 (Tab. 2); 38 espécimes articuladas abertas (~54%), e 5 (~7%) articuladas fechadas. Mais

uma vez, predominaram as conchas preservadas em *butterfly*, sendo elas mais de metade dos espécimes observados (Tab. 1).

Em Três Irmãos, considerando apenas o conjunto de espécimes pertencentes à espécie *A. elliptica*, do total de 53 espécimes (Fig. 14C), 12 estão desarticulados (~23%), sendo 9 valvas esquerdas e 3 valvas direitas, em uma proporção L/R de 1:0.3 (Tab. 2); 32 espécimes estão articulados abertos (~32%), e apenas 9 (~17%) articuladas fechadas. Novamente, é predominante a presença de bivalves articulados abertos, ou em *butterfly* (Tab. 1).

Finalmente, a localidade de Estiva é a que apresenta menor abundância de espécimes, com um total de 36 amostras observadas (Fig. 14D). Destas, 14 estão articuladas abertas, sendo 6 valvas esquerdas e 9 valvas direitas, em uma proporção de 1:1.5 (Tab. 2); 20 preservadas em *butterfly* (~55%), e 2 (~5%) articuladas fechadas. Mesmo na localidade com menor abundância de bivalves, os indivíduos preservados com articulação aberta continuam constituindo mais do que metade da assembleia (Tab. 1).

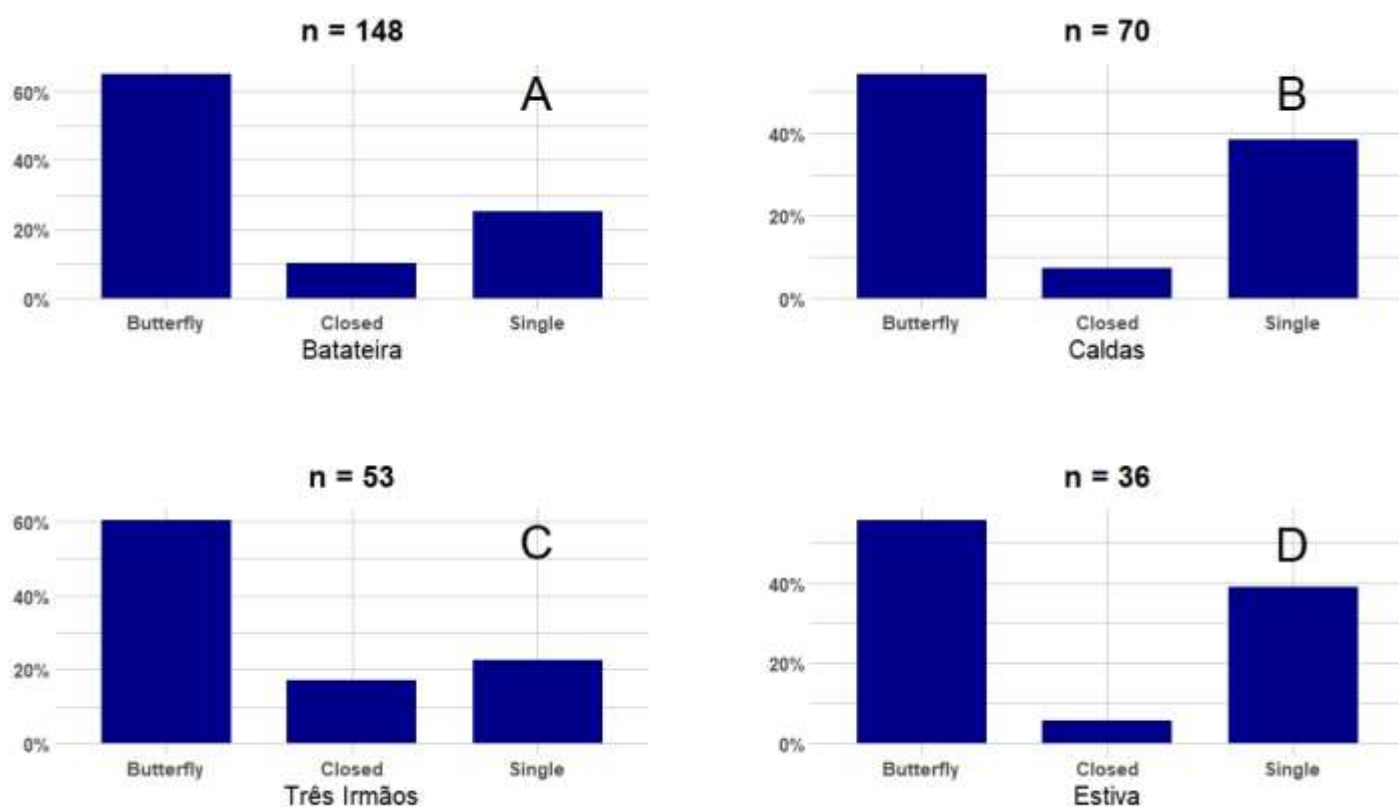


Figura 14. Histogramas demonstrando os estados de articulação dos bivalves nas assembleias de *A. elliptica* observadas em cada localidade. Notar a predominância de conchas articuladas abertas (i.e., *butterfly*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Em se tratando do arranjo tridimensional dos espécimes na matriz sedimentar, os dados registrados também se limitam às assembleias monoespecíficas de *A. elliptica*, onde a maioria das observações foram realizadas em campo, sem a coleta e inserção dos espécimes na coleção que havia sido utilizada para estudos de sistemática. Para esta variável, existe um universo de 177 observações de campo, sendo 77 para a localidade de Batateira, 65 para a localidade Caldas e 35 em Estiva. Não existem dados disponíveis para a localidade de Três Irmãos devido ao fato de que neste afloramento não foi possível a observação de espécimes orientados por limitações da exposição e de dureza da rocha.

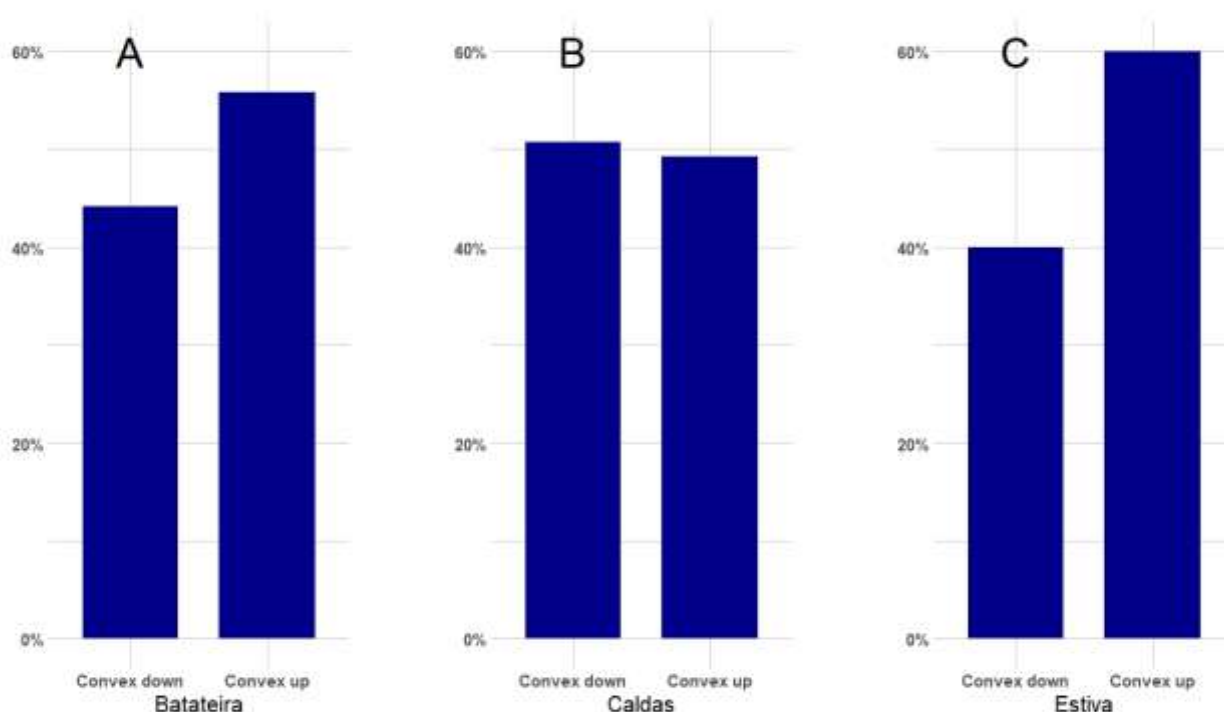


Figura 15. Convexidade dos espécimes observados em três localidades. Notar predominância de convexidade para cima nas localidades de Batateira e Estiva. Fonte: Elaborado pelo autor.

Na localidade de Batateira, dos 77 espécimes observados, 43 (~56%) se apresentam arranjados com a convexidade voltada para cima, e 34 (~44%) para baixo (Fig.15A). Em Caldas, por sua vez, foram observados 32 espécimes com convexidade para cima (~49%) e 33 (~51%) com convexidade para baixo (Fig. 15B). Finalmente, na localidade de Estiva, 21 apresentaram convexidade para cima (60%) e 14 (40%) para baixo (Fig. 15C). É notável a predominância de conchas ocorrendo com a convexidade para cima, exceto na localidade Caldas, que apresenta pouca diferença entre as duas possibilidades desta variável (Tab. 3).

Considerando o total de 177 observações, 96 ocorrem com a convexidade para cima (~54%) e 81 com a convexidade para baixo (~46%) (Fig. 16) (Tab. 3).

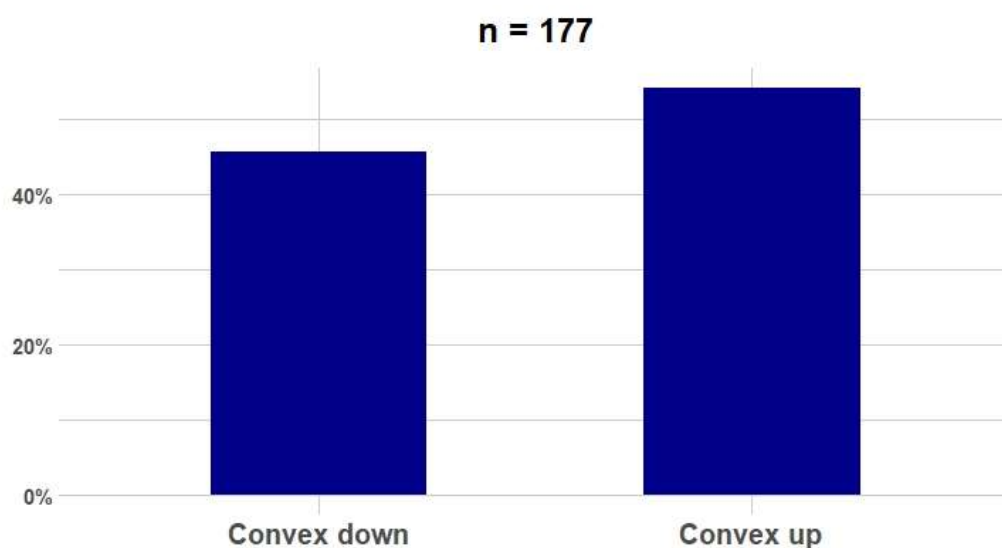


Figura 16. Dados de convexidade dos espécimes observados em campo, considerando todas as localidades. É notável uma predominância de indivíduos ocorrendo com a convexidade para cima. Fonte: Elaborado pelo autor.

Location			
	Convex-up	Convex-down	Total
Batateira	43	34	77
Caldas	32	33	65
Estiva	21	14	35
Total	96	81	177

Tabela 3. Tabela contendo os dados referentes à convexidade dos espécimes de *Araripenaia elliptica*. Notar a predominância de espécimes ocorrendo com a convexidade para cima.

5.5 Aspectos paleoecológicos dos bivalves dulcícolas da Camada Caldas

No concernente aos aspectos paleoecológicos destes animais, os principais atributos observados foram aqueles relacionados à distribuição da frequência de tamanhos, em especial dos espécimes de *A. elliptica*. Isso se deve ao fato de que, devido ao estado de preservação dos exemplares, possuímos os dados dimensionais de 135 espécimes desta espécie, enquanto somente 16 de

C. novaolindensis e 5 de *M. bellaradiata*. Por este motivo, nesta seção, serão apresentados apenas as análises de dados referentes à espécie *A. elliptica*.

Espécimes de *A. elliptica* menores do que 13 mm estão ausentes em todas as localidades (Figs. 17 e 18). Indivíduos mais comumente variam entre 20 e 30 mm de comprimento, com pico em aproximadamente 26 mm. A distribuição de frequência de tamanhos parece ser levemente bimodal, com o segundo pico entre 28 e 30 mm. A maior concha encontrada apresenta 35 mm de comprimento, e advém da localidade Estiva.

Em todas as localidades a relação entre comprimento e altura das conchas é praticamente linear. As razões comprimento/altura variam entre 0.38 e 0.43, com desvios-padrão variando entre 0.04 e 0.08 (Fig. 19).

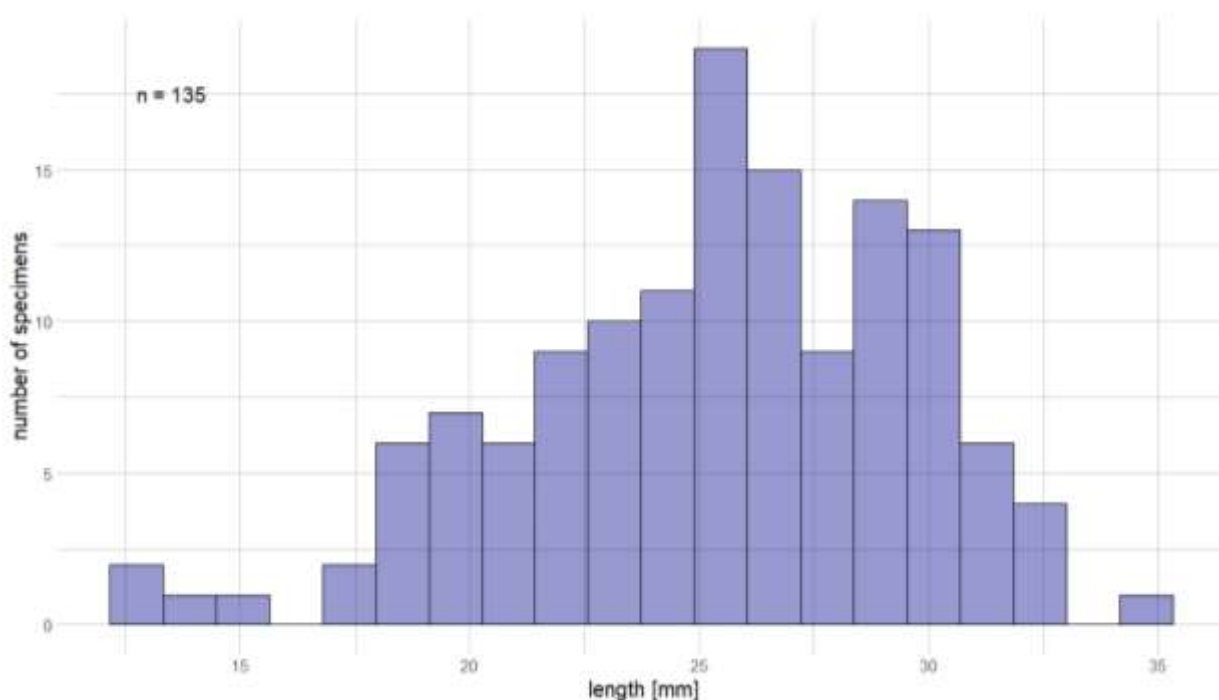


Figura 17. Distribuições de frequência de tamanho dos espécimes de *A. elliptica* considerando todas as localidades. Fonte: Elaborado pelo autor.

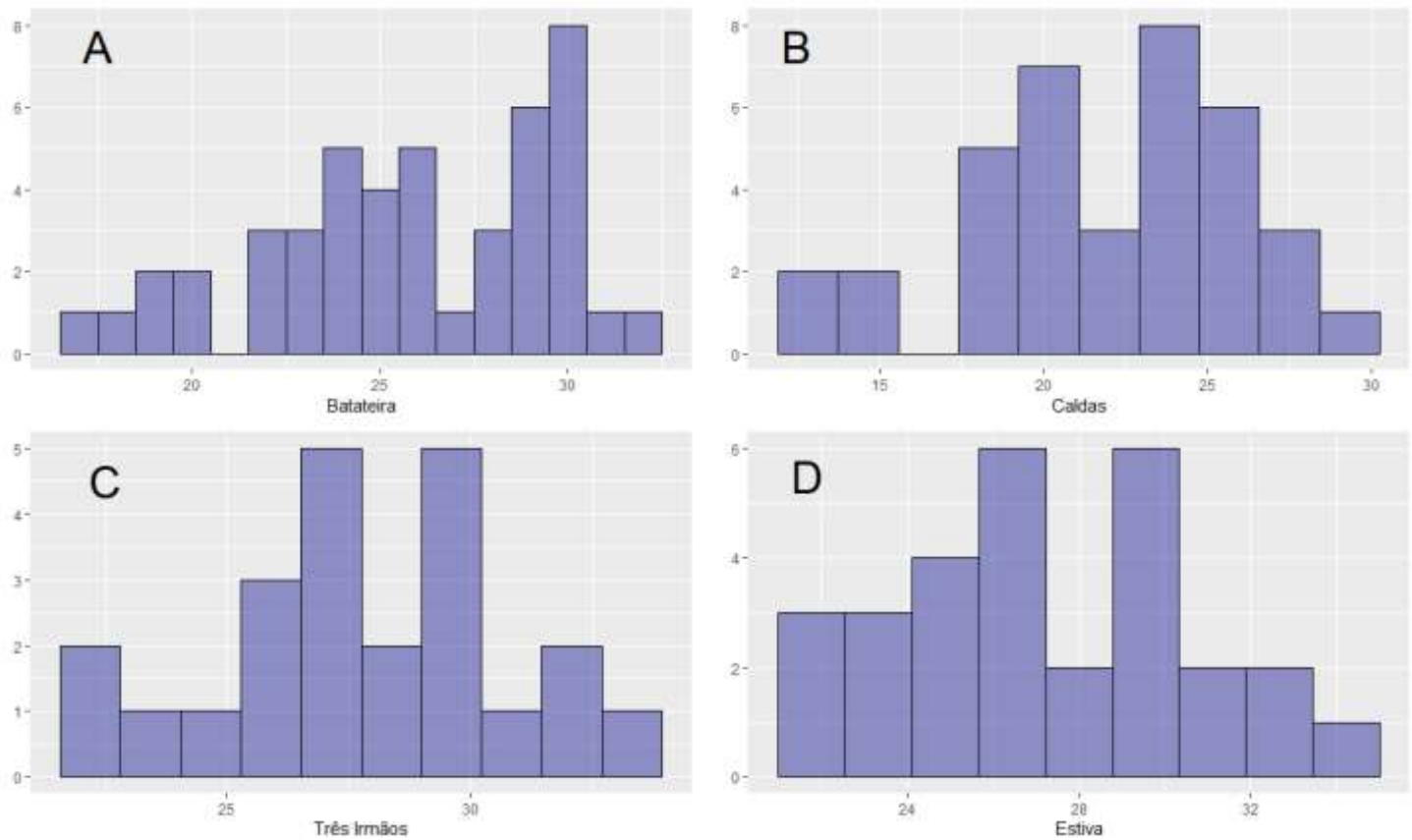


Figura 18. Distribuição de frequência de tamanho dos indivíduos de *A. elliptica* observados, em suas localidades particulares (A — Batateira, B — Caldas, C — Três Irmãos, D — Estiva). Fonte: Elaborado pelo autor.

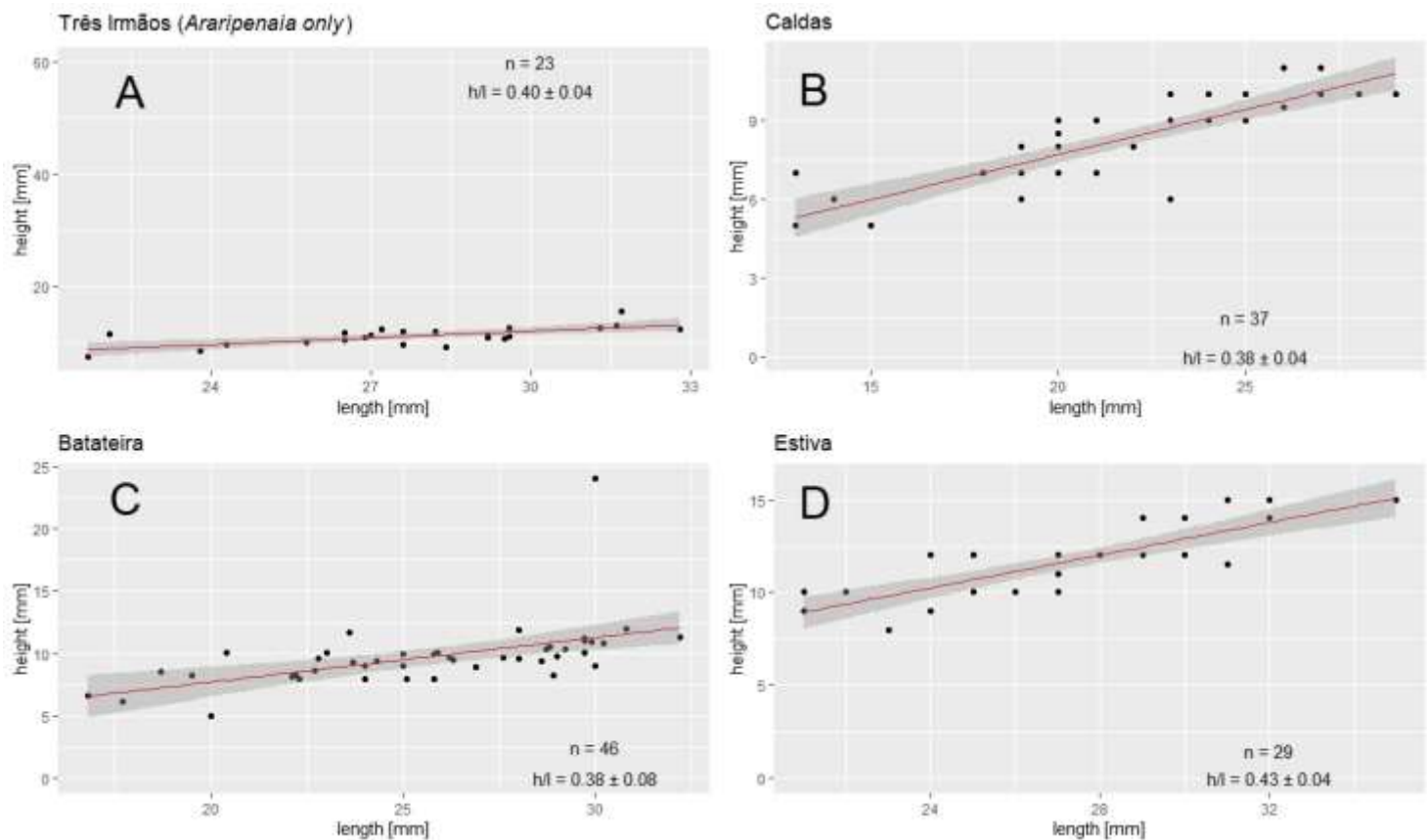


Figura 19. Gráficos de dispersão demonstrando os comprimentos de concha observados em *A. elliptica* e sua variabilidade em cada localidade em particular. A linha vermelha indica o valor médio da razão comprimento/altura; áreas em sombreado cinza marcam o desvio-padrão em relação à média. A. Três Irmãos. B. Caldas. C. Batateira. D. Estiva. Fonte: Elaborado pelo autor.

5.6 Decifrando os registros de bivalves dulcícolas da Camada Caldas: revisão bibliográfica e interpolação de dados

Nesta seção será apresentada uma revisão bibliográfica comentada, interpolando os dados obtidos e apresentados nas seções anteriores com um minucioso levantamento realizado durante a decorrência da pesquisa.

Os principais temas abordados serão morfofuncionalidade (i.e., paleoautoecologia), paleoecologia a nível populacional, tafonomia e sedimentologia. Ressalta-se a escassez de referências sobre esses temas tendo a paleontologia de bivalves dulcícolas como eixo central de estudo, especialmente quando em comparação a bivalves de água salgada. Mais escassas ainda são referências que tratem especificamente de ambientes/paleoambientes lacustres. Devido a esse fato, lançar-se-á mão de diversos trabalhos que não necessariamente tratam de bivalves lacustres, mas também, por exemplo, de malacofaunas fluviais. Aliado a isso, serão incluídos dados do registro recente, para além do registro paleontológico — para tal, recorreremos a Good (2004), que atenta para o fato de que unionídeos são “taxonomicamente conservadores”⁵, o que faz deles excelentes ferramentas para interpretações paleoecológicas através de analogias com organismos modernos.

5.6.1 Análise morfofuncional (i.e., Paleoautoecologia)

Em Sousa da Mata et al. (2019), os autores debatem a variação morfológica de conchas de bivalves dulcícolas recentes entre os diferentes microambientes de um rio. Nesse trabalho, é discutido o fato de conchas alongadas e lateralmente comprimidas (como *A. elliptica*) tenderem a ser encontradas em nascentes turbulentas com sedimentos mais grossos, enquanto conchas mais “inchadas” e infladas (tais como *C. novaolindensis* e *M. bellaradiata*) ocorrem em partes mais baixas e largas de rios, com sedimento fino e fluxo laminar (ORTMANN, 1920; EAGAR, 1978). Além disso, tamanho e formato de conchas parecem estar intimamente associados com escavação e deslocamento (LEVINE et al., 2014) que, por sua vez, depende da composição faunística da assembleia de bivalves (ALLEN; VAUGHN, 2009), sinalizando para

⁵ Tradução livre de “taxonomically conservative” no original.

a importância de uma análise paleoecológica a nível de população para a real compreensão do paleoambiente estudado.

Além disso, a alta plasticidade morfológica dos bivalves da ordem Unionida está diretamente relacionada com as condições físico-químicas dos habitats, bem como a disponibilidade de alimentos. Dito isso, em se tratando de moluscos dulcícolas, a plasticidade fenotípica que surge de condições ambientais pode estar associada a fatos tais como diferenças em altitude e isolamento geográfico (FASSATOUI et al., 2014), velocidade da água (BALLA; WALKER, 1991; ZAJAC et al., 2017), profundidade (CLAXTON et al., 1998), tamanho da partícula no substrato (HORNBAACH et al., 2010) e tipo de substrato (WATTERS, 1994), além de idade (GUARNERI et al., 2014), sexo e quantidade de parasitas (ZIERITZ; ALDRIDGE, 2011). Percebe-se então como é alta a quantidade de parâmetros que influenciam diretamente na morfologia de bivalves da ordem Unionida. Levando em consideração esse fato, e a possibilidade de convergência morfológica, no sentido de haver diferentes morfologias que se adaptam a um mesmo ambiente, ou mesmas morfologias que servem para mais de um ambiente, nota-se o verdadeiro desafio que se constitui a tentativa de caracterizar um paleoambiente a partir da paleoautoecologia de unionóides.

Goodding et al. (2019), por sua vez, realizou uma comparação das distribuições de conchas ornamentadas e não-ornamentadas em ambientes com variações hidráulicas e de substrato. A espécie ornamentada (i.e., *Tritogonia verrucosa*) foi encontrada mais frequentemente em ambientes com atributos ambientais relacionados a substratos com granulação mais grossa e fluxo mais turbulento, e com altas tensões de cisalhamento.

Além disso, Goodding et al. (2019) também observou que espécies não-ornamentadas são generalistas (BARTSCH et al., 2010) e ocorrem em várias localidades. Isso levanta o questionamento: *C. novaolindensis*, uma espécie não-ornamentada, poderia ser uma espécie generalista e, portanto, estar presente em mais localidades? Conforme já apresentado, sabemos que, de fato, a espécie se encontra presente tanto em outras unidades do Grupo Santana (i.e., Formação Romualdo, Apêndice B), como também em outras bacias sedimentares do nordeste brasileiro (i.e., Bacia do Parnaíba, Apêndice C).

Levine et al. (2014) buscaram analisar o suposto *trade-off* entre a habilidade de escavação de um bivalve dulcícola e a permanência estacionária quando uma força extrínseca tenta desalojar o animal do substrato onde está enterrado. Hornbach et al. (2010) reportaram que os moluscos com conchas mais ornamentadas estavam associados com áreas que recebem grandes quantidades de descarga e com substrato mais fino, quando em comparação com bivalves não-ornamentados. Allen e Vaughn (2009), por sua vez, descobriram que bivalves ornamentados não escavam mais profundamente que os outros, então a escultura não serviria para facilitar a escavação, mas sim para “manter a posição”, para ancoragem, daí o *trade-off*. Isso levanta mais um questionamento para o contexto dos bivalves da Formação Crato, Camada Caldas: qual seria o modo de vida destes animais? Seriam eles escavadores rasos, dado que duas espécies são francamente ornamentadas (i.e., *A. elliptica* e *M. bellaradiata*), e que as conchas não apresentam aberturas comissurais (i.e., *gap* sifonal)? De acordo com Skawina (2013), a profundidade de escavação dos unionóides depende do seu estágio ontogenético, com juvenis escavando mais profundamente (até 50 cm) do que os adultos que, por sua vez, permanecem tipicamente próximos à superfície para se alimentarem e se reproduzirem (PIECHOCKI, 1969; BAUER, 2001; SCHWALB; PUSCH, 2007). Além disso, estes animais colaboram de modo crucial para a bioturbação dos depósitos em que habitam, sendo todos esses dados que vão ao encontro do observado para os bivalves da Camada Caldas (SILVA et al., 2020a; 2020b; VAREJÃO et al., 2021a).

Hornbach et al. (2010) notaram ainda que espécies de maior obesidade (i.e., razão altura/espessura da concha) se ancoram melhor junto ao fundo. Observaram também que a escavação é afetada pelo tamanho e formato da concha, mas não pela sua ornamentação. Existe uma relação significativa para todas as dimensões (exceto largura) e a velocidade de escavação observada. A mesma observação é válida para a força necessária para desalojar o animal. Os autores também reportam que as conchas menores se enterram mais rápido.

A hipótese de um suposto *trade-off* entre a habilidade de escavação e sua permanência estacionária durante a atuação de uma força extrínseca não resistiu aos testes a quais foi submetida (LEVINE et al., 2014, tab. 1, figs. 2, 3 e 6). No entanto os autores destacam que analisaram somente os movimentos

verticais de escavação, não os laterais e nem rotacionais. Além disso, somente levaram em consideração um tipo específico de escultura de concha, logo, outros tipos de ornamentação poderão apresentar resultados diferentes. Concluem então que é necessário colocar essas ornamentações em um contexto de substrato (e.g., HORNBACH et al., 2010; DI MAIO; CORKUM, 1997), e que grandes comprimentos na verdade atrapalham a ancoragem dos bivalves, o que levanta ainda mais um questionamento: *A. elliptica* teria então uma ornamentação divaricada para compensar seu grande comprimento? Já *C. novaolindensis* seria “lisa” por não apresentar esse comprimento e, portanto, não precisar desenvolver mecanismos compensatórios para manter a eficiência de sua ancoragem?

Este tipo de estudo sugere que (i) há uma relação complexa entre padrões de fluxo de água, ancoragem e escavação; (ii) podem haver outras pressões seletivas favorecendo a presença/ausência de ornamentação, além de ancoragem e escavação, como, por exemplo, se colocar em posição para atrair peixes hospedeiros, ou plasticidade fenotípica resultante da disponibilidade de alimentos, ambas características típicas de bivalves unionóides. Finalmente, Hornbach et al. (2010) também observaram que espécies mais obesas e esféricas são encontradas em áreas com fluxos maiores de água. A seleção pode, portanto, favorecer bivalves alongados (tais como *A. elliptica*) somente se o risco de desalojamento for baixo (i.e., locais com baixa energia), o que também corrobora com o que observamos na Camada Caldas.

5.6.2 Paleoecologia populacional

De acordo com Good (2004), a *obesidade* de um bivalve dulcícola está positivamente correlacionada com a intensificação da energia de um sistema fluvial, e inversamente correlacionada com velocidade de fluxo. Isto ocorreria porque bivalves menos obesos podem escavar com maior rapidez e assim se protegerem de desalojamento. O *comprimento* por sua vez, está positivamente correlacionado com a energia do sistema fluvial e o grau de proteção de correntes em habitats bentônicos de sistemas lacustres. Já a *altura* da concha está negativamente correlacionada com a velocidade de fluxo, com alturas maiores sendo mais desenvolvidas em ambientes lacustres protegidos. Finalmente, a *espessura* da concha geralmente aumenta juntamente com a

velocidade da água do habitat, logo, unionídeos fluviais teriam conchas mais espessas do que indivíduos lacustres. Estes dados levantam uma série de questionamentos para o contexto dos bivalves da Formação Crato, Camada Caldas: (i) até que ponto as observações acerca de obesidade seriam extrapoláveis para ambientes lacustres?; (ii) haveriam diferenças entre esses parâmetros nas diferentes localidades do lago que deu origem à Camada Caldas?; (iii) as conchas de maior comprimento pertencem à espécie *A. elliptica*, a única presente em todas as localidades estudadas. Isso poderia denotar proteção de correntes?; (iv) essas interpretações fazem sentido ou não seriam aplicáveis para o contexto da Camada Caldas?

Levando em consideração ambientes recentes, condições tróficas são mais relevantes para controlar a distribuição de bivalves do que condições físicas, químicas e de substrato (FRANCESCO et al., 2019). É muito provável que haja uma diferença trófica entre as diferentes localidades da Camada Caldas.

Além disso, dados referentes à distribuição de frequência de tamanhos (Fig. 18) sugerem que indivíduos pertencentes a classes distintas de tamanho são preservados juntos, apontando para a possível coexistência de diferentes gerações de bivalves. Associações monoespecíficas são, em geral, indicadoras de condições paleoambientais caracterizadas por alto estresse ambiental. As diferenças de diversidade entre as diferentes localidades estão, provavelmente, refletindo mudanças em parâmetros paleoambientais (e.g., energia, profundidade, taxa de sedimentação, disponibilidade de alimentos, taxa de oxigenação). Por exemplo, unionídeos fósseis são interpretados como sendo suspensívoros ativos, que exigem águas limpas e bem-oxigenadas (GOOD, 2004). Logo, poderiam a diversidade e abundância das associações de bivalves na localidade de Nova Olinda estarem refletindo variações nestes parâmetros paleoambientais?

Por último, chamamos atenção para o fato de que todas as medidas morfométricas realizadas em *A. elliptica* apontam para uma relação linear entre altura e comprimento (Fig. 19), com baixa variação (diferença máxima de 0.05) e distribuições semelhantes em todas as localidades. Todos os dados também demonstram valores baixos de desvio-padrão em relação às médias. As poucas medições que se dispersaram para longe dos valores médios (como observado em 19C), muito provavelmente refletem deformações por atividade diagenética.

Dito isso, pode-se dizer que é observado um padrão isométrico de crescimento destes bivalves (SKAWINA, 2013).

5.6.3 Tafonomia

Em Francesco et al. (2019), ao contrário do esperado, os autores observaram nos pampas argentinos uma melhor preservação das conchas em ambientes com maiores níveis de energia. Para os autores, então, fatores biológicos como atividade microbiana, produtividade, decaimento de matéria orgânica e respiração seriam muito mais atuantes na dissolução das conchas do que a energia do meio, visto que esses fatores podem gerar muito CO₂ e favorecer a dissolução das conchas. O sistema de dissolução teria ainda um *feedback* positivo, pois as próprias moléculas resultantes da decomposição de um indivíduo favoreceriam a decomposição dos outros à sua volta.

Além disso, estes autores também observaram que, sob a IAS, a destruição das conchas aumenta e a riqueza diminui com o aumento da profundidade. A dissolução é mais intensa na porção mais rasa do sistema, por possuir maior teor de matéria orgânica. Por este motivo, determinaram a Zona Tafonomicamente Ativa (ZTA) do ambiente de água doce como sendo de ca. 10 cm. Se os bivalves da Formação Crato ficaram pouco tempo expostos à ZTA, poderiam então terem sido abruptamente soterrados por pelo menos 10 cm de sedimento.

Todas estas observações levantam os seguintes questionamentos para o contexto dos bivalves da Formação Crato, Camada Caldas: (i) poderia haver uma diferença de atividade microbiana entre as localidades da Camada, explicando assim as diferenças de espécies preservadas, principalmente quando se compara Três Irmãos com as outras localidades?; (ii) o caso de *A. elliptica*, que apresenta notável predominância de indivíduos preservados articulados abertos (i.e., *butterfly*), poderia ser explicado desta maneira, e conforme descrito em Fürsich e Pandey (1999), Skawina (2010, 2013) e Donovan (2011)? É necessário levar em conta, no entanto, que o ambiente sedimentar nos pampas modernos não é totalmente extrapolável para o caso em estudo.

Francesco et al. (2019) também dividem o ambiente lacustre em 3 zonas (Fig. 20):

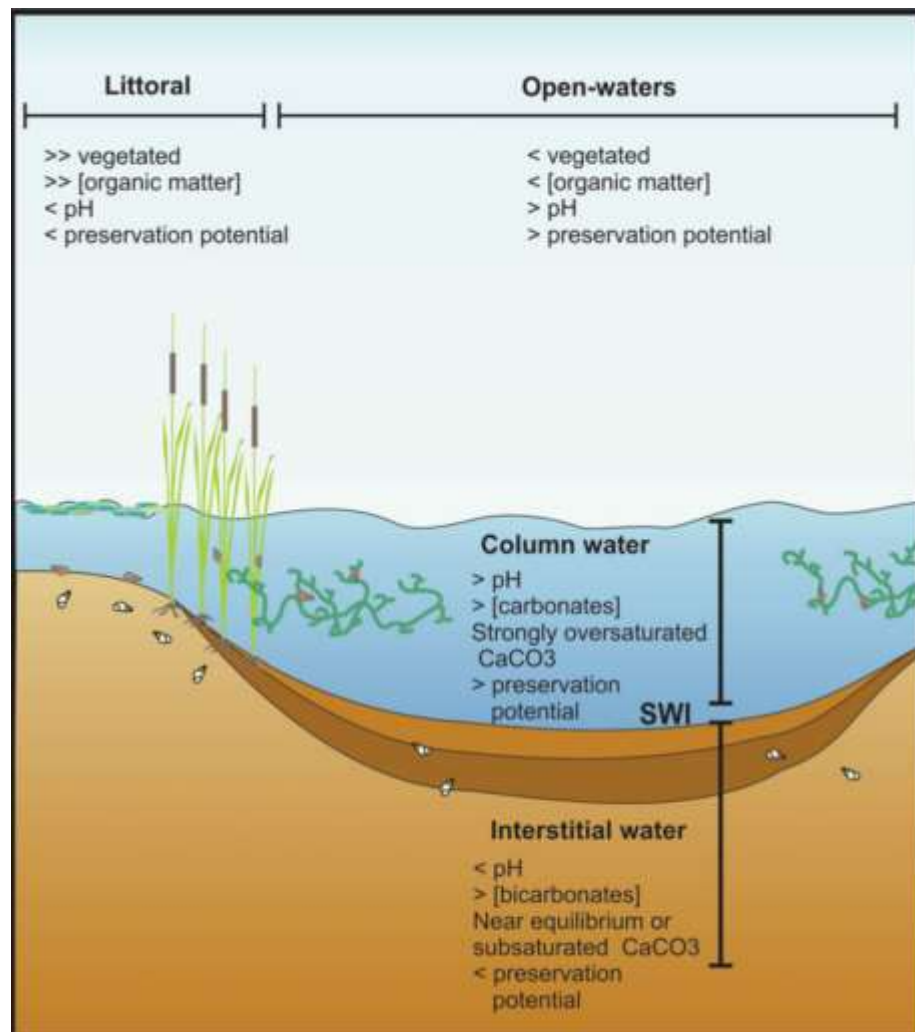


Figura 20. Representação esquemática das principais variáveis afetando a preservação de moluscos nos lagos rasos dos pampas argentinos. Fonte: Francesco et al. (2019) (Modificado de CRISTINI et al., 2017)

- Z1: Da IAS até 10 cm, muita umidade, matéria orgânica e carbonatos. Classificada como sendo a ZTA deste ambiente, por ser a zona onde a preservação é menos favorecida;
- Z2: Entre 10 cm e 25-30 cm (menos umidade, menos matéria orgânica e menos carbonatos);
- Z3: De 30 cm em diante (concentrações ainda menores destas variáveis).

Os dados apresentados por Wright et al. (2018) vão ao encontro das determinações de Francesco et al. (2019) ao dizer que, quando em comparação com ambientes marinhos de baixa energia, em lagos a ZTA seria menos espessa. De acordo com Walker (2001), em águas marinhas os valores seriam de 50 cm,

cinco vezes mais espessa do que a ZTA aventada por Francesco et al. (2019). Aliado a isso, Wright et al. (2018) também atenta para o fato de que a preservação de formas juvenis e micromoluscos é favorecida em ambientes lacustres, de baixa energia e baixa quantidade de sulfato (CHERNS; WRIGHT, 2011). Isto levanta ainda mais uma pergunta para o contexto dos bivalves da Formação Crato: qual a relação entre estes fatores e a nova assembleia de *Modiolus?* sp. descoberta na Formação Crato, seção Sobradinho (SILVA et al., 2024)?

Em Hanley e Flores (1987), é observado o fato de que, em habitats lacustres *nearshore* (i.e., perto da costa), conchas são comumente encontradas com a convexidade para cima, assim como observado em *A. elliptica* nas localidades de Batateira e Estiva. Neste contexto, pode-se perguntar o que faz com que haja essa diferença entre a localidade Caldas e as outras duas localidades supracitadas. Poderíamos ter localidades onde a deposição ocorreu em condições mais rasas ou mais distais em relação às outras, logo, as diferenças entre a tafonomia das concentrações fósseis de diferentes localidades poderiam ser um reflexo da distância da costa.

De maneira interessante, Hanley e Flores (1987), em se tratando de lagos grandes, dizem que a diferença de abundância de espécies entre os microambientes pode ser atribuída a parâmetros como tamanho do lago, profundidade, níveis de energia e substrato. Nota-se como essa interpretação não coaduna com Francesco et al. (2019) que deu mais importância à parâmetros biológicos. Deve-se levar em consideração, no entanto, que Hanley e Flores (1987) estavam analisando o registro fóssil da Formação Fort Union, Membro Tongue River, Bacia Northern Powder River, e é natural que seus dados sejam diferentes dos observados nos específicos ambientes dos pampas modernos.

Erthal et al. (2011), por sua vez, demonstram como, no caso de ambientes fluviais, conchas mais espessas apresentam maior potencial de preservação e, de fato, a dissolução se apresenta como principal fator de destruição das conchas. Entretanto, uma alta taxa de sedimentação pode levar à preservação de conchas mais finas. Isso suscita alguns questionamentos para o contexto dos bivalves da Formação Crato, Camada Caldas: teria sido isso o que ocorreu com as conchas nas assembleias de *A. elliptica*? Como dito anteriormente, o

soterramento deve ter sido abrupto, com baixa exposição à ZTA. De acordo com Skawina (2010), cerca de 60 h já são o suficiente para os músculos se decomporem, levando as conchas a atingirem a postura *butterfly*.

É provável também que o soterramento das espécies presentes na seção de Três Irmãos tenha sido, da mesma forma, abrupto, visto que a maioria apresenta articulação fechada, e animais preservados desta maneira costumam sinalizar soterramento rápido, com o músculo ainda em funcionamento (ERTHAL et al., 2011; 2015; FÜRSICH; OSCHMANN, 1993; SKAWINA, 2013; ZACARÍAS et al., 2019).

Fürsich e Pandey (1999) observaram que a predominância de conchas com a convexidade para cima indica algum transporte por correntes. Como no caso dos bivalves da Formação Crato a maioria está articulada, pode ter sido o caso de uma ação de curta duração por parte dessa “corrente”, com um transporte bastante limitado. A articulação também sugere que estes animais provavelmente ainda estavam vivos quando foram “retrabalhados”, e o tempo de permanência no substrato não deve ter sido muito prolongado. Se isto estiver correto, pode-se questionar qual seria esse evento de “corrente”. Algo eventual em sistemas lacustres, tal como uma seicha? De um ponto de vista de morfofuncionalidade, isso justificaria a presença de ornamentações de ancoragem?

Pan et al. (2012) atentam para o fato de que, em lagos recentes, ciclos de umidade-seca podem causar variações de até 8.2 m no nível da água. Ciclos deste tipo foram identificados para o Aptiano do Atlântico Sul (CARVALHO et al., 2019), podendo ter atingido a Bacia do Araripe. Considerando esse fato, é suscitada uma questão para o contexto dos bivalves da Formação Crato, Camada Caldas: poderia a sucessão de Três Irmãos refletir condições mais proximais, já que foram identificadas gretas de ressecamento (VAREJÃO et al., 2021a, p. 6), sendo essa uma evidência de condições mais rasas, talvez até expostas em períodos mais secos? Aliado a isso, é notável a presença de músculos anteriores adutores bem desenvolvidos em *C. novaolindensis* (Fig. 21), espécie presente justamente na seção de Três Irmãos. Tais músculos são responsáveis pelo fechamento hermético das valvas, fazendo com que o animal evite a dessecação. É conhecido o fato de que alguns bivalves dulcícolas são capazes de viver em ambientes com secas periódicas, podendo chegar a

sobreviver até 6 meses sob condições de seca (COX et al., 1969). Favorecem essa interpretação os histogramas de distribuição de frequência de tamanhos (Figs. 17 e 18), onde é notável a distribuição bimodal dos espécimes de *A. elliptica* da Camada Caldas. Este tipo de distribuição pode indicar algum tipo de sazonalidade, tendo relação com condições climáticas e/ou reprodutivas (CRAIG; OERTEL, 1966; NOE-NYGAARD et al., 1987; OLSON, 1957; SKAWINA, 2013; TOMAŠOVÝCH, 2004).

Finalmente, é importante ressaltar o fato de que todas as assembleias analisadas são provavelmente autóctones a parautóctones dado o grau de preservação, com a maioria dos exemplares articulados. Também apresentam pouco ou nenhum *time-averaging*. Por esse motivo, estes animais são uma importante chave para a compreensão acurada dos paleoambientes abrangidos pela Camada Caldas.

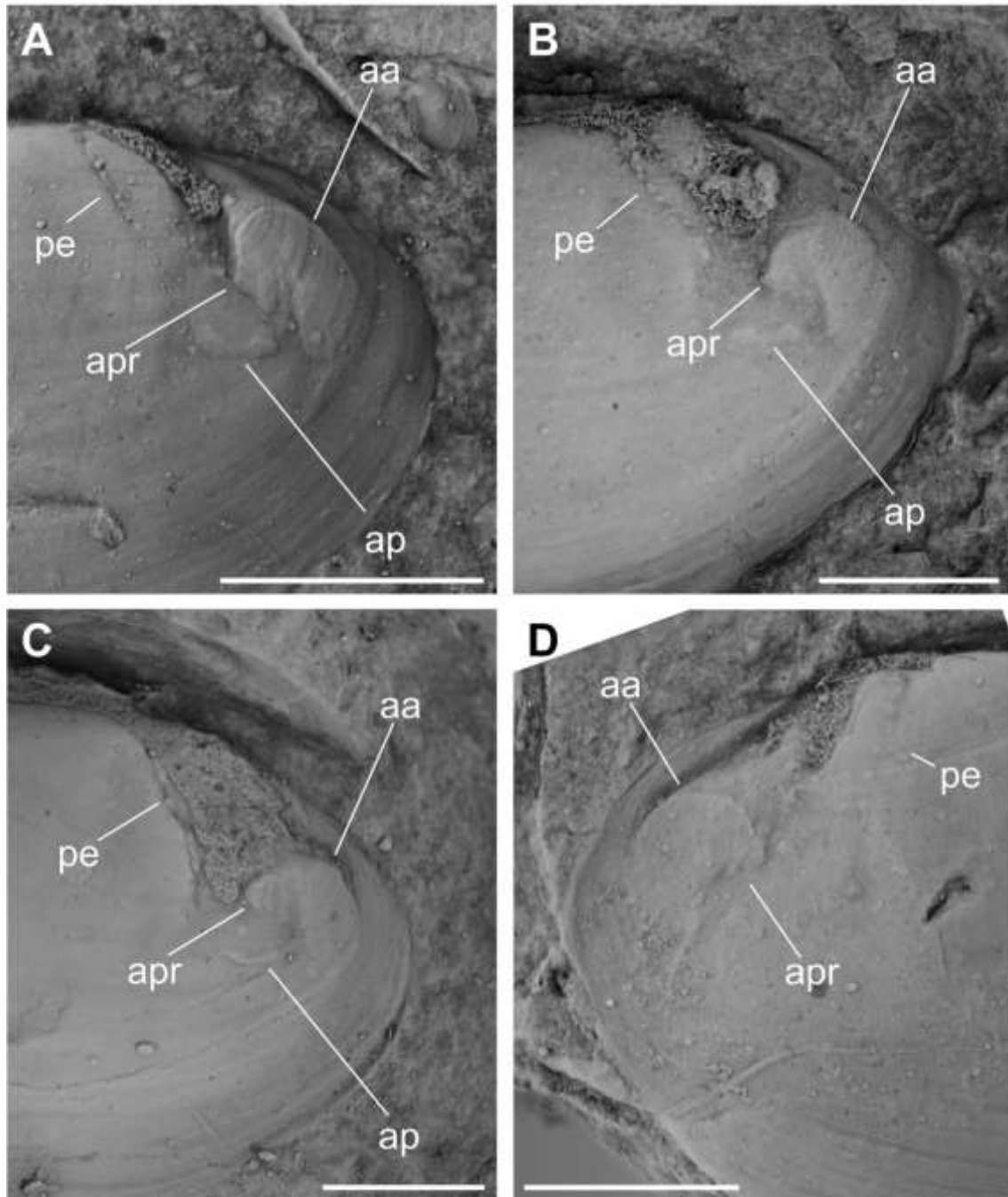


Figura 21 – *Cratonaia novaolindensis*, Formação Crato (Aptiano), mostrando a posição e formato das cicatrizes musculares. A-C. Molde interno, valva direita (DZP-19822 [Holótipo], 19828, 19817a) D. Molde interno, valva esquerda (DZP-19825). Notar como os músculos adutores anteriores são bem desenvolvidos. Abreviações: aa – adutor anterior, apr – retrator pedial anterior, ap - protractor anterior, pp – protractor pedial, pe – elevadores pediais. Escala = 5 mm. Fonte: Silva et al. (2020a)

6 CONCLUSÕES

- a. Dados anteriores (SILVA et al., 2020a; 2020b) limitavam a presença de moluscos bivalves na Bacia do Araripe especificamente para a Camada Caldas (VAREJÃO et al., 2021);
- b. Ao longo do desenvolvimento da pesquisa, foi encontrada a presença de bivalves em outras associações de fácies na Formação Crato, em uma assembleia dominada por *Modiolus?* sp. (SILVA et al., 2024; Apêndice A);
- c. Além de *Modiolus?* sp., a assembleia também conta com a presença de *A. elliptica* e *M. bellaradiata*, algo que determina o fenômeno de condensação ambiental (FÜRSICH; KAUFFMAN, 1984) como tendo sido crucial para a formação da composição faunística observada na assembleia analisada;
- d. A descoberta desta assembleia expande verticalmente a distribuição de bivalves em aproximadamente 30 metros dentro da Formação Crato, demonstrando que a unidade possui fósseis de grande importância para além daqueles encontrados nos célebres calcários laminados do *Konservat-Lagerstätte*;
- e. Para além da nova assembleia descrita para a Formação Crato (SILVA et al., 2024; Apêndice A), também foi encontrada uma assembleia de fácies dominadas por maré na sobreposta Formação Romualdo, contendo bivalves marinhos-salobros retrabalhados e misturados com as espécies dulcícolas tipicamente conhecidas para a Formação Crato;
- f. A assembleia da Formação Romualdo sugere uma influência de fluxo dulcícola e correntes de maré no retrabalhamento de sedimentos, o que engendrou os habitats aquáticos durante a deposição da Formação Romualdo (Apêndice B);
- g. Os bivalves dulcícolas encontrados nas fácies dominadas por maré da Formação Romualdo não se tratam de fósseis *remané* da Formação Crato, ao contrário, habitaram de fato os ambientes costeiros onde foram encontrados na Formação Romualdo;

- h. A presença destes moluscos bivalves na Formação Romualdo expande ainda mais a distribuição estratigráfica destes animais, desta vez não só para além da Camada Caldas, mas para além da Formação Crato em si (Apêndice B);
- i. Ainda acerca da fauna tipicamente encontrada na Formação Crato, dantes atribuída como sendo endêmica da Bacia do Araripe, demonstrou-se que também pode ser encontrada nas formações Marizal (Bacia Tucano) e Itapecuru (Bacia do Parnaíba) (Apêndice C);
- j. Dois tipos distintos de malacofaunas dulcícolas são identificadas para o Cretáceo Inferior Brasileiro: uma de idade Berriasiana-Barremiana, incluindo os registros mais antigos conhecidos de *Mycetopoda*, *Anodontites* e *Cratonaia*; e outra de idade Aptiana-Albiana, caracterizada pela presença de *A. elliptica*, *C. novaolindensis* e *M. bellaradiata*;
- k. As diferenças entre as faunas sugerem condições ambientais distintas, com faunas mais antigas prosperando em fluxos de água efêmeros e ambientes lacustres associados a sistemas de leque deltaico; e faunas mais jovens em ambientes flúvio-lacustres;
- l. Além disso, as faunas do Cretáceo Inferior diferem grandemente das tipicamente encontradas no Cretáceo Superior brasileiros (e.g., Mycetopodidae, Sancticarolitidae), conhecidas, principalmente, para o Grupo Bauru. Ambas são bastante diferentes entre si, e, aparentemente, não apresentam conexões com as faunas Africanas da época;
- m. As assembleias de bivalves da Formação Crato, na Camadas Caldas, são autóctones a parautóctones e não apresentam extensa mistura temporal (*time-averaging*). Logo, esses dados são de extrema valia para interpretações paleoambientais;
- n. As assembleias de bivalves fósseis das localidades analisadas da Camada Caldas apresentam diferenças tafonômicas e composicionais entre si, sinalizando variação lateral de sistemas deposicionais no contexto da camada;

- o. Entre as possibilidades destas diferenças entre localidades se incluem a tensão de cisalhamento, energia do meio (presença ou ausência de correntes tracionais de fundos), tipo de substrato, teor de matéria orgânica e variação de atividade microbiana, parâmetros que parecem influenciar diretamente na distribuição, abundância e diversidade de bivalves dulcícolas;
- p. Os bivalves da Formação Crato eram, possivelmente, escavadores rasos, dada a ausência de aberturas comissurais e a natureza de sua ornamentação adaptada não para escavação, mas para ancoragem, como mecanismo compensatório de seu grande comprimento no caso de *A. elliptica* e *M. bellaradiata*, enquanto *C. novaolindensis* não apresenta essa adaptação, pois não apresenta morfologia alongada;
- q. Bivalves de morfologia alongada, tais como *A. elliptica*, podem ser favoravelmente selecionados em locais com baixa energia, corroborando as interpretações realizadas até aqui acerca da Camada Caldas, tendo sido caracterizada como um ambiente de águas calmas (vide VAREJÃO et al. 2021a);
- r. As conchas de *A. elliptica* da Camada Caldas, ao estarem, em sua maioria, articuladas abertas (i.e., *butterfly*), indicam rápida decomposição dos músculos adutores, o que ocasionou uma abertura das valvas em resposta à elasticidade do ligamento, e soterramento rápido, porém não abrupto. Neste contexto, os animais teriam sido recobertos com sedimentos finos e então fossilizados sem a ruptura do ligamento;
- s. A assembleia de bivalves da localidade de Três Irmãos, apresenta a assembleia mais diversa de bivalves conhecidos da Formação Crato, Camada Caldas. A predominância de bivalves articulados fechados sugere fortemente que os bivalves foram soterrados de maneira rápida. Neste contexto, essa é uma assembleia tipicamente autóctone;
- t. O predomínio de bivalves preservados com as conchas com a convexidade voltada para cima nas assembleias de *A. elliptica* (Camada Caldas) sugerem que as conchas foram levemente

remobilizadas e atingiram posição hidrodinâmica estável junto ao fundo. Como estão bem preservadas, articuladas em sua maioria e não existem fragmentos, as conchas devem ter tido exposição reduzida à interface água/sedimento e, portanto, transporte bastante limitado. A articulação sugere, ainda, que estes animais possivelmente estavam vivos quando foram preservados;

- u. Ainda no contexto do arranjo tridimensional das conchas na matriz sedimentar, as diferenças apresentadas entre a localidade de Caldas e as demais podem estar refletindo diferenças batimétricas entre ambientes mais proximais e distais;
- v. A sucessão de Três Irmãos refletiria então condições mais proximais, dada a presença de gretas de contração preenchidas por folhelho na região noroeste da Camada Caldas (vide VAREJÃO et al., 2021b, fig. 9B), denotando períodos de seca, possivelmente relacionados aos ciclos úmido-seco no Aptiano do Atlântico Sul. Aliada a isso, a presença de *C. novaolindensis* precisamente nessa localidade, a espécie com os músculos anteriores adutores mais desenvolvidos, músculos esses que são responsáveis pelo fechamento hermético das valvas a fim de evitar a dessecação.

REFERÊNCIAS

AIRES, et al. New postcranial elements of Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Palaeontology**, v. 57, p. 343-355, 2014.

ALLEN, P.A.; ARMITAGE, J.L. Cratonic basins. In: BUSBY, C.; AZOR, A. (eds.) **Tectonics of Sedimentary Basins: Recent Advances**. Blackwell Publishing Ltd., p. 602-620, 2012.

ALLEN, D.C.; VAUGHN, C.C. Burrowing behavior of freshwater mussels in experimentally manipulated communities. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 28, p. 93-100, 2009.

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

ALLPORT, S. On the Discovery of some fossil remains near Bahia in South America. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 16, p. 263-266, 1860.

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

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

ANAISSE J., et al. Fácies de um sistema estuarino-lagunar no Grupo Itapecuru, região de Açailândia/MA, Bacia do Grajaú. In: Rossetti D.F. et al. (Eds), **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 119-150, 2001.

ANDERSON, L.C. Ultra-elongate freshwater pearly mussels (Unionida): roles for function and constraint in multiple morphologic convergences with marine taxa. In: HEMBREE, D.I. et al. **Experimental Approaches to Understanding Fossil Organisms**. Dordrecht: Springer, p. 21-47, 2014.

ANDRADE, E.J. et al. The bivalve *Neithea* from the Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 17, p. 25-38, 2004.

ANTONIETTO, L.S. **Ostracodes da Formação Santana (Cretáceo inferior, Aptiano superior), Bacia do Araripe, NE-Brasil: taxonomia, distribuição estratigráfica e paleoecologia**. 2010. 70 f. Dissertação de Mestrado (Geologia). Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, Brasília.

ANTONIETTO, L.S. et al. Taxonomy, ontogeny and paleoecology of two species of *Harbinia* Tsao, 1959 (Crustacea, Ostracoda) from the Santana Formation, Lower Cretaceous, Northeastern Brazil. **Journal of Paleontology**, v. 86, n. 4, p. 659-668, 2012.

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

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

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

ARAI, M; COIMBRA, J.C. Análise paleoecológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe). In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1, 1990, Crato. **Atas...** Crato: Universidade Regional do Cariri, 1990, p. 225-239.

ARARIPE, R.C. et al. Foraminifera and Ostracoda from the Lower Cretaceous (Aptian-lower Albian) Romualdo formation, Araripe basin, northeast Brazil: Paleoenvironmental inferences. **Cretaceous Research**, v. 122, p. 104766, 2021.

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

_____. (2007). ASSINE, M.L. Bacia do Araripe. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 22, p. 289-300, 2007.

ASSINE, M.L. et al. Sequências Depositionais do Andar Alagoas (Aptiano Superior) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 22, p. 3-28, 2014.

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

AYOUB-HANNAA et al. Cenomanian-Coniacian (Upper Cretaceous) Bivalves of the Sergipe Basin, Brazil: Order Pholamyida. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 18, n. 1, p. 31-70, 2015.

BAEZ, A.M. et al. Anurans from the Lower Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. **Cretaceous Research**, v. 30, p. 829-846, 2009

BALLA, S.A.; WALKER, K.F. Shape variation in the Australian freshwater mussel *Alathyria jacksoni* Iredale (Bivalvia, Hyriidae). **Hydrobiologia**, v. 220, p. 89-98, 1991.

BARBOSA, J.S.F. et al. O conglomerado Mont Serrat e suas relações com o alto e a falha de Salvador, Bahia. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 37, n. 2, p. 324-332, 2007.

BARKER, M.J.; MUNT, M.C. *Nippononaia* sp. nov. a new freshwater bivalve from the Wessex Formation of the Isle of Wight. **University of Portsmouth, Department of Geology, Report of Activities**, v. 15, p. 44-46, 1993.

BARKER, M.J. et al. The first recorded Trigonoioidoidean bivalve from Europe. **Palaeontology**, v. 40, p. 955-963, 1997.

BARTSCH, M.R. et al. Influence of shell morphology on distributions of unionids in the upper Mississippi River. **Journal of Molluscan Studies**, v. 76, p. 67-76, 2010.

BAUER, G. Characterization of the Unionoida (= Naiads). In: BAUER, G; WÄCHTLER, K. (Eds.) Ecological and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. **Ecological Studies**, v. 145, p. 155-163, 2001.

BEURLIN, K. A geologia da Chapada do Araripe. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 34, n. 3, p. 365-370, 1962.

_____. (1963). Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 17, Recife. **Suplemento**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco, 1963, 1-47.

_____. (1966). Novos equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 389, n. 3/4, p. 455-464.

_____. (1971a). As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, suplemento, p. 411-415.

_____. (1971b). A paleontologia na geologia do Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, suplemento, p. 89-101.

BIELER, et al. Classification of Bivalve Families. **Malacologia**, v. 52, n. 2, p. 113-184, 2010.

BOM, M.H.H. et al. Paleoenvironmental Evolution of the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Global and Planetary Change**, v. 203, p. 103528, 2021.

BRAKEFIELD, P.M.; ROSKAM, J.C. Exploring evolutionary constraints is a task for an integrative evolutionary biology. **American Naturalist**, v. 168, supplement, S1-S13, 2006.

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

BRUNO, A.P.S; HESSEL, M.H. Registros paleontológicos do cretáceo marinho na Bacia do Araripe. **Estudos Geológicos**, v. 16, n. 1, p. 30-49, 2006.

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

CAMPBELL, D.F. Revised report of the Reconnaissance Geology of the Maranhão Basin. [São Luís, Rio de Janeiro:] **CNP/DEPEX/SEDOC 103-00093**, 117 pp. 1949.

_____. (1950). Bacia do Maranhão (Geologia). In: **Conselho Nacional Do Petróleo**, relatório de 1949. Rio de Janeiro, p. 81-85.

CARMO, D.A. et al. On the validity of two lower Cretaceous non-marine ostracod genera: biostratigraphic and paleogeographic implications. **Journal of Paleontology**, v. 82, p. 790-799, 2008.

CARVALHO, M. A. et al. Late Aptian (Early Cretaceous) dry-wet cycles and their effects on vegetation in the South Atlantic: Palynological evidence. **Cretaceous Research**, v. 100, p. 172-183, 2019.

CATTO, B. et al. The microbial nature of laminated limestones: Lessons from the Upper Aptian, Araripe Basin, Brazil. **Sedimentary Geology**, v. 341, p. 304-315, 2016.

CHAGAS, D.B. **Litoestratigrafia da Bacia do Araripe**: reavaliação e propostas para revisão. 2006. 112 f. Dissertação de Mestrado (Geociências e Meio Ambiente) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2006.

CHERNS, L.; WRIGHT, V.P. Skeletal mineralogy and biodiversity of marine invertebrates: size matters more than seawater chemistry. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 358, p. 9-17, 2011.

CLAXTON, W.T. et al. A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis*. **Canadian Journal of Zoology**, v. 76, p. 1269-1276, 1998.

COIMBRA, J.C. et al. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. **Geobios**, v. 35, p. 687-698, 2002.

CORREIA-MARTINS, F.J. et al. Petrografia, Diagênese e Considerações sobre Proveniência da Formação Itapecuru no Norte do Maranhão (Cretáceo Inferior, Bacia do Parnaíba, NE Brasil). **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ**, v. 41, n. 3, p. 514-530, 2018.

COSTA I.P. et al. Sub-bacias de Tucano Sul e Central. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 433-443, 2007a.

_____. (2007b). Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 445-453.

COX, L.R. et al. **Treatise on Invertebrate Paleontology**: Part N1, Mollusca 6, Bivalvia. Kansas: The University of Kansas Printing Service, 1969.

CRAIG, G.Y.; OERTEL, G. Deterministic models of living and fossils populations of animals. **Quarterly Journal of the Geological Society of London**, v. 122, p. 315-335, 1966.

CRISTINI, P.A. et al. Water geochemistry of shallow lakes from the southeastern Pampa plain, Argentina and their implications on mollusk shells preservation. **Science of the Total Environment**, v. 603-304, p. 155-166, 2017.

CUSTÓDIO, M.A. et al. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araipe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingression in the interior of Northeast Brazil. **Sedimentary Geology**, v. 359, p. 1-15, 2017.

DELVENE, G.; MUNT, M. New Trigonioidea (Bivalvia: Unionida) from the Early Cretaceous of Spain. **Palaeontology**, v. 54, p. 631-638, 2010.

DELVENE, G. et al. *Iberanaia iberica*: The first record of the Trigonioidea Bivalvia: Unionida from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain. **Cretaceous Research**, v. 32, p. 591-596, 2011.

_____. (2013). Late Jurassic-Early Cretaceous freshwater bivalves from Turiasaurus riodevensis bearing strata of Teruel (Spain). **Spanish Journal of Palaeontology**, v. 28, p. 161-172.

DILLON, Robert T. **The ecology of freshwater molluscs**. Cambridge University Press, 2000.

DI MAIO, J.; CORKUM, L.D. Patterns of orientation in unionids as a function of rivers with differing hydrological variability. **Journal of Molluscan Studies**, v. 63, p. 531-539, 1997.

DONOVAN, S.K. Postmortem encrustation of the alien bivalve *Ensis americanus* (Binney) by the barnacle *Balanus crenatus* Bruguière in the North Sea. **Palaos**, v. 26, p. 665-668, 2011.

DUQUE, R.R.C. et al. New pterosaur specimens with geographic and stratigraphic precedence from the Romualdo formation (lower cretaceous, araripe basin, Brazil). **Journal of South American Earth Sciences**, v. 127, p. 104408, 2023.

EAGAR, R.M.C. Shape and function of the shell: a comparison of some living and fossil bivalve molluscs. **Biological Reviews**, v. 53, p. 169-210, 1978.

ERTHAL, F. et al. Fidelity of molluscan assemblages from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), southern Brazil: Taphonomy as a tool for discovering natural baselines for freshwater communities. **Palaos**, v. 26, p. 433-446, 2011.

_____. (2015). Multistep taphonomic alterations in fluvial mollusk shells: a case study in the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), southern Brazil. **Palaos**, v. 30, p. 388-402.

FAMBRINI, G.L. et al. Architectural and facies characterization of the Aptian fluvial Barbalha Formation, Araripe Basin, NE Brazil. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 488, n. 1, p. 119-150, 2019.

FARA, E. et al. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 218, p.145-160, 2005.

FASSATOUI, C. et al. Geographic pattern of shell morphology in the endemic freshwater mussel *Unio ravoisieri* (Bivalvia: Unionidae) from northern Tunisia. **Journal of Molluscan Studies**, v. 81, p. 152-160, 2014.

FERREIRA, C.S. et al. A malacofauna dulcícola da Formação Itapecuru (Bacia do Parnaíba, Cretáceo Inferior). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 67, n. 4, p. 382.

FISCHER, R. Fossilien aus der Tongrube Sachsenhagen. **Arbeitskreis Paläontologie Hannover**, v. 20, p. 33-53, 1992.

FORTES, F.P. Geologia Estrutural e Tectônica da Bacia Sedimentar do Meio-Norte do Brasil (Uma Síntese com Implicações Metalogenéticas). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 30, Recife. **Anais**. Recife: SBG, 1978, 321-336.

FRANCESCO, C.G. et al. Actualistic Taphonomy of Freshwater Mollusks from the Argentine Pampas: An Overview of Recent Research Progress. In: MARTÍNEZ, S. et al. **Actualistic Taphonomy in South America**. 2019. Cham: Springer Nature Switzerland AG.

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

FÜRSICH, F.T.; KAUFFMAN, E.G. Paleocology of marginal marine sedimentary cycles in the Albian Bear River Formation of South-Western Wyoming. **Palaeontology**, v. 27, n. 3, p. 501-536, 1984.

FÜRSICH, F.T.; OSCHMANN, W. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. **Journal of the Geological Society of London**, v. 150, p. 169-185, 1993.

FÜRSICH, F.T.; PANDEY, D.K. Genesis and environmental significance of Upper Cretaceous shell concentrations from the Cauvery Basin, southern India. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 145, p. 119-139, 1999.

FÜRSICH, F.T. et al. Analysis of a Cretaceous (late Aptian) high-stress ecosystem: The Romualdo Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 95, p. 268-296, 2019.

GÓES, A.M.; COIMBRA, A.M. Bacias sedimentares da província sedimentar do meio-norte do Brasil. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 5, 1996, Belém. **Boletim**, p. 186-187.

GÓES, A.M.O.; FEIJÓ, F.J. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 8, n. 1, p. 57-68, 1994.

GÓES A.M.; ROSSETTI, D.F. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú, Meio-Norte do Brasil. In: Rossetti D.F et al. (Eds), **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**, Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 15-29, 2001.

GOMES, B.A. et al. New invertebrate sites and marine incursions in the Romualdo Formation, Aptian-Albian, Araripe sedimentary basin, NE Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 123, p. 104249, 2023.

GOOD, S.C. Paleoenvironmental and paleoclimatic significance of freshwater bivalves in the Upper Jurassic Morrison Formation, Western Interior, USA. **Sedimentary Geology**, v. 167, n. 3-4, p. 163-176, 2004.

GOODING, D.D. et al. Association between substrate and hydraulic variables and the distributions of a sculptured and an unsculptured unionid mussel. **Freshwater Science**, v. 38, n. 3, p. 543-553, 2019.

GUARNERI, I. et al. A morphometric and genetic comparison of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) populations: does shape really matter? **Aquatic Invasions**, v. 9, p. 183-194, 2014.

GUERRINI, V.B. **Moluscos bivalves do Cretáceo Inferior, Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Brasil**: a importância paleontológica e geológica de dados taxonômicos e estratigráficos acurados. 2023. 189 f. Tese de Doutorado (Geociências e Meio Ambiente) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo.

GUERRINI, V.B. et al. Early Cretaceous Bivalves of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, pre-proof, p. 105910, 2024.

GUZMÁN, J. et al. Aptian ostracods from the Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Revue de Micropaléontologie**, v. 77, p. 100694, 2022.

_____. (2023). Ostracoda and foraminifera biostratigraphy and paleoenvironmental Evolution of the Aptian Santana Group, post-rift of the Araripe Basin, Brazil. **Gondwana Research**, v. 124, p. 18-38.

HANLEY, J.H.; FLORES, R.M. Taphonomy and Paleoecology of Nonmarine Mollusca: Indicators of Alluvial Plain Lacustrine Sedimentation, Upper Part of the Tongue River Member, Fort Union Formation (Paleocene), Northern Powder River Basin, Wyoming and Montana. **PALAIOS**, v. 2, n. 5, p. 479-496, 1987.

HARTT, C.F. **Geology and Physical Geography of Brazil**. Boston: Fields, Osgood & Co, 1870.

HEADS, S.W. et al. Palaeoentomological Paradise: The Cretaceous Crato Formation of Brazil. **Bulletin of the Royal Entomological Society**, v. 32, p. 91-98, 2008.

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

HEIMHOFER, U. et al. Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, North-eastern Brazil). **Sedimentology**, v. 57, p. 677-694, 2010.

HESSEL, M.H. Alguns inoceramídeos (Bivalvia) radialmente ondulados do Turoniano Inferior de Sergipe. **Coletânea de Trabalho Paleontológicos do DNPM**, v. 27, p. 227-237, 1986.

_____. (1988). Lower Turonian Inoceramids from Sergipe, Brazil: Systematics, Stratigraphy, and Paleoecology. **Fossils and Strata**, v. 21, p. 180.

_____. (2004). Gervillia (Gervillia) solenoidea Defrance, 1820 (Bivalvia, Bakevellidae) do Neopliano de Sergipe, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 1, p. 67-76.

HIRAYAMA, R. Oldest known sea turtle. **Nature**, v. 392, n. 6677, p. 705-708, 1998.

HOCKNULL, S.A. Mesozoic freshwater and estuarine bivalves from Australia. **Memoirs of the Queensland Museum**, v. 45, p. 405-426, 2000.

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. **Elementos fundamentais de Tafonomia**. 1 ed. Porto Alegre: EDUEFRGS, 231 pp., 2002.

_____. (2005). Taphonomy: an overview of main concepts and applications to Sequence Stratigraphic Analysis. In: KOUTSOUKOS, E.M.C. (Org.). **Topics in Geobiology: Applied Stratigraphy**. USA: Springer, 2005, v. 23, p. 249-279.

HORNBACH, D.J. et al. Variation in Freshwater Mussel Shell Sculpture and Shape Along a River Gradient. **The American Midland Naturalist**, v. 164, n. 1, p. 22-36, 2010.

IHERING, H. *Pleiodon priscus*. In: COMISSÃO GEOGRÁFICA E GEOLÓGICA, 1913, São José dos Dourados. **Exploração do Rio Grande e seus afluentes...** São Paulo: CGG, 1913, p. 1-39.

KAUFFMAN, E.G. A Brackish Water Biota from the Upper Cretaceous Harebell Formation of Northwestern Wyoming. **Journal of Paleontology**, v. 47, n. 3, p. 436-466, 1973.

KELLNER, A.W. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo member, Albian), northeastern Brazil. **Boletim do Museu Nacional, série Geologia**, v. 49, p. 1-8, 1997.

KELLNER, A.W.; CAMPOS, D.d.A. Vertebrate paleontology in Brazil – A review. **Episodes**, v. 22, n. 3, p. 238, 1999.

_____. (2000). Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 72, n. 4, 509-538.

KIDWELL, S.M.; HOLLAND, S.M. Field Description of Coarse Bioclastic Fabrics. **Palaios**, v. 6, p. 426-434, 1991.

KIDWELL, S.M. et al. Conceptual framework for the analysis and classification of shell concentration. **Palaios**, v. 1, p. 228-238, 1986.

KRENAK, A. **Ideias para Adiar o Fim do Mundo**. São Paulo: Companhia das Letras, 2019.

LACERDA, J.N.L. et al. Paleoecology and paleoenvironmental inferences based on palynomorphs from the Romualdo Formation (Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, Serrôlandia Mine, Pernambuco, northeastern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 129, p. 104526, 2023.

LAZO, D.G. Taxonomy, facies relationships and palaeobiology of bakevelliid bivalves from the Lower Cretaceous of west-central Argentina. **Cretaceous Research**, v. 24, n. 6, p. 765-788, 2003.

_____. (2007a). The bivalve *Pholadomya gigantea* in the Early Cretaceous of Argentina: Taxonomy, taphonomy, and paleogeographic implications. **Acta Paleontologica Polonica**, v. 52, n. 2, p. 375-390.

_____. (2007b). Early Cretaceous bivalves of the Neuquén Basin, west-central Argentina: notes on taxonomy, palaeobiogeography and palaeoecology. **Geological Journey**, v. 42, n. 2, p. 127-142.

LEVINE, T.D.D. et al. Effects of shell shape, size, and sculpture in burrowing and anchoring abilities in the freshwater mussel *Potamilus alatus* (Unionidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 111, p. 136-144, 2014.

LINOL, B.; et al. Correlation and Paleogeographic Reconstruction of the Cape-Karoo Basin Sequences and Their Equivalents Across Central West Gondwana. In: LINOL, B.; WIT, M.J. (eds.). **Origin and Evolution of the Cape Mountains and Karoo Basin**. Springer, p. 183-192., 2016.

LIMA, E.A.; LEITE, J.F. Projeto estudo global de recursos minerais da Bacia do Parnaíba: integração geológica-metalogenética. **Relatório Final da Etapa III**, Recife, DNPM/CPRM, v. 2, 3, 4 e 15, 1978.

LIMA, F.G.F.; SÁ, E.F.J. Controle estrutural da borda sudeste da Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil: relação com eventos geodinâmicos no Gondwana. **Revista do Instituto de Geociências – USP**, v. 17, n. 3, p. 3-21, 2017.

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

LOSOS, J.B. Convergence, adaptation and constraint. **Evolution; International Journal of Organic Evolution**, v. 276, p. 177-185, 2011.

LUCI, L., LAZO, D.G. Living on an island: characterization of the encrusting fauna of large pectinid bivalves from the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, west-central Argentina. **Lethaia**, v. 48, n. 2, p. 205-226, 2014.

LUDBROOK, N.H. Trigonoididae (Mollusca: Bivalvia) from the Cretaceous of Lake Eyre North, South Australia. **Transactions of the Royal Society of South Australia**, v. 109, p. 77-82, 1985.

MABESOONE, J.M.; TINOCO, I.M. Paleoecology of Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 14, p. 87-118, 1973.

MAGALHÃES, L.M. **Popularização da geologia de Salvador, Bahia: um olhar para o passado, o presente e o futuro**. 2020. 67 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Geologia) – Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia, Salvador, 2020.

MAGNAVITA L.P. **Geometry and kinematics of the Recôncavo-Tucano-Jatobá rift, NE Brazil**. 1992. 493 f. Tese de Doutorado - University of Oxford, Oxford.

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

MAGNAVITA L.P. et al. Rifting, erosion, and uplift history of the Recôncavo-Tucano-Jatobá Rift, northeast Brasil. **Tectonics**, v. 13, p. 367-388, 1994.

_____. (1998). **Guidebook to the Recôncavo Rift Basin**. Rio de Janeiro: AAPG-ABGP International Conference.

_____. (2003). Bacias Sedimentares Brasileiras: Bacia Tucano. **Fundação Paleontológica Phoenix**, Ano 5, Série Bacias Sedimentares, número 52.

MAKARKIN, V.N.; MENON, F. New species of the Mesochrysopidae (Insecta, Neuroptera) from the Crato Formation of Brazil (Lower Cretaceous), with taxonomic treatment of the family. **Cretaceous Research**, v. 26, p. 801-812, 2005.

MAIA, H. **Neoliberalismo e sofrimento psíquico: o mal-estar nas universidades**. Recife: Ruptura Editorial, 2022.

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

MANCENÍDO, M.O.; DAMBORENEA, S.E. Megafaunas de invertebrados palaeozoicos y mesozoicos. In: RAMOS, V. (Ed.). **Geología y recursos naturales de la Provincia de Río Negro**. Relatório del IXº Congreso Geologica Argentine, 1984, San Carlos de Bariloche. Buenos Aires: Asociación Geologica Argentina, p. 413-466, 1984.

MANSO, C.L.C; HESSEL, M.H. Revisão sistemática de *Pygidiolampas araripensis* (Beurlen, 1966), (Echinodermata: Cassiduloida) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Geociências**, v. 26, n. 3, p. 271-277, 2007.

_____. (2012). Novos equinóides (Echinodermata: Echinoidea) do Albiano da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 42, n. 1, p. 187-197.

MARTELLO, A.R. et al. The role of topography, river size and riverbed grain size on the preservation of riverine mollusk shells. **Journal of Paleolimnology**, v. 59, p. 309-327, 2018.

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

_____. (1993). **Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil**. London: Palaeontological Association.

_____. (2007). The age of the Cretaceous Santana Formation fossil *Konservat-Lagerstätte* of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. **Cretaceous Research**, v. 28, p. 895-920.

_____. (2011). A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 32, p. 236-243.

MARTILL, D.M. et al. **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an ancient world**. New York: Cambridge University Press, 2007a.

_____. (2007b). Halite pseudomorphs in the Crato Formation (Early Cretaceous, Late Aptian – Early Albian), Araripe Basin, Northeast Brazil: further evidence for hypersalinity. **Cretaceous Research**, v. 28, p. 613-620.

MARTINS-NETO, R.G. Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 8, p. 155-183, 2006.

MAURY, C.J. **Fósseis Terciários do Brasil com Descrição de Novas Formas Cretáceas**. Rio de Janeiro: SGMB, 1925.

_____. (1937). **O Cretáceo de Sergipe**. Rio de Janeiro: SGMB.

MAWSON, J. Notes on the cretaceous formation of Bahia, Brazil. **Geological Magazine of London**, p. 356-361, 1913.

MAWSON, J; WOODWARD, A.S. On the cretaceous formation of Bahia (Brazil), and on vertebrate fossils collected therein. **Quarterly Journal of the Geological Society of London**, v. 63, p. 128-144, 1907.

MCGHEE, G.R. Jr. **Convergent evolution: limited forms most beautiful**. Cambridge: MIT Press, 2011.

MEDEIROS, R.A.; PONTES, F.C. **Roteiro Geológico da Bacia do Recôncavo (Bahia)**. Rio de Janeiro: Petróleo Brasileiro S.A., 1981.

MELO JR. J.L; OLIVEIRA, P.E. Novas localidades fossilíferas do nordeste da Baía. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia**, n. 103, 1939.

MELO, R.M. et al. New marine and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, p. 15779, 2020.

MELLO, L.H et al. A new species of Gervillia DeFrance (Bivalvia, Bakevellidae) from the Aptian-Albian transition of Sergipe, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 10, n. 1, p. 63-69, 2007.

MENDES, A.C.; TRUCKENBRODT, W. Proveniência de arenitos albianos (Grupo Itapecuru), borda leste da bacia de São Luís-Grajaú, Maranhão, usando análise de minerais pesados e química mineral. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, sér. Ciências Naturais 4: 57-74, 2009.

MESNER, J.C.; WOOLDRIDGE, L.C.P. **The Maranhão Basin Study Revision**. Belém: PETROBRAS, 1962.

_____. (1964). Maranhão Paleozoic basin and Cretaceous coastal basins, north Brazil. **Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists**, v. 48, n. 9, p. 1475–1512.

MEYLAN, P.A. Skeletal morphology and relationships of the Early Cretaceous side-necked turtle, *Araipemys barretoi* (Testudines: Pelomedusoides: Araipemydidae) from the Santana Formation of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, n. 1, p. 20-33, 1996.

MEZZALIRA, S. Contribuição ao Conhecimento da Estratigrafia e Paleontologia do Arenito Bauru. **Boletim do Instituto Geográfico e Geológico**, v. 51, p. 1-163, 1974.

MILANI E.; DAVISON I. Basement control and transfer tectonics in the Recôncavo-Tucano-Jatobá rift, Northeast Brazil. **Tectonophysics**, v. 154, p. 41-70, 1998.

MIRANDA, M.C.C.; ROSSETTI, D.F. Reconstituição paleoambiental de depósitos albianos na borda leste da bacia de Grajaú, MA. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 36, p. 623-635, 2006

MOHR, B.A.R.; EKLUND, H. Araripiaflorifera, a magnoliid angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 126, p. 279-292, 2003

NASCIMENTO, M.S.; GÓES, A.M. Petrografia de arenitos e minerais pesados de depósitos cretáceos (Grupo Itapecuru), Bacia de São Luís-Grajaú, norte do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 37, p. 50-63, 2007.

NEUMANN, V.H.M.L. **Estratigrafia, sedimentologia, geoquímica y diagénesis de los sistemas lacustres Aptienses-Albienses de la Cuenca de Araripe (Noroeste do Brasil)**. 1999. 233 f. Tese de Doutorado (Análise de Bacias, Geomorfologia e Paleontologia) – Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona. Barcelona.

NEUMANN, V.H.; ASSINE, M.L. Stratigraphic Proposal to the Post-Rift I Tectonic-Sedimentary Sequence of Araripe Basin, Northeastern Brazil. In: STRATI 2015, Graz. **Abstracts of the 2nd International Congress on Stratigraphy**. Graz: Ber. Inst. Erdwiss. K. F. Univ., 2015, v. único, p. 274.

NEUMANN, V.H.M.L. et al. Organic matter composition and distribution through the Aptian – Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **International Journal of Coal Geology**, v. 54, n. 1, p. 21-40, 2003.

NOE-NYGAARD, N. et al. Bivalve mass mortality caused by toxic dinoflagellate blooms in a Berriasian-Valanginian Lagoon, Bornholm, Denmark. **Palaaios**, v. 2, p. 263-273, 1987.

OLSON, E.C. Size frequency distributions in samples of extinct organisms. **Journal of Geology**, v. 65, p. 309-333, 1957.

ORTMANN, A.E. Correlation of shape and station in fresh-water mussels (naiades). **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 59, p. 269-312, 1920.

PAN, Y. et al. Taphonomy of Early Cretaceous freshwater bivalve concentrations from the Sihetun area, western Liaoning, NE China. **Cretaceous Research**, v. 34, p. 94-106, 2012.

PARRAS, A.; GRIFFIN, M. Late Cretaceous (Campanian/Maastrichtian) freshwater to restricted marine mollusc fauna from the Loncoche Formation, Neuquén Basin, western central Argentina. **Cretaceous Research**, v. 40, p. 190-206, 2013.

PAULA-FREITAS, A.B.L.; BORGHI, L. Estratigrafia de alta resolução do intervalo siliciclástico aptiano da Bacia do Araripe. **Geociências**, v. 30, p. 529-543, 2011.

PEREIRA, P.A. et al. Cassiopidae gastropods, influence of Tethys Sea of the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Araripe Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 70, p. 211-233, 2016.

PIECHOCKI, A. Obserwacje biologiczne nad małżami z rodziny Unionidae w rzece Grabia (Biological observations on bivalves from the family Unionidae in Grabia River). **Acta Hydrobiologica**, v. 11, n. 1, p. 57-67, 1969.

PINHEIRO, A.P. et al. Shrimps from the Santana Group (Cretaceous: Albian): new species (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) and new record (Crustacea: Decapoda: Caridea). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 2, p. 663-670, 2014.

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

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

R CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2023.

REESIDE, L.F. Jr. Nonmarine pelecypod (*Nippononaia asinaria*) from the Lower Cretaceous of Colorado. **Journal of Paleontology**, v. 31, p. 651-653, 1957.

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

RIBEIRO, A.C. et al. Towards an actualistic view of the Crato Konservat-Lagerstätte paleoenvironment: A new hypothesis as an Early Cretaceous (Aptian) equatorial and semi-arid wetland. **Earth-Science Reviews**, v. 216, p. 103573, 2021.

RODRIGUES, M.G. et al. Short-lived “Bakevelliid-sea” in the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 115, p. 10455, 2020.

_____. (2022). High-resolution taphonomy and sequence stratigraphy of internally complex, bakevelliid-dominated coquinas from the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, NE Brazil. **Marine and Petroleum Geology**, v. 143, p. 105814.

ROMANO, P.S.R. et al. New information about *Pelomedusoides* (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. In: BIRKMAN, D.B. et al. (Eds.). **Morphology and Evolution of Turtles**. Dordrecht: Springer, 2013.

ROSA, M.C. et al. Transtensional tectonics during the Gondwana breakup in northeastern Brazil: Early Cretaceous paleostress inversion in the Araripe Basin. **Tectonophysics**, v. 846, p. 229666, 2023.

ROSSETTI, D.F; GÓES, A.M. Caracterização Paleoambiental de Depósitos Albianos da borda sul da Bacia de São Luís-Grajaú: Modelo de delta fluvial influenciado por tempestade. **Revista Brasileira Geociências**, v. 33, p. 299-312, 2003.

RUDIS, B. **hrbrthemes**: Additional Themes, Theme Components and Utilities for ‘ggplot2’, 2021.

SANTANA, W. et al. A new fossil caridean shrimp (Crustacea: Decapoda) from the Cretaceous (Albian) of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 3620, n. 2, p. 293-300, 2013.

SANTOS, R.S. Ambiente deposicional da Formação Santana – Chapada do Araripe (PE/PI/CE). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 32, 1982, Salvador. **Anais...** Salvador: Universidade Federal da Bahia, 1982, p. 1413-1426.

SANTOS, R.S.; VALENÇA, J.G. A Formação Santana e sua Paleioictiofauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 40, n. 3, p. 336-360, 1968.

SAVAZZI, E. Geometric and functional constraints on bivalve shell morphology. **Lethaia**, v. 20, p. 293-306, 1987.

SCHERER, C.M.S. et al. Facies architecture and sequence stratigraphy of an early post-rift fluvial succession, Aptian Barbalha Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. **Sedimentary Geology**, v. 322, p. 43-62, 2015.

SCHWALB, A.N.; PUSCH, M.T. Horizontal and vertical movements of unionid mussels in a lowland river. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 26, p. 261-272, 2007.

SEELING, J. **Palaeontology and biostratigraphy of the macroinvertebrate fauna of the Cenomanian-Turonian transition of the Sergipe Basin, northeastern Brazil – with systematic descriptions of bivalves and echinoids**. 1999. 163 f. Tese de Doutorado (Ciências) – Geologisch-Paläontologisches Institut Ruprecht-Karl-Universität Heidelberg, Heidelberg, 1999.

SEELING, J.; BENGTON, P. Cenomanian oysters from the Sergipe Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 20, n. 6, p. 747-765, 1999.

_____. (2003a). The bivalve *Pinna* cretacea (Schlotheim, 1813) from the Cretaceous of Brazil. **Acta Paleontologica Polonica**, v. 48, p. 475-480.

_____. (2003b). The Late Cretaceous bivalve *Didymotis* Gerhardt, 1897 from Sergipe, Brazil. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 77, p. 153-160.

SEILACHER, A. Bivalve Morphology and Function. **Studies in Geology, notes for a short course**, v. 13, p. 88-101, 1985.

SHA, J.G. Plicatounio from Hekou formation of Hekou Basin, Ninghua, Fujian with discussion on classification of Plicatounionidae. **Acta Paleontologica Sinica**, v. 29, p. 472-489, 1990.

_____. (1993). Trigonioidea from Hekou formation of Hekou Basin, Ninghua Prefecture, Fujian Province, with special remarks on the classification of Trigonioidea. **Acta Paleontologica Sinica**, v. 32, p. 285-303.

_____. (2007). Cretaceous trigonoidid (non-marine Bivalvia) assemblages and biostratigraphy in Asia with special remarks on the classification of Trigonioidea. **Journal of Asian Earth Sciences**, v. 29, p. 62-83.

_____. (2010). Historical distribution patterns of trigonoidids (non-marine Cretaceous bivalves) in Asia and their palaeogeographic significance. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, p. 277-283.

SILVA, A.L.; NEUMANN, V.H. Formação Crato da Bacia do Araripe: um reservatório análogo ao calcário Trairí (Formação Paracuru), Bacia do Ceará. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISA E DESENVOLVIMENTO EM PETRÓLEO E GÁS, 2, 2003, Rio de Janeiro. **Anais...** Natal: Associação Brasileira de Pesquisa e Desenvolvimento em Petróleo e Gás. p. 31-36.

SILVA O.B. Bacia do Recôncavo. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 5, n. 2, p. 423-431, 2007.

SILVA, V.R. **Sistemática dos Bivalves (Mollusca) da Formação Crato (Eocretáceo), NE do Brasil e seu significado paleoambiental**. 2019. 167 f. Dissertação de Mestrado (Geociências e Meio Ambiente) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista. Rio Claro.

SILVA, V.R et al. *Cratonaia novaolindensis* gen. et. sp. nov. (Unionida, Silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications for the early evolution of freshwater mussels. **Cretaceous Research**, v. 107, p. 104275, 2020a.

_____. (2020b). New freshwater mussels (Bivalvia, Unionida) with potential trigonioidid and hyriid affinities from the Early Cretaceous of Brazil. **Geobios**, v. 61, p. 41-51.

_____. (2024). A new condensed freshwater-brackish water bivalve-dominated assemblage in the Aptian Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil and its paleoenvironmental significance. **Cretaceous Research**, v. 154, p. 105748.

SIMONE, L.; MEZZALIRA, S. Fossil molluscs of Brazil. **Boletim do Instituto Geológico**, v. 11, p. 1-202, 1994.

SKAWINA, A. Experimental decay of gills in freshwater bivalves as a key to understanding their preservation in Late Triassic lacustrine deposits. **Palaios**, v. 25, p. 215-220, 2010.

_____. (2013). Population dynamics and taphonomy of the Late Triassic (Carnian) freshwater bivalves from Krasiejów (Poland). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 379-380, p. 68-80.

SKAWINA, A.; DZIK, J. Umbonal musculature and relationships to the Late Triassic filibranch unionoid bivalves. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, p. 863-883, 2011.

SOUSA DA MATA, L. et al. Shell shape variation in Amazonian freshwater mussels (Unionida: Hyriidae: Hyriini). **Journal of Molluscan Studies**, p. 1-12, 2019.

STANLEY, S.M. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). **Geological Society of America, Memoir**, v. 125, p. 1-296, 1970.

_____. (1972). Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks. **Journal of Paleontology**, v. 46, p. 165-212.

_____. (1981). Infaunal survival: alternative functions of shell ornamentation in the Bivalvia (Mollusca). **Paleobiology**, v. 7, p. 384-393.

TAMURA, L.N. et al. Ground Penetrating Radar investigation of depositional architecture: the São Sebastião and Marizal formations in the Cretaceous Tucano Basin (Northeastern Brazil). **Brazilian Journal of Geology**, v. 46, n. 1, p. 15-27, 2016.

THOMAS, R.D.K. Shell form and the ecological range of living and extinct Arcoida. **Paleobiology**, v. 4, p. 181-194, 1978.

_____. (1988). Evolutionary convergence of bivalved shells: a comparative analysis of constructional constraints on their morphology. **American Zoologist**, v. 28, p. 267-276.

THOMPSON, D.L.; STILWELL, J.D. Early Aptian (Early Cretaceous) freshwater bivalves from the Australian-Antarctic rift, southeast Victoria. **Alcheringa**, v. 34, p. 345-357, 2010.

TIETZE, E. et al. Mollusk communities differ between microenvironments between a shallow lake in the Pampean Region, Argentina. **Ecología Austral**, v. 29, p. 1-11, 2019.

TOMAŠOVÝCH, A. Postmortem durability and population dynamics affecting the fidelity of brachiopod size-frequency distributions. **Palaios**, v. 19, p. 477-496, 2004.

TUMPEESUWAN, S. et al. A new species of Pseudohyria (Matsumotoina) (Bivalvia: Trigonioidoidea) from the Early Cretaceous Sao Khua Formation, Khorat Group, northeastern Thailand. **Tropical Natural History**, v. 10, p. 93-106, 2010.

VALLEJO, J.D. et al. Palynofacies analyses of Santana Group, upper Aptian of the Araripe Basin, northeast Brazil: Paleoenvironmental reconstruction. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 121, p. 104154, 2023.

VAN DAMME, D. et al. A revision of the Mesozoic naiads (Unionoida) of Africa and the biogeographic implications. **Earth-Science Reviews**, v. 147, p. 141-200, 2015.

VAREJÃO, F.G. **Abordagem multi-indicadores do sistema misto carbonático-siliciclástico da Formação Crato**: Evolução sedimentar, pelogeografia e tectônica. 2019. 203 f. Tese de doutorado (Geociências e Meio Ambiente) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

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

_____. (2019a). Exceptional preservation of soft tissues by microbial entombment: insights into the taphonomy of the Crato Konservat-Lagerstätte. **Palaios**, v. 34, p. 331-348.

_____. (2019b). Microbialite fields developed in a protected rocky coastline: The shallow carbonate ramp of the Aptian Romualdo Formation (Araripe Basin, NE Brazil). **Sedimentary Geology**, v. 389, p. 103-120.

_____. (2021a). The Caldas Bed: a regional marker bed in the Crato Formation (Araripe Basin, NE Brazil). **Brazilian Journal of Geology**, v. 51, n. 1, p. e2020009.

_____. (2021b). Mixed siliciclastic-carbonate sedimentation in an evolving epicontinental sea: Aptian record of marginal marine settings in the interior basins of north-eastern Brazil. **Sedimentology**, v. 68, n. 5, p. 2125-2164.

VAZ, P.T. et al. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 253-263, 2007.

VIANA, C.F. et al. Revisão estratigráfica da Bacia do Recôncavo-Tucano. **Boletim Técnico da PETROBRÁS**, v. 14, n. 3/4, p. 157-192, 1971.

VILA NOVA, B.C. et al. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. **PALAIOS**, v. 26, n. 3, p. 173-179, 2011.

WAKE, D.B. Homoplasy, homology, and the problem of “sameness” in biology. **Novart Fdn Symp**, v. 222, p. 24-46, 1999.

WALKER, S.E. Below the sediment-water-interface: a new frontier in taphonomic research. **Palaios**, v. 16, p. 1-2, 2001.

WARREN, L.V. et al. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Facies**, v. 36, p. 1-19, 2017.

WATTERS. G.T. Form and function of unionoidean shell sculpture and shape (Bivalvia). **American Malacological Bulletin**, v. 11, n. 1, p. 1-20, 1994.

WHITE, C.A. Contribuições à paleontologia do Brasil. **Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 7, p. 1-273, 1887.

WICKHAM, H. **ggplot2**: Elegant graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2016.

WICKHAM, H. et al. Welcome to the tidyverse. **Journal of Open Source Software**, v. 4, n. 43, p. 1686, 2019.

_____. (2023). **dplyr**: A Grammar of Data Manipulation.

WILKE, C.O. **ggtext**: Improved Text Rendering Support for 'ggplot2', 2022.

WRIGHT, V.P. et al. Testing whether early diagenesis of skeletal carbonate is different in non-marine settings: Contrasting styles of molluscan preservation in the Upper Jurassic of Portugal. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 492, p. 1-9, 2018

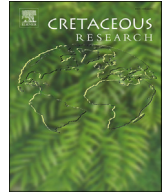
ZACARÍAS, I.A. et al. Taphonomic analysis of an autochthonous fossil concentration in Jurassic lacustrine deposits of Patagonia, Argentina. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 514, p. 265-281, 2019.

ZAJAC, K. et al. What can we infer from the shell dimensions of the thick-shelled river mussel *Unio crassus*? **Hydrobiologia**, v. 810, p. 415-431, 2017.

ZIERITZ, A. et al. Variability, function and phylogenetic significance of periostracal microprojections in unionoid bivalves (Mollusca). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 49, p. 6-15, 2011.

APÊNDICE A

**A NEW CONDENSED FRESHWATER-BRACKISH WATER
BIVALVE-DOMINATED ASSEMBLAGE IN THE APTIAN CRATO
FORMATION, ARARIPE BASIN, NE BRAZIL AND ITS
PALEOENVIRONMENTAL SIGNIFICANCE**



A new condensed freshwater-brackish water bivalve-dominated assemblage in the Aptian Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil and its paleoenvironmental significance

Victor R. da Silva ^{a,*}, Filipe G. Varejão ^b, Suzana A. Matos ^c, Mariza G. Rodrigues ^a, Lucas V. Warren ^a, Mário L. Assine ^{a,d}, Franz T. Fürsich ^e, Marcello G. Simões ^f

^a Departamento de Geologia Aplicada, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista/UNESP, Avenida 24-A, Bela Vista, 178, Rio Claro, SP, 13506-900, Brazil

^b Departamento de Geologia, Universidade Federal de Ouro Preto/UFOP, Rua Nove s/n, Morro do Cruzeiro, Ouro Preto, MG, 35402-163, Brazil

^c Instituto de Geografia, Universidade Federal de Uberlândia/UFU, Rua XV de Novembro, Boa Vista, 501 LAPE, Monte Carmelo, MG, 38500-000, Brazil

^d Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 70910-900, Brazil

^e GeoZentrum Nordbayern, FG Paläoumwelt, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Loewenichstr 28, 91504, Erlangen, Germany

^f Departamento de Biodiversidade e Bioestatística, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista/UNESP, Distrito de Rubião Júnior, 510, Botucatu, SP, 18618-970, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Received 16 August 2023

Received in revised form

27 September 2023

Accepted in revised form 9 October 2023

Available online 13 October 2023

Keywords:

Early Cretaceous
Freshwater shells
Mytilid bivalves
Crato Formation
Araripe Basin

ABSTRACT

The known occurrences of Early Cretaceous freshwater bivalves in the Araripe Basin are confined to the 0.85- to 2-m-thick Caldas Bed of the Crato Formation. Herein, we record a new bivalve-dominated assemblage in a siltstone bed nearly 30 m below the upper boundary with the overlying Romualdo Formation. The assemblage is composed of ecologically incompatible bivalve mollusk species, being dominated by tiny individuals of *Modiolus?* sp., a brackish water form. These are directly associated with the freshwater bivalves *Araripenaia elliptica* and *Monginellopsis bellaradiata*, the latter two species commonly found in the Caldas Bed. Those bivalves are mixed with carbonized, partially comminuted plant remains. Specimens of *Modiolus?* sp. are usually articulated and are dispersed to loosely packed or forming cm-long clusters. A few shells of the freshwater forms are also articulated. The bivalves lived in a semi-confined embayment setting with fluctuating salinity. Background brackish water conditions must have existed long enough for the *Modiolus?* sp. larvae to settle and develop as juvenile individuals. Rapid salinity fluctuations associated with sea level and climate variations allowed *A. elliptica* and *M. bellaradiata* to thrive in the same area. Hence, the numerically dominant shells of the brackish water forms and the freshwater bivalves have been telescoped into the same bedding plane, generating an environmentally condensed, time-averaged benthic assemblage. Finally, the presence of these taxa considerably expands the vertical/temporal distribution of bivalve mollusks within the Crato Formation.

© 2023 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Time-averaging is a natural phenomenon that reduces data resolution by making distinct events and biota to appear synchronous in the geological record (Fürsich and Aberhan, 1990; Kidwell and Bosence, 1991). Such process is a result of multiple combined factors, including extrinsic (e.g., condensation) and intrinsic ones (e.g., shell durability; reproduction rates), which varies with time

and space (Kowalewski, 1996). Thus, aquatic shelly assemblages can be time-averaged from days (ecological census) to 100 Myrs (biostratigraphic condensation) (Kidwell and Bosence, 1991).

Time-averaged assemblages mainly exist because sedimentation rates are comparatively lower than the lifespan of the organisms (Walker and Bambach, 1971; Kowalewski and Bambach, 2003). As the sedimentation rates are tied to the depositional energy of a given sedimentary environment, the same setting can record drastically different time condensed assemblages (Flessa and Kowalewski, 1994; Kowalewski et al., 1998). Modern marine mollusk- and brachiopod-dominated shell accumulations have been precisely dated by AMS ¹⁴C and by radiocarbon-calibrated

* Corresponding author.

E-mail address: victor.r.silva@unesp.br (V.R. da Silva).

amino acid racemization to understand the magnitude of the time-averaging in marine settings (Carroll et al., 2003; Krause Jr. et al., 2010; Kidwell, 2013, among others), also including submarine canyons (Tomašových et al., 2022). Non-marine sites are comparatively understudied, but available data points to distinct scales of temporal mixing from the observed in marine settings. For example, while modern bioclastic accumulations in lakes are time-averaged in the order of ~3000 years with a peak in ages of 100–750 years (Ryan et al., 2020), shallow marine settings present dated shells with more than 35,000 years with peak ages of 500–3000 years (Kidwell, 1998, 2013; Carroll et al., 2003; Krause Jr. et al., 2010).

In the context above, semi-confined bay settings are interesting sites of investigation, because they are restricted environments with large fluctuations in salinity controlled by environmental and climatic changes. Therefore, semi-confined bays can change from freshwaters to brackish waters conditions over a narrow to broad timescale (i.e., from days to millions of years). Furthermore, these are potential sites for environmental mixing as it can condensate both marine and non-marine faunas (Kidwell and Bosence, 1991).

Here, we report a new bivalve mollusk-dominated fossil occurrence in a siltstone bed deposited in a confined bay facies association from the Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil. Unlike previous bivalve occurrences in the unit (i.e., freshwater), the new assemblage is dominated by mytilid bivalves, with a subordinate presence of unionoid shells. In this contribution, we analyze the taxonomy and taphonomy, as well as the paleoecological significance of this singular, new, and complex benthic fossil assemblage.

2. Geological setting

The Araripe Basin (Fig. 1A) is one of the main Mesozoic basins in northeastern Brazil, originated by intraplate strike-slip deformation along major lithospheric discontinuities in response to the breakup of the South American and African continents (Rosa et al., 2023). This sedimentary basin is well-known for the occurrence of exceptionally preserved soft-bodied fossils during the Aptian (Custódio et al., 2017; Bom et al., 2021; Varejão et al., 2021a; Guzmán et al., 2023) within the Crato (Ribeiro et al., 2021) and Romualdo (Fara et al., 2005) formations of the Santana Group (sensu Assine et al., 2014; Neumann and Assine, 2015).

The Santana Group is a mixed siliciclastic-carbonate succession (Fig. 1B) organized in three third-order stratigraphic sequences (Assine et al., 2014). Sedimentation occurred under progressive conditions of epeiric marine ingressions (Prado et al., 2015; Goldberg et al., 2019; Melo et al., 2020; Bom et al., 2021; Varejão et al., 2021a), from dominantly fluvial settings (Barbalha Formation; Scherer et al., 2015), through freshwater, hypersaline and evaporitic lakes (Barbalha, Crato and Ipubi formations; Neumann et al., 2003; Scherer et al., 2015; Fabin et al., 2018; Varejão et al., 2021a), to transitional and marine settings (Crato and Romualdo formations; Custódio et al., 2017; Varejão et al., 2021a).

The Aptian Crato *Konservat-Lagerstätte* is one of the most extraordinary and world-renowned Gondwana fossil deposits (e.g., Martill et al., 2007; Ribeiro et al., 2021). This fossil-rich interval in the lower part of the Crato Formation (Santana Group, Araripe Basin) was generated in a shallow, hypersaline lake subject to periodic fluctuation in the water level (Ribeiro et al., 2021; Varejão et al., 2021a). The exceptional preservation was mediated by microbial mat entombment (Varejão et al., 2019; Dias and Carvalho, 2022; Dias et al., 2023) in the coastal areas of a wetland system (Ribeiro et al., 2021).

As revealed by the high-resolution stratigraphic analysis and mapping (Varejão et al., 2021a), the macrofossil record outside the microbially-induced laminated limestone is meager in the ~90-m-

thick sedimentary succession of the Crato Formation. An exception is the so-called Caldas Bed, a regionally persistent, 0.85- to 2-m-thick fossil-bearing muddy interval (Varejão et al., 2021b). At its type locality (Nova Olinda municipality, Ceará State), the bed is a coarsening-upward succession of gray/green mudstone and interbedded sandy siltstone and claystone (Varejão et al., 2021b).

The fossil content of the Caldas Bed encompasses typical freshwater bivalves, small gastropods, spinicaudatans, plant remains, trace fossils, and rare ostracods (Silva et al., 2020a, 2020b; Varejão et al., 2021b). The endemic freshwater bivalves stand out as one of the main invertebrate groups of the benthic fauna from the Araripe Basin. The taxonomy and paleoecology of these unionoids were analyzed at various localities of the Caldas Bed (Silva et al., 2020a, 2020b). In the Três Irmãos quarry, Nova Olinda municipality, the unionoid-rich strata contain three endemic freshwater species, all of which were described by Silva et al. (2020) (i.e., *Araripenaia elliptica*, *Monginellopsis bellaradiata*, and *Cratonaia novaolindensis*) on the same bedding planes (Silva et al., 2020a, 2020b). Thus, the Caldas Bed records a benthic assemblage representing a short-term isochronous regional freshening event, marked by abrupt environmental changes in sedimentation pattern, water depth, salinity, oxygenation, and water chemistry (Varejão et al., 2021a, 2021b).

The new bivalve-bearing succession is characterized by coarsening-upward facies associations (Varejão et al., 2021a) (Fig. 1C). In the lower part, gray silty shale deposits with flaser bedding intervals containing *Planolites* and *Teichichnus* occur between wave ripple cross-laminated and hummocky cross-stratified fine-grained sandstone with common escape trace fossils. Towards the top, the shale beds are overlain by a fine-grained sandstone with ripple cross-lamination, horizontal lamination, and trough cross-stratification containing plant fragments. Occasionally, the base of the sandstone facies displays ball-and-pillow structures. The bivalve assemblage occurs in the last coarsening-upward succession, in a siltstone bed sandwiched between the shale and sandstone facies (Fig. 1C).

3. Material and methods

In total, 1058 bivalve specimens were investigated. Most of them ($n = 1055$) were collected during field campaigns in the Sobradinho locality, Araripe Basin, between 2020 and 2022 (see Varejão et al., 2021a) (Fig. 1A) (UTM 24 M 482,044E/9,162,517S). In addition, three specimens come from the Crato Formation, Caldas Bed, at the Rio da Batateira section (UTM 24 M 449,866E/9,198,487S), in the urban area of the city of Crato, Ceará. These specimens are used solely to complement the description of the new mytilid bivalve, since their state of preservation is relatively good in comparison to those found in the Sobradinho section. In general, the specimens from the Sobradinho section, Jardim municipality, Ceará State, occurring in a weathered siltstone, are poorly preserved. Casts were prepared using plasticine (FIMO brand) to enhance internal characters, such as muscle scars, pallial line, and hinge. A few specimens were coated with magnesium oxide to improve some morphological characters. After that, they were photographed using a Zeiss Discovery v20 stereo microscope, equipped with an AxioCam mRC camera, CL600 led lights, and Planapo 1.5x FWD 30 mm, 1.0 × 60 mm and Achromat 0.3x FWD 236 mm lenses. The images were then edited in Adobe Lightroom Classic, Photoshop CC and/or Corel PhotoPaint X8 softwares. Shell drawings and plates were prepared using Corel Draw X8.

Shells were measured according to Stanley (1972) and Kauffman (1973). Most specimens were unmeasurable due to poor preservation and strong valve compaction, which also led to an underestimation of the number of articulated shells. The measurements

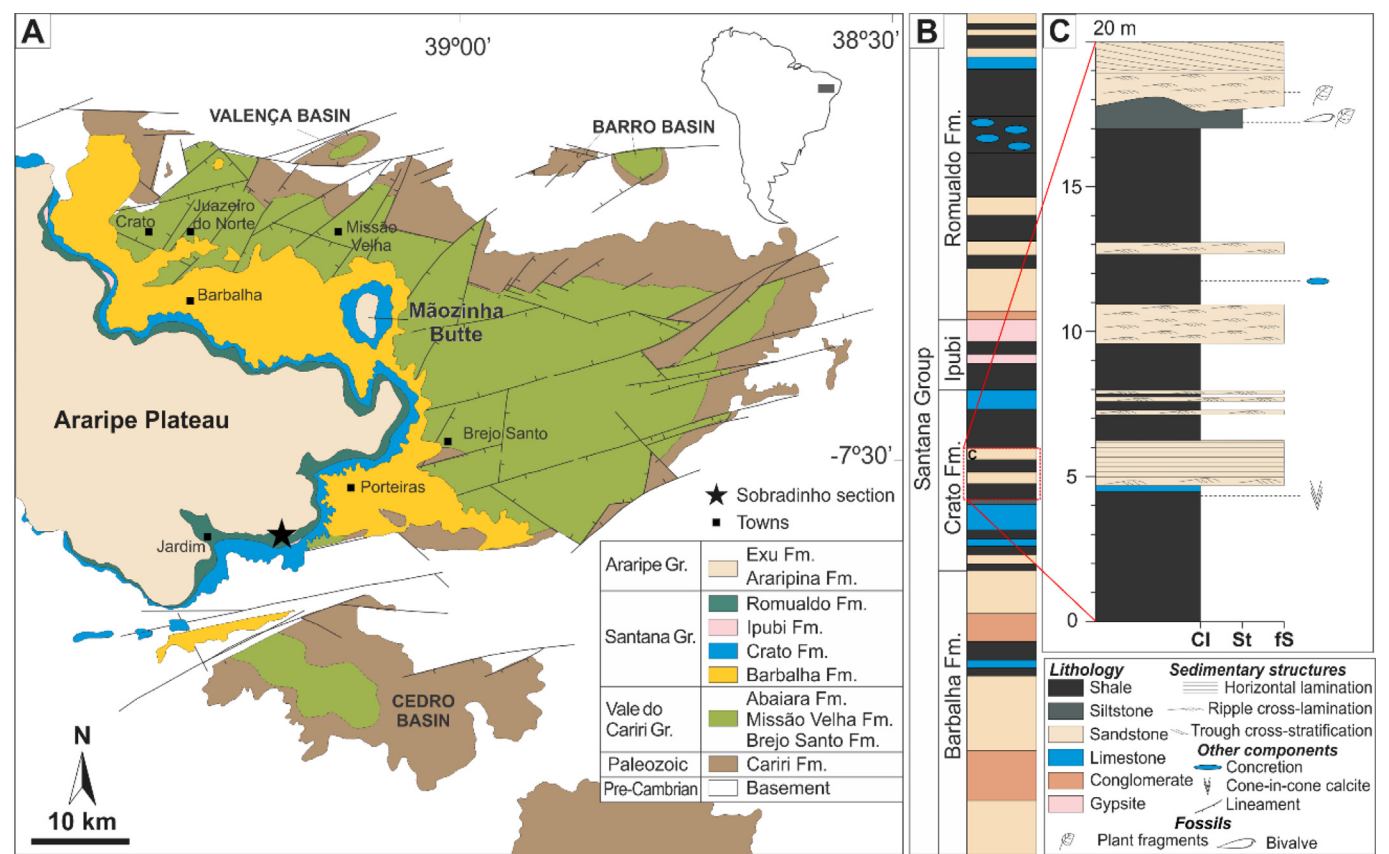


Fig. 1. A. Geological map of the eastern Araripe Basin (modified from Assine, 2007). B. Schematic sedimentary column of the Aptian succession, with the inferred stratigraphic position for the studied interval of the Crato Formation. C. The Crato Formation at the Sobradinho section, and the stratigraphic position of the newly reported assemblage in a siltstone bed. Explanation: Cl – clay; St – silt; fs – fine sand.

given in Table 1 are from the best-preserved individuals within a hand sample that contains several valves.

The systematic classification follows Bieler et al. (2010) and Silva et al. (2020b) for the freshwater bivalves, and the taphonomic terminology is based on Kidwell et al. (1986) and Brett and Baird (1986). All studied specimens are housed in the Paleontological collection of the Sector of Zoology of the Department of Biodiversity and Biostatistics, São Paulo State University, Botucatu Campus, São Paulo, Brazil, under accession numbers with the prefix DZP-.

Table 1
Shell measurements (mm) of *Modiolus?* sp., Crato Formation, Araripe Basin, north-eastern Brazil. Herein we include only samples where at least one of the dimensions were measurable.

Sample	Length	Height	Width
21125F	2.5	4	1
21127A	2.5	3	—
21134A	2.5	3.5	—
21135	2.5	—	—
21141	1.5	—	—
21152	2.5	3.5	—
21154	2.5	3.5	—
21157	2.5	3.5	—
21180AB1	2	3	—
21183AB	2.5	4	—
21187AB	2.5	4	—
22173AD	1.5	3	—
22174	2	3	—
22175	3	3.5	—

4. Results

4.1. Systematic paleontology

Subclass Autobranchia Grobben, 1894
Superorder Pteriomorpha Beurlen, 1944
Order Mytilida Férussac, 1822
Superfamily Mytiloidea Rafinesque, 1815
Family Mytilidae Rafinesque, 1815
Subfamily uncertain

Genus uncertain

Modiolus? sp.

Fig. 2

Material. DZP-1030, 1032, 1051B, 20311, 21120–21122A–F, 21125A–F, 21127A–B– 21130A–B, 21132, 21134A–G–21137, 21139, 21141, 21142–21148A, 21151A–B, 21152, 21154–21161A–D, 21167, 21170A–CI–21175, 21177, 21180A–BI, 21182A–D–21185A–B, 21187A–B–21193, 21195–21202, 21205, 21207–21212A–B, 21217, 21218, 22172I–22178I.

Measurements. See Table 1.

Description. Shell small to very small (maximum length ~3.0 mm), very thin, more or less modioliform, non-twisted. Valves moderately to strongly inflated, distinctly inequilateral (Fig. 2). Umbo at or close to anterior end. Maximum convexity mid-umbonal. Ventral margin short and straight; posterior margin rounded; dorsal margin moderately straight. Lacking anteroventral lobe and umbonal ridge (Fig. 2). Byssal gape not observed. Shell smooth except

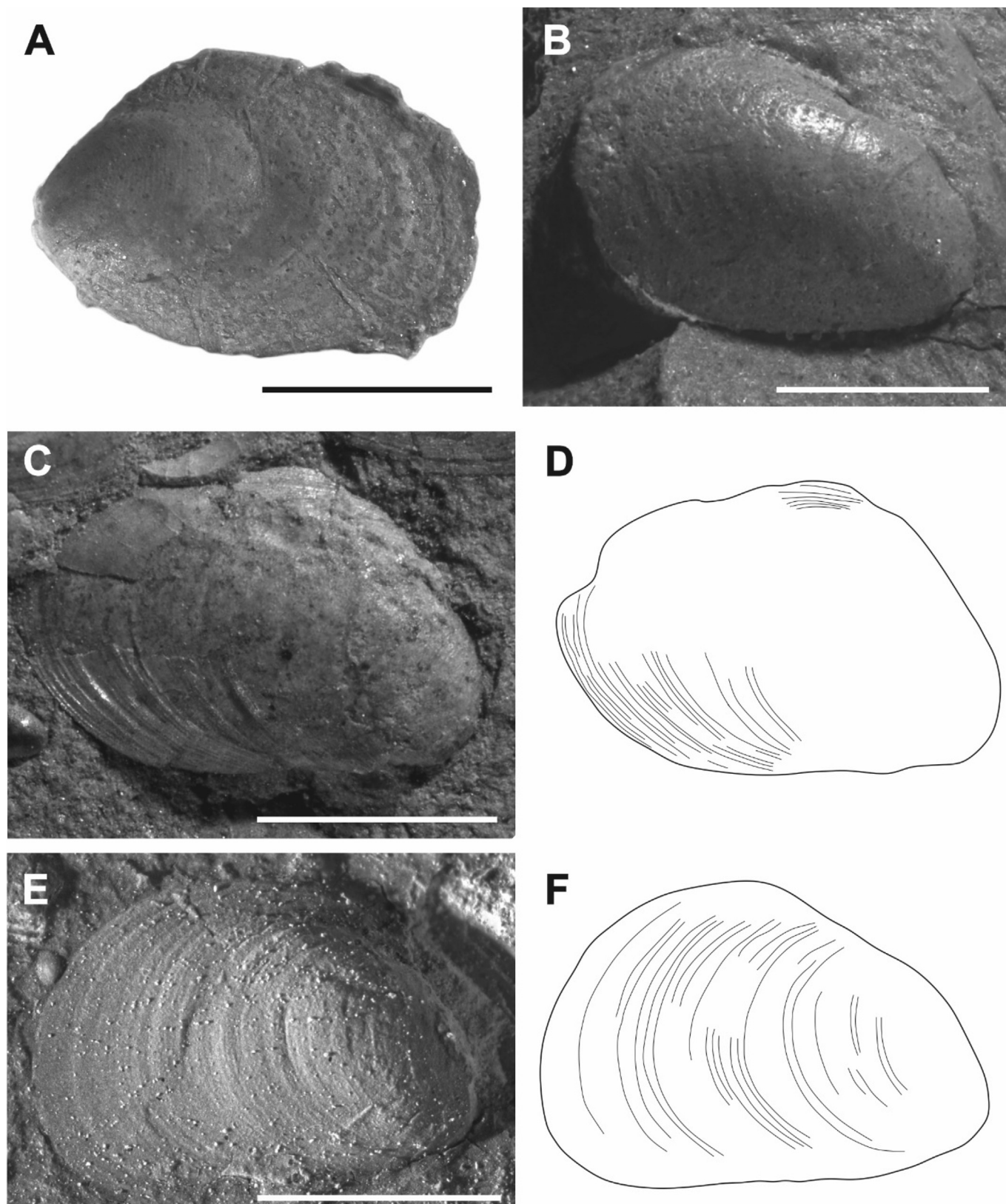


Fig. 2. *Modiolus?* sp. A-C, E. Composite molds, DZP-21125F, DZP-21121, DZP-22173Al, DZP-1032. A-B. Lateral view, showing general outline of a left (A) and a right valve (B). C. Lateral view of a right valve, note shell remains on posteroventral portion of the specimen. D. Drawing of C, highlighting irregularly spaced growth lines. E. Lateral view of a right valve with very conspicuous growth lines. F. Drawing of the specimen in E, bringing out the general outline of the shell and the growth lines. All specimens were described in the Sobradinho section, except for DZP-1032, depicted in E, which was collected in the Crato Formation, Caldas Bed, at the Rio da Batateira locality (see also Varejão et al., 2021a). Scale bars = 2 mm.

for commarginal growth lines. Dentition, musculature and ligamental groove unknown.

Remarks. The poor preservational state of the shells make it difficult to accurately assign them to a genus, or even a subfamily. Indeed, the hinge, dentition, muscle scars and other internal characters of the shells are unknown. For this reason, we keep this bivalve in open nomenclature, hence the question mark in the genus name.

As the shells are generally very poorly preserved and typically compressed, it is difficult to compare them with other mytilids. However, their gross morphology closely resembles that of *Mytilus lovei* from the Upper Cretaceous Harebell Formation of Wyoming, USA. Nonetheless, among the analyzed material, the specimens shown in Fig. 2 are less compressed and broken, demonstrating a short, more or less modioliform outline of the shell.

Since this mytilid bivalve is recorded in direct association with typical freshwater bivalves (*A. elliptica* and *M. bellaradiata*) we may exclude several mytilid subfamilies, such as Bathymodiolinae, Lithophaginae, and probably Crenellinae. The presence of a terminal umbo and the lack of a lobe makes *Modiolus?* sp. comparable to some genera of the family Dreissenidae, a group of brackish to freshwater mytilid bivalves, such as *Mytilopsis*, *Congeria*, and *Dreissena*. However, the gross morphology of *Modiolus?* sp. is very distinct from that of dreissenids, which are typically falcate in outline. Furthermore, these shells commonly carry a strong umbonal ridge (see Kauffman, 1973), a character that is missing in the mytilid shells of the Crato Formation.

The first record of mytilid bivalves in the Cretaceous strata of the Araripe Basin was made by Beurlen (1963), who mentioned (although did not describe) the presence of *Brachidontes* in rocks of the Santana Group. Pereira et al. (2015) described them as a new species of *Brachidontes* (i.e., *Brachidontes araripensis*), and Fürsich et al. (2019) referred them to *Musculus araripensis* (Pereira et al., 2015).

The tiny mytilids from the Crato Formation clearly differ from *Brachidontes*, which has a trapezoidal shell with a well-marked lateral sulcus and radial ornamentation across the entire shell. The shell of *Musculus* is also trapezoidal, with a lateral sulcus and radial costellae on the anterior and posterior margins. Radial costellae are lacking in the Crato specimens, whose general morphology resembles that of the Santonian bivalve *Modiolus capitatus* from the Hochmoos Formation, Bibereck, Gosau (Austria) (Dhondt, 1987, pl. 2, fig. 2), although *M. capitatus* is significantly larger (up to 49.5 mm in length) than the tiny *Modiolus?* sp. (Table 1). Size differences, apart from being an intrinsic characteristic of a species, can also be explained by ecological traits of a given environment (e.g., food availability, temperature, etc.) and, therefore, do not hamper taxonomic comparisons.

Superorder Heteroconchia Gray, 1854

Order Unionida Gray, 1854

Superfamily Trigonioidoidea Cox, 1952

Family uncertain

Genus *Monginellopsis* Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina, Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Monginellopsis bellaradiata Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina, Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020
Fig. 3A, B

Material. DZP-21122AB.

Remarks. One broken right valve represented by part and counterpart, closely resembling *M. bellaradiata* is shown in Fig. 3A, B. The shell is very small, probably a juvenile specimen, and moderately inequilateral. The anterior margin is rounded, but other margins are not preserved. The umbo is prominent, broad, moderately projecting above the hinge line, and prosogyrate. The typical ornamentation of *M. bellaradiata*, with at least 14 irregularly spaced, broadly rounded radial ribs with broad interspaces is visible in the specimen (Fig. 3A, B). The ribs are strongly crenulated throughout. The regularly spaced growth lines, which cross the ribs and interspaces and result in an undulated pattern, a typical character of the species, are also clearly discernible (Fig. 3A, B). Unfortunately, the hinge, muscle scars and other characters are not observed given the state of preservation.

Superfamily uncertain

Family uncertain

Araripenaia elliptica Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina, Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020
Figs. 3C-D, 4

Material. DZP-21122AII, 21122FII, 21145II, 21170II, 21174, 21180II, 21189II, 21209.

Out of the eight incomplete specimens found, three are external molds (with undeterminable valves), two composite molds, of which one is a left valve and the other shows splayed open shells (Fig. 3D), and three are internal molds of left valves.

Remarks. Most of the specimens are severely fragmented by compaction and/or poorly preserved. The shells are thin and equivalved, showing diagnostic characters of *A. elliptica*. The valves are laterally compressed with a transversely elliptical outline. The anterior margin is strongly convex, but the other margins are only partially preserved or completely missing (Fig. 3C-D). A notable feature of our specimens (Figs. 3C-D, 4) is the typical umbonal region with slender, inverted V-shaped riblets and the radial riblets on its central part (Fig. 4), as described in Silva et al. (2020a). Slightly irregular commarginal growth lines are conspicuous on the entire shell surface (Fig. 3C-D). Anatomical traits that are also commonly present in *A. elliptica*, such as the hinge and pustules, are not observed in the studied specimens given their poor preservational state. In the analyzed specimens, the muscle scars and pallial line are not preserved, as in those specimens previously described by Silva et al. (2020b).

4.2. Faunal composition

Based on the data presented above, the taxonomic composition of the studied assemblage includes bivalve species of different environments (i.e., brackish water and freshwater ones). In total, 1055 bivalve specimens were recorded, but the proportion of shells from both groups remarkably differs.

4.2.1. The brackish-water bivalves

Among the 1055 bivalve specimens collected, *Modiolus?* sp. is the dominant species in the assemblage ($n = 1046$; 99.14%). *Modiolus?* sp. is a very small, epibyssate, suspension-feeding mussel, probably a brackish (to marine) species (Kauffman, 1973). As mentioned in the preceding systematic section, the shells are morphologically very different of those of freshwater Dreissenidae.

4.2.2. The freshwater bivalves

This group is represented by two (i.e., *A. elliptica* and *M. bellaradiata*) of the three typical endemic freshwater bivalve species of the Crato Formation (Silva et al., 2020a, 2020b). In the

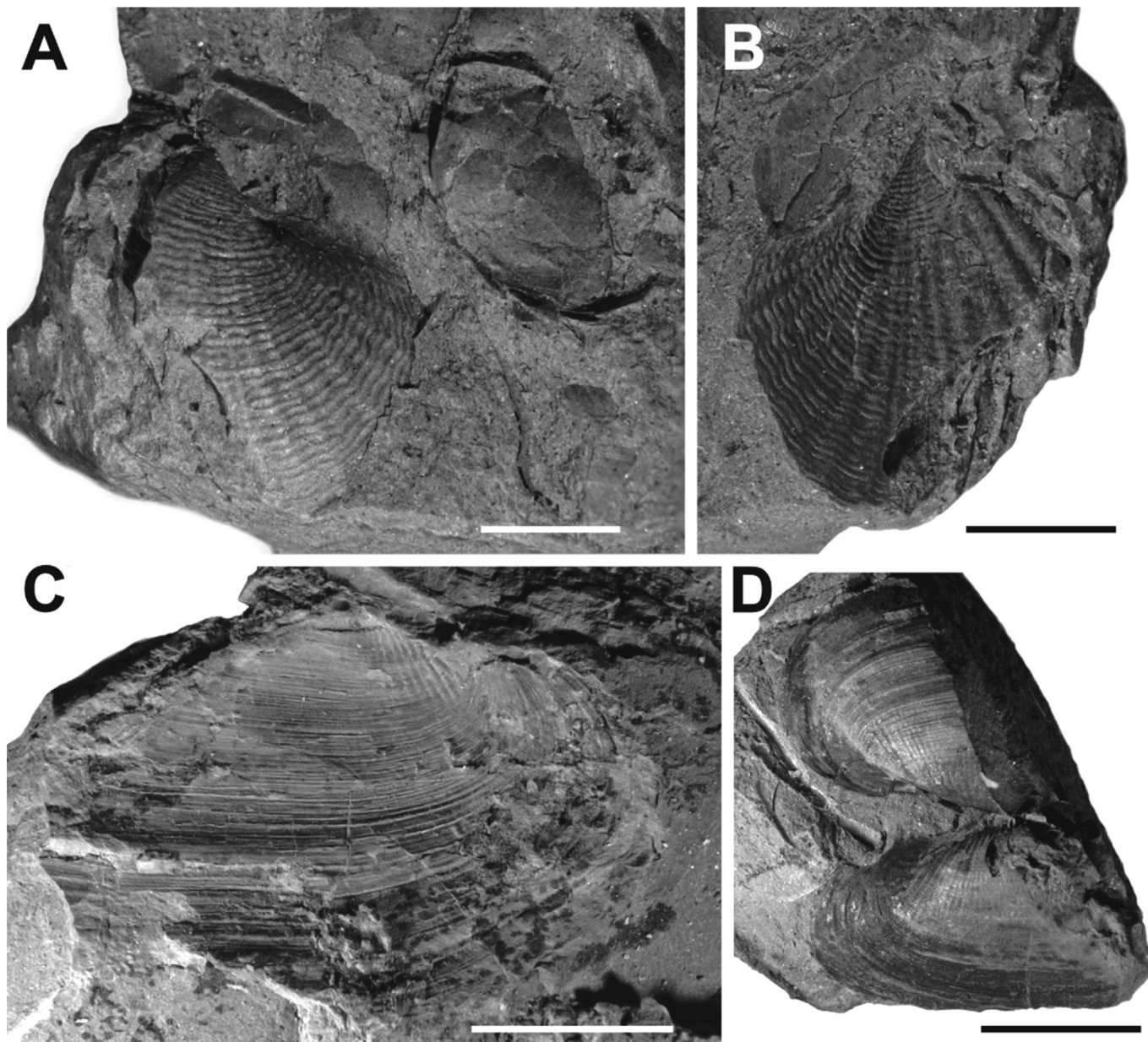


Fig. 3. Freshwater bivalves from the *Modiolus?* sp. dominated assemblage. A-B. Juvenile specimen of *Monginellopsis bellaradiata*. A. Right valve, composite mold, DZP-21122B. Note the broad, rounded radial ribs that are typical of this species. B. Counterpart of the specimen in A. C. Incomplete composite mold of an *Araripenaia elliptica* right valve, DZP-21209. Note the characteristic radial riblets near the umbo. D. Incomplete composite mold of a splayed specimen of *A. elliptica*, DZP-21174. Scale bars: A-B = 2 mm; C-D = 5 mm.

new assemblage, these bivalves are rare. Of the two, *A. elliptica* ($n = 8$; 0.76%) is more common, since only one specimen of *M. bellaradiata* (0.09%) was found.

The semi-infaunal, suspension-feeding *A. elliptica* and *M. bellaradiata* are typical freshwater bivalves. They colonized soft, fine-grained, and siliciclastic-dominated bottoms (Silva et al., 2020b). As described in Silva et al. (2020b), the shells of *A. elliptica* and *M. bellaradiata* are posteriorly expanded, and the ventral margins are curved. Such shell morphology is more characteristic of bivalve species thriving in a large body of slowly moving or standing waters (i.e., lakes, bays) than in fast flowing rivers (see Fürsich and Kauffman, 1984, p. 523).

Finally, these bivalves, as well as *Modiolus?* sp., are occasionally associated with comminuted and/or cm-long carbonized plant remains (Fig. 5).

4.3. Taphonomy

Bivalves of both groups are usually preserved as molds (internal, external, composite), but some still display remains of original shell. However, given the nature of the sedimentary matrix and rock weathering, the preservation quality of the bivalves is generally poor. The plant remains, in turn, are carbonized.

Most specimens of *Modiolus?* sp. seem to be closed-articulated, and the shells are strongly compressed, showing radial fractures (Fig. 6). This taphonomic condition is easily discernible in the *Modiolus?* sp. shells, in which the closed valves of some specimens have been so much compressed that they appear as a single shell. Among the identifiable shells of *A. elliptica* some are composite molds, including one articulated (i.e., splayed) specimen, one left

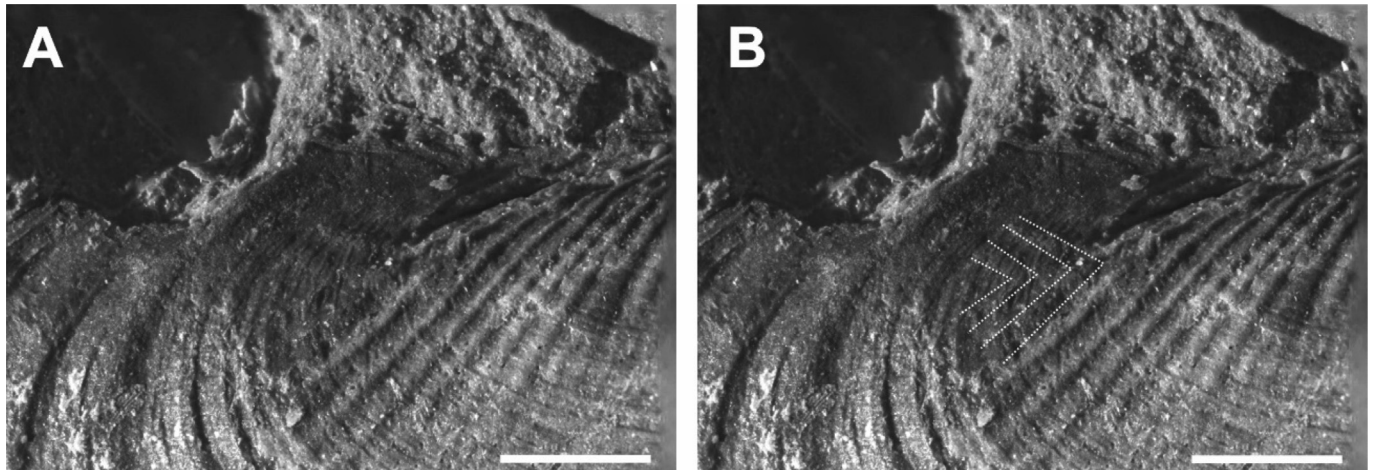


Fig. 4. A. Close-up of specimen DZP-21174. B. Note the V-shaped riblets, a diagnostic feature of the ornamentation of *Araripenaia elliptica*. Scale bar = 1 mm.

valve (Fig. 3C), and three left valves that are internal molds. The single specimen of *M. bellaradiata* is a right valve (Fig. 3A, B).

Bivalve sorting by shape and size is not observed in the studied material, although most of the shells of *Modiolus?* sp. that could be measured have nearly the same size (i.e., ~2.5 mm of length; Table 1). Co-occurring on the same bedding planes are also *A. elliptica* shells, the maximum length of which is ~15 mm in the case of a broken incomplete valve. Both bivalves differ distinctly in shape and are also associated with plant remains (e.g., Fig. 5).

In plan-view, the bivalve specimens are dispersed to loosely packed in the matrix (sensu Kidwell et al., 1986). In cross-section, the shells are concordant to the bedding plane, and perpendicular- or oblique-oriented specimens were not found. At outcrop scale, the shells of *Modiolus?* sp. may occur as patchily developed, two-dimensional, elongated clusters (see Kidwell et al., 1986, p. 230, fig. 3) (Fig. 7).

Shell fragments produced by biostratinomic processes are rare or even absent. Most of the fragmentation was produced during the diagenetic stage or sampling. Indeed, the shells of *M. bellaradiata* and *A. elliptica* in Fig. 3 were fragmented during sampling, given the fragile and deeply weathered nature of the rock.

5. Discussion

5.1. Paleoenvironmental setting

The new fossil assemblage is confined to a siltstone stratum within a shallowing upward succession (Varejão et al., 2021a). The interval below the siltstone bed is interpreted as representing shoreface to offshore transition deposits, and the overlying facies are interpreted as having been deposited in the shoreface to foreshore (Varejão et al., 2021a). The sedimentary stacking and the existence of marine ichnotaxa (i.e., *Teichichnus*) and land-derived comminuted plant debris attest that deposition of this unit took place in a semi-confined bay system (Varejão et al., 2021a).

The composition and state of preservation of the bivalves in the siltstone bed records rapid sedimentation under conditions of highly fluctuating salinity. The former is also supported by the presence (or even dominance) of closed-articulated shells, as in the case of *Modiolus?* sp., the latter by bivalves that lived in different salinity regimes. Since the hinge of *Modiolus?* sp. is not firmly locked by teeth, after death their valves would have easily opened

and become separated (i.e., disarticulated) once the ligament decayed. In other words, these mytilid shells could have been preserved this way only under conditions of rapid burial and low residence time at the sediment–water interface. Most of the closed-articulated shells of this species were also strongly compacted during diagenesis (Fig. 6).

The extremely low diversity of the fossil assemblage and the small size of the dominant bivalves are good indicators of environmental stress (e.g., Fürsich et al., 2019), probably tied to salinity fluctuations. Such an environment could be a semi-confined embayment, an interpretation supported by ichnological, sedimentological and stratigraphic data (Varejão et al., 2021b).

5.2. Spatial mixing versus environmental condensation

The assemblage encompasses a mixture of bivalves with different modes of life and ecological particularities. The occurrence of typical freshwater bivalves together with *Modiolus?* sp. shells on the same bedding plane is puzzling and may be tied to (a) spatial mixing and/or (b) environmental condensation.

Documentation of transport of bivalve shells is available for all sedimentary settings, but the data summarized by Kidwell and Bosence (1991) (see also Flessa, 1998) indicate that such transport largely occurs within habitat. In other words, most shells are not displaced from their original habitat and, if this occurs, the transported shells represent a small fraction of the bioclasts in the recipient assemblage (Cadée, 1968, 1984). In the studied assemblages, shell transport has been limited for the shells of both the freshwater and brackish water bivalves. For instance, signs of abrasion and shell fragments are mainly absent. A clear example is the external surface of *M. bellaradiata* shells, on which the delicate ornamentation is preserved (Fig. 3A, B). This would not have been possible if the shells were continuously reworked or transported at the sediment–water interface and supports a rapid burial scenario.

Although shell articulation may be suggestive of a low degree of lateral transport and *in situ* preservation of *Modiolus?* sp. shells, we must consider that closed articulated bivalves may also have been transported alive (see also Fürsich and Oschmann, 1993), especially when associated with high-energy events. Cadée (2002) showed that small closed articulated freshwater shells of *Dreissena polymorpha*, can be transported by floating (for days) in the water column in beach (foreshore) settings. However, for this process to

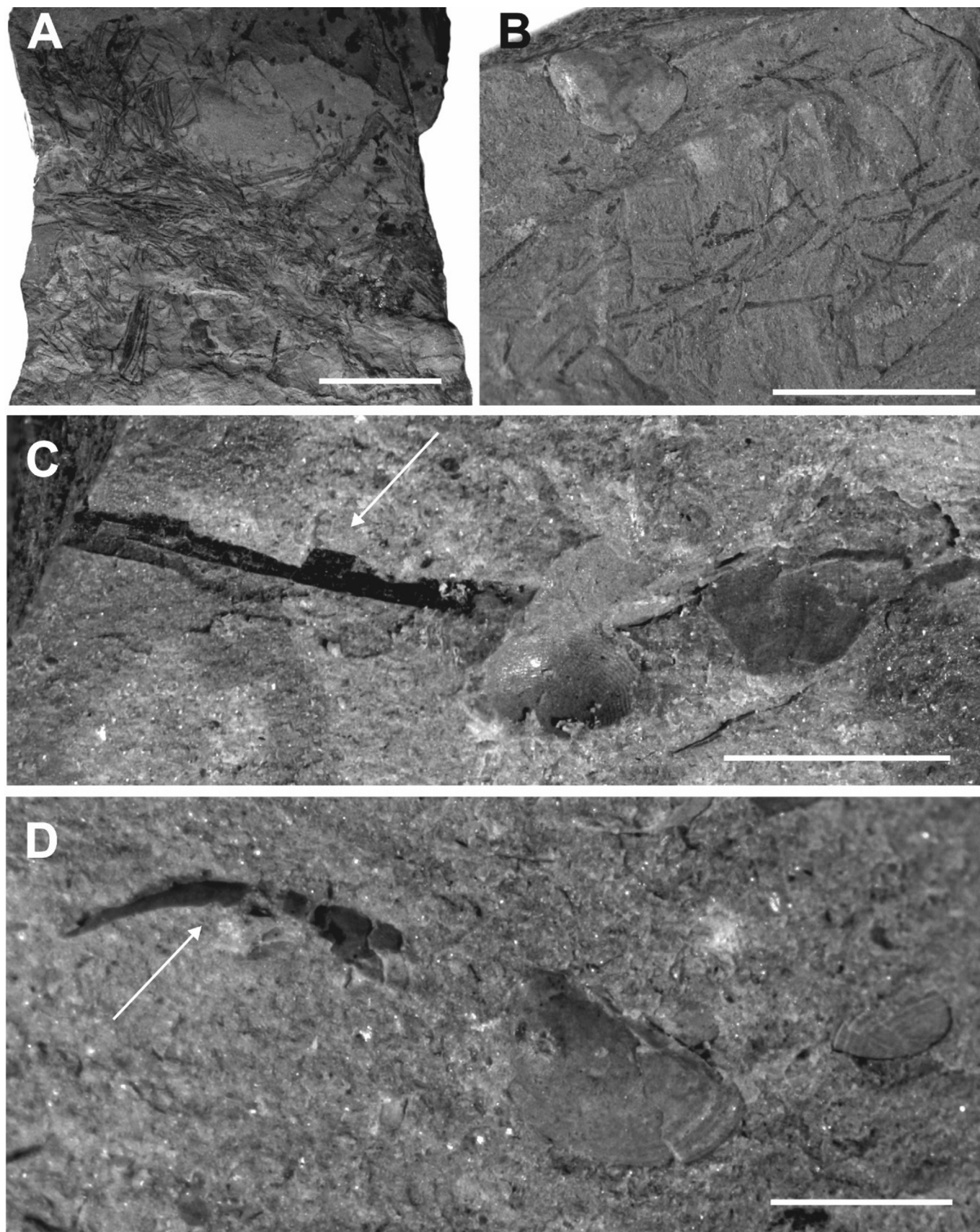


Fig. 5. A. Oriented plant fragments. DZP-21124. B-D. Specimens of *Modiolus?* sp. occurring in association with carbonized plant remains. B. Sample DZP-21152. C-D. Note the plant fragments (white arrows); DZP-21201III and DZP-21201, respectively. Scale bars: A = 10 mm, B-D = 2 mm.

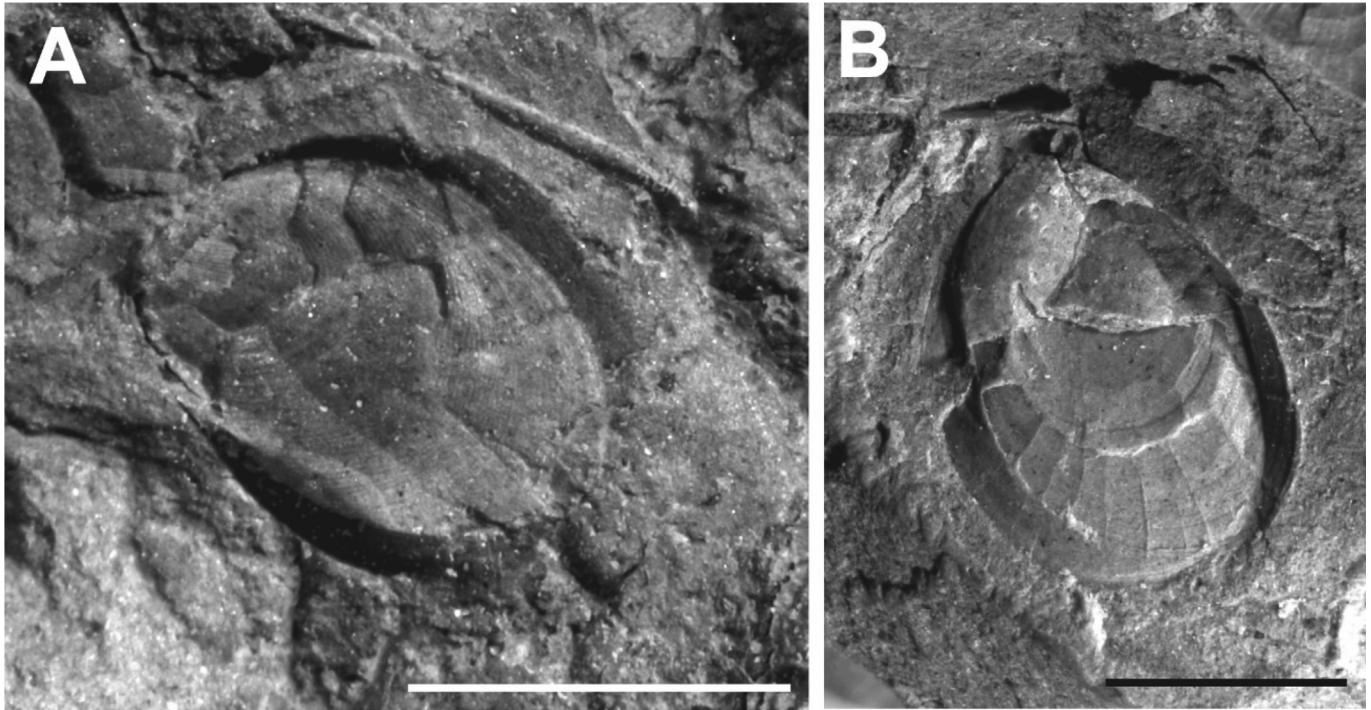


Fig. 6. A–B. Specimens of *Modiolus?* sp. showing radial fractures, caused by intense compaction, DZP-21192A and DZP-21152I, respectively. Note that both specimens are closed-articulated. Scale bars = 2 mm.

occur, living (or dead) shells must be transported to the beach where the bivalve dries with the adductor muscles still in action (Cadée, 2002). The dried bivalve remains glue the valves together this way trapping air inside (Cadée, 2002). In our fossil assemblage, there is no evidence of subaerial exposures of either bivalves and/or sediment, a necessary condition to attest the possible floating of small articulated shells.

In contrast, current-oriented plant fragments associated with the bivalves suggests rapid deposition of sediment from continental areas during events of high run-off (Fig. 5A). Likewise, the closed-articulated shells of *Modiolus?* sp. are arranged in cm-long, stringer-like concentrations (see Kidwell et al., 1986) that may represent clusters of individuals modified by bottom currents. Yet, the presence of predominantly articulated valves of *A. elliptica* (Fig. 3D), is indicative that the post-mortem residence time of these shells on the sediment–water interface was also short, and that the shells did not undergo extensive lateral transport or reworking (see also Brett and Baird, 1986; Fürsich and Pandey, 1999). Indeed, these conditions would not have been possible if the bivalve shells were continuously reworked or transported at the sediment–water interface. In summary, the transport of shells from their habitat was limited, making them parautochthonous elements. If this is true, how could shells from freshwater environments and brackish water settings become mixed?

Another possibility is that the assemblage represents a case of environmental condensation (Fürsich and Kauffman, 1984). Such an assemblage can be recognized by a set of features, including the presence of ecologically incompatible faunas and preservational differences (also including shell infilling) (Fürsich and Kauffman, 1984, p. 506). In the present fossil assemblage, the co-occurrence of ecologically incompatible bivalve species is striking. In addition, most of *Modiolus?* sp. specimens are preserved with remains of original shell and, when preserved closed-articulated, they were

not filled with sediment (as suggested by the collapse of shells). The valves of the freshwater bivalves, which represent only a small part of the assemblage, are mainly preserved as molds, suggesting differences in the mineralogy and microstructure between their shells. It seems that the brackish water *Modiolus?* sp. and the freshwater unionoids lived in the same area, but at different times and under different salinity regimes. During deposition of the bed, brackish conditions probably dominated, as indicated by the dominance of the mytilid bivalves. Indeed, if the background conditions were freshwater, then one would expect more unionoid bivalves in the assemblage, which is not the case. A model proposition for the environmental condensation of this assemblage is presented in Fig. 8.

5.3. Paleoautoecology and population dynamics

As mentioned above, *Modiolus?* sp. closely resembles *M. lovei* from the Harebell Formation of northwestern Wyoming (Kauffman, 1973). According to this author, *M. lovei*, similarly to the herein described *Modiolus?* sp., also occurs in association with nonmarine bivalves (Kauffman, 1973). The gross morphology of *Modiolus?* sp., as in *M. lovei*, indicates close affinities with brackish to marine Mytilidae, rather than with freshwater or slightly brackish ones. This is also supported by the scarcity of freshwater bivalves compared with the great abundance of the mytilids in the assemblage.

Like *M. lovei* from the Upper Cretaceous Harebell Formation (Kauffman, 1973), *Modiolus?* sp. displays a somewhat narrow size range (Table 1), with most of the shells being 2.5 mm in length. This argues for a prevalence of juvenile individuals, possibly representing a seasonal spatfall and a single age group. The spatfall was then completely killed before the individuals reached the adult stage, probably during their first year of growth

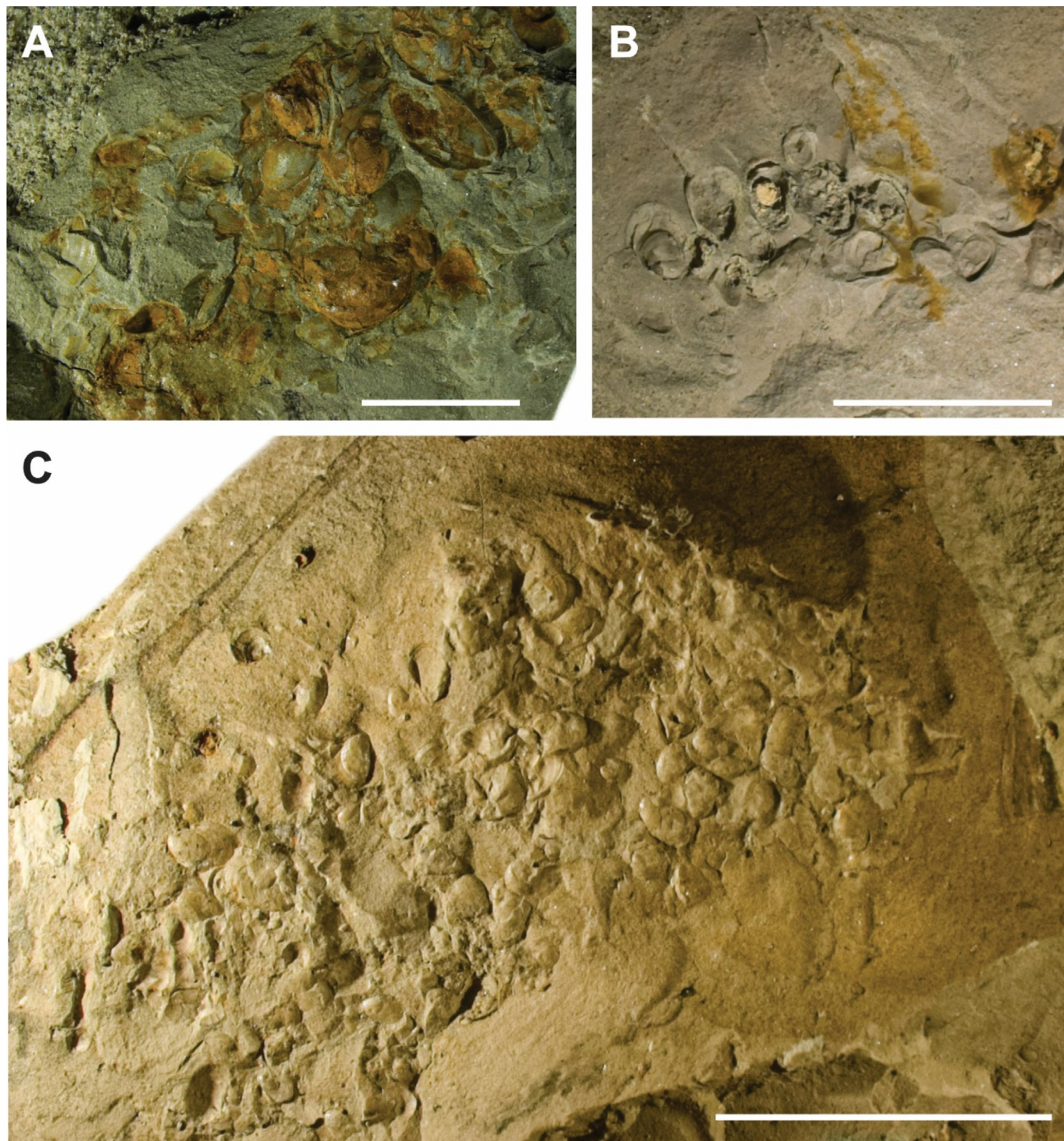


Fig. 7. A-C. Samples showing accumulations of *Modiolus?* sp. shells. A. DZP-21171, B. DZP-21190, C. DZP-22173A. Scale bars: A = 5 mm, B = 10 mm, C = 20 mm.

(Kauffman, 1973; Fürsich and Kauffman, 1984). Such growth patterns are typical of populations that invade habitats that provided suitable living conditions for a limited time interval (Kauffman, 1973).

The sediment in which the endobyssate bivalve *Modiolus?* sp. occurs is devoid of coarse sediment particles, but some of their

articulated shells are found in close association with plant fragments (Fig. 5B, C). In various sedimentary environments, byssate bivalves are known to live attached to such fragments (Karatayev et al., 2007; Garton et al., 2013). However, clear evidence that the bivalves used the plant fragments for attachment is still lacking.

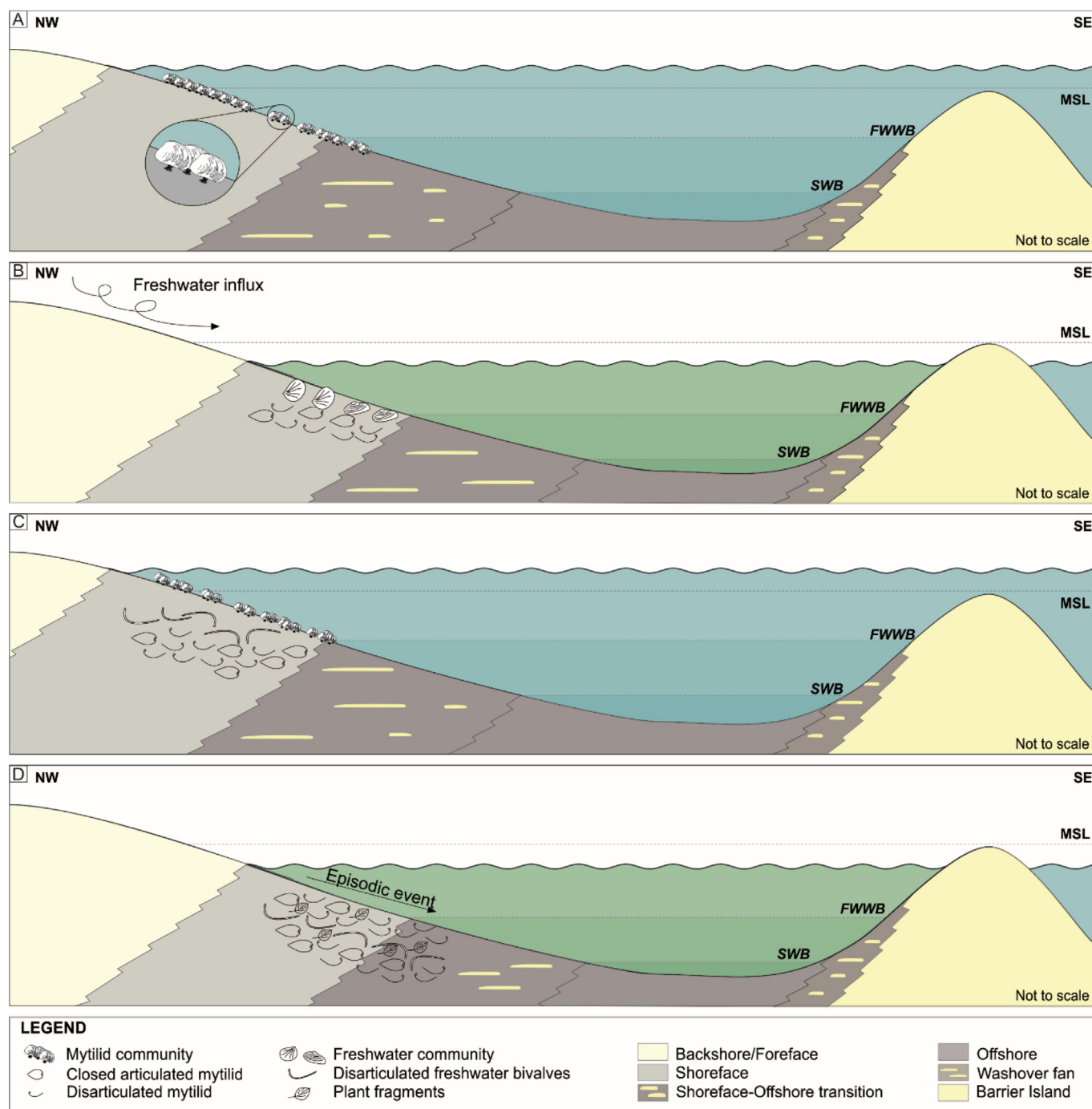


Fig. 8. A simplified model for the environmental condensation of a shelly bivalve assemblage during the Crato Formation deposition. A. A semi-confined embayment setting with brackish water developed during a period of sea level rise. Bottoms are rapidly colonized by *Modiolus?* sp. B. Brief sea level change, coupled with freshwater influx, is accompanied by the development of typical freshwater bivalve fauna with *Araripenaia elliptica* and *Monginellopsis bellaradiata*. C. Abrupt variation in water salinity tied to rapid climatic changes is followed by the disappearance of freshwater bivalves and bottom colonization by mytilid bivalves. D. Inflow of freshwater and sediments during periods of accentuated runoff is coupled with salinity variations and mixture of shells and comminuted plant remains. Explanation: FWWB, fairweather wave base; MSL, maximum sea level; SWB, storm weather wave base.

6. Concluding remarks

Until now, the presence of bivalve mollusks in the Aptian Crato Formation of the Araripe Basin was confined to the up to 2-m-thick coarsening-upward succession of gray/green mudstone and interbedded sandy siltstone and claystone of the Caldas Bed (Varejão et al., 2021a). This stratigraphic interval was recognized at several

localities along the outcrop belt of the Crato Formation. Bivalves in the Caldas Bed are mainly represented by endemic freshwater species (i.e., *C. novaolindensis*, *A. elliptica*, and *M. bellaradiata*). The new bivalve occurrence documented in this contribution is significant, because it indicates that: (a) the Crato bivalves are recorded in a distinct facies association from that of the Caldas Bed (Varejão et al., 2021b); (b) other bivalve groups (i.e., *Modiolus?* sp.) also

colonized the Araripe Basin during the deposition of the Crato Formation; (c) some species were able to thrive under paleo-environmental conditions (i.e., a semi-confined embayment setting) differing from those recorded in the Caldas Bed, and (d) environmental condensation played a significant role in shaping the faunal composition of the assemblage, offering us a snapshot of benthic invertebrates that lived at different times in a high-stress embayment environment that existed in the middle part of the Crato Formation. The paleoenvironmental scenario depicted is very different from depositional settings hitherto known for the bivalve-rich beds (i.e., Caldas Bed) of this unit (Varejão et al., 2021b).

Finally, based on the available stratigraphic information (Varejão et al., 2021a, 2021b), the analyzed fossil occurrence is located approximately 30 m below the top of Crato Formation, thus considerably expanding the vertical distribution of bivalves (i.e., *A. elliptica*, *M. bellaradiata*, *Modiolus?* sp.). Furthermore, our data clearly demonstrates that the Crato Formation contains key fossils preserved in rocks other than the famous, laminated limestone *lagerstätte* with exquisitely preserved fossils.

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgments

We deeply appreciate the corrections, modifications and suggestions made by two anonymous reviewers and the Editor (E. Koutsoukos), which improved the final version of the manuscript. Financial support to this project was provided by FAPESP, 16/13214-7, 17/22036-8, 17/20803-1, 18/01750-7, and 20/15609-4. Partial financial support was also offered by CNPq (401039/2014-5, 304800/2017-1) and Petrobras (2014/00519-9), to which we also thank. National Mining Agency (ANM), former National Department of Mineral Production, DNPm, provided us with all fossil collecting permits, which we thank for the support. This study was made with institutional support of the São Paulo State University. M.L. Assine, M.G. Simões and L.V. Warren are research fellows of CNPq. M.G. Rodrigues is fellow of doctoral scholarship of Training of Human Resources in Petroleum Geology Program/Unesp-PRH 40-ANP, supported with financial investment of oil companies qualified in the P, D&I Clause of ANP Resolution No. 50/2015. We also would like to thank Dr. Simon Schneider for the insightful comments on taxonomy and systematics, which helped us to produce this contribution.

References

Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 15 (2), 371–389.
 Assine, M.L., Perinotto, J.A.J., Custódio, M.A., Neumann, V.H., Varejão, F.G., Mescolotti, P.C., 2014. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 22 (1), 3–28.
 Beurlen, K.G., 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. In: Congresso Brasileiro de Geologia, Anais da Sociedade Brasileira de Geologia, Recife, pp. 1–47.
 Bieler, R., Carter, J.G., Coan, E.V., 2010. Classification of Bivalve Families. *Malacologia* 52 (2), 113–184.
 Bom, M.H.H., Ceolin, D., Kochhan, K.G.D., Kralh, G., Fauth, G., Bergue, C.T., Savian, J.F., Junior, O.S., Simões, M.G., Assine, M.L., 2021. Paleoenvironmental evolution of the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Global and Planetary Change* 203, 103528.
 Brett, C.E., Baird, G.C., 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *PALAIOS* 1 (3), 207–227.
 Cadée, G.C., 1968. Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain. *Zoologische Verhandlungen* 95, 1–121.
 Cadée, G.C., 1984. Macrobenethos and macrobenthic remains on the oyster ground, North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 18, 160–178.

Cadée, G.C., 2002. Floating articulated bivalves, Texel, North Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183, 355–359.
 Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G., Goodfriend, G.A., 2003. Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology* 29 (3), 381–402.
 Custódio, M.A., Quaglio, F., Warren, L.V., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Perinotto, J.A.J., Assine, M.L., 2017. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): sedimentary archive of the Early Cretaceous marine incursion in the interior of Northeast Brazil. *Sedimentary Geology* 359, 1–15.
 Dhondt, A.V., 1987. Bivalves of the Hochmoos Formation (Gosau-Group, Oberösterreich, Austria). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie* 88, 41–101.
 Dias, J.J., Carvalho, I.S., 2022. The role of microbial mats in the exquisite preservation of Aptian insect fossils from the Crato Lagerstätte, Brazil. *Cretaceous Research* 130, 105068.
 Dias, J.J., Carvalho, I.S., Buscalioni, A.D., Umamaheswaran, R., López-Archilla, A.I., Prado, G., Andrade, J.A.F.G., 2023. Mayfly larvae preservation from the Early Cretaceous of Brazilian Gondwana: analogies with modern mats and other Lagerstätten. *Gondwana Research* 124, 188–205.
 Fabin, C.E., Correia Filho, O.J., Alencar, M.L., Barbosa, J.A., Miranda, T.S., Neumann, V.H., Gomes, I.F., Santana, F.R., 2018. Stratigraphic relations of the Ipubi Formation: siliciclastic-evaporitic succession of the Araripe Basin. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 90, 2049–2071.
 Fara, E., Saraiva, A.A.F., Campos, D.A., Moreira, J.K.R., Siebra, D.C., Kellner, A.W.A., 2005. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, paleoenvironmental and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 218, 145–160.
 Flessa, K.L., Kowalewski, M., 1994. Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia* 27, 153–165.
 Flessa, K.W., 1998. Well-traveled cockles: shell transport during the Holocene transgression of the Southern North Sea. *Geology* 26 (2), 187–190.
 Fürsich, F.T., Kauffman, E.G., 1984. Palaeoecology of marginal marine sedimentary cycles in the Albian Bear River Formation of South-Western Wyoming. *Palaeontology* 27 (3), 501–536.
 Fürsich, F.T., Aberhan, M., 1990. Significance of time averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia* 23, 143–152.
 Fürsich, F.T., Oschmann, W., 1993. Shell beds as tool in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society* 150, 169–185.
 Fürsich, F.T., Pandey, D.K., 1999. Genesis and environmental significance of Upper Cretaceous shell concentrations from the Cauvery Basin, southern India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145, 119–139.
 Fürsich, F.T., Custódio, M.A., Matos, S.A., Hethke, M., Quaglio, F., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2019. Analysis of a Cretaceous (late Aptian) high-stress ecosystem: the Romualdo Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 95, 268–296.
 Garton, D.W., McMahon, R., Stoeckmann, A.M., 2013. Limiting environmental factors and competitive interactions between zebra and quagga mussels in North America. In: Nalepa, T.F., Schlosser, D.W. (Eds.), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*, second ed. CRC Press, pp. 331–334.
 Goldberg, K., Premaor, E., Bardiola, T., Souza, P.A., 2019. Aptian marine incursion in the Araripe Basin: implications for paleogeographic reconstruction and evaporite accumulation. *Marine and Petroleum Geology* 107, 214–221.
 Guzmán, J., Piovesan, E.K., Melo, R.M., Almeida-Lima, D., Sousa, A.J., Neumann, V.H.M.L., 2023. Ostracoda and foraminifera biostratigraphy and paleoenvironmental evolution of the Aptian Santana Group, post-rift of the Araripe Basin, Brazil. *Gondwana Research* 124, 18–38.
 Karatayev, A.Y., Boltovskoy, D., Padilla, D.K., Burlakova, L.E., 2007. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research* 26, 205–213.
 Kauffman, E.G., 1973. A Brackish Water Biota from the Upper Cretaceous Harebell Formation of Northwestern Wyoming. *Journal of Paleontology* 47 (3), 436–446.
 Kidwell, S.M., 1998. Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios* 30 (7), 977–995.
 Kidwell, S.M., 2013. Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation paleobiology. *Paleontology* 56, 487–552.
 Kidwell, S.M., Bosence, D.W.J., 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: Allison, P.A., Briggs, D.E.C. (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, vol. 9, pp. 115–211.
 Kidwell, S.M., Fürsich, F.T., Aigner, T., 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *PALAIOS* 1, 228–238.
 Kowalewski, M., 1996. Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *Journal of Geology* 104, 317–326.
 Kowalewski, M., Goodfriend, G.A., Flessa, K.W., 1998. High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology* 24 (3), 287–304.
 Kowalewski, M., Bambach, R.K., 2003. The limits of paleontological resolution. In: Harries, P.J. (Ed.), *Approaches in High-resolution Stratigraphic Paleontology*, Topics in Geobiology, vol. 21. Springer Science, New York, pp. 1–48.
 Krause Jr., R.A., Barbour, S.L., Kowalewski, M., Kaufman, D.S., Romanek, C.S., Simões, M.G., Wehmiller, J.F., 2010. Quantitative comparisons and models of

- time-averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations. *Paleobiology* 36 (3), 428–452.
- Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R.F., 2007. *The Crato Fossil Beds of Brazil – Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, New York, p. 657.
- Melo, R.M., Guzmán, J., Almeida-Lima, D., Piovesan, E.K., Neumann, V.H.M.L., Jesus e Sousa, A., 2020. New marine data and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. *Scientific Reports* 10, 15779.
- Neumann, V.H., Assine, M.L., 2015. Stratigraphic proposal to the post-rift I tectonic-sedimentary sequence of Araripe Basin, Northeastern Brazil. In: *STRATI, Abstracts of the 2nd International Congress on Stratigraphy*, Graz, p. 274.
- Neumann, V.H., Borrego, A.G., Cabrera, L., Dino, R., 2003. Organic matter composition and distribution through the Aptian–Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *International Journal of Coal Geology* 54, 21–40.
- Pereira, P.A., Cassab, R.C.T., Barreto, A.M.F., Almeida, J.A.C., 2015. Moluscos da Formação Romualdo, Aptiano-Albiano, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 10 (2), 231–246.
- Prado, L.A.C., Pereira, P.A., Sales, A.M.F., Barreto, A.M.F., 2015. Taphonomic and paleoenvironmental considerations for the concentrations of macro-invertebrates fossils in the Romualdo Member, Santana Formation, Late Aptian – Early Albian, Araripe Basin, Araripina, NE, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 62, 218–228.
- Ribeiro, A.C., Ribeiro, G.C., Varejão, F.G., Battistola, L.D., Pessoa, E.M., Simões, M.G., Warren, L.V., Riccomini, C., Poyato-Ariza, F.J., 2021. Towards an actualistic view of the Crato Konservat-Lagerstätte paleoenvironment: a new hypothesis as an Early Cretaceous (Aptian) equatorial and semi-arid wetland. *Earth-Science Reviews* 216, 1–29.
- Rosa, M.C., Morales, N., Assine, M.L., 2023. Transtensional tectonics during the Gondwana breakup in northeastern Brazil: Early Cretaceous paleostress inversion in the Araripe Basin. *Tectonophysics* 846, 229666.
- Ryan, E.K., Soreghan, M.J., McGlue, M.M., Todd, J.A., Michel, E., Kaufman, D.S., Kimirei, I., 2020. Paleoenvironmental implications of time-averaging and taphonomic variation of shell beds in Lake Tanganyika, Africa. *PALAIOS* 35 (2), 49–66.
- Scherer, C.M.S., Goldberg, K., Bardola, T., 2015. Facies architecture and sequence stratigraphy of an early post-rift fluvial succession, Aptian Barbalha Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Sedimentary Geology* 322, 43–62.
- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Fürsich, F.T., Skawina, A., Schneider, S., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020a. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (Unionida, Silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications for the early evolution of freshwater mussels. *Cretaceous Research* 107, 1–15.
- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Fürsich, F.T., Skawina, A., Schneider, S., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020b. New freshwater mussels (Bivalvia, Unionida) with potential trigonioidid and hyriid affinities from the Early Cretaceous of Brazil. *Geobios* 61, 41–54.
- Stanley, S.M., 1972. Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks. *Journal of Paleontology* 46 (2), 165–212.
- Tomašových, A., García-Ramos, D.A., Nawrot, R., Nebelsick, J.H., Zuschin, M., 2022. Millennial-scale changes in abundance of brachiopods in bathyal environments detected by postmortem age distributions in death assemblage (Bari Canyon, Adriatic Sea). *Geological Society of London, Special Publications* 529 (1), 153–174.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Matos, S.A., Assine, M.L., 2019. Exceptional preservation of soft tissues by microbial entombment: insights into the taphonomy of the Crato Konservat-Lagerstätte. *PALAIOS* 34, 331–348.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Buatois, L.A., Mángano, G., Rumbelsperger, A.M.B., Assine, M.L., 2021a. Mixed siliciclastic-carbonate sedimentation in an evolving epicontinental sea: Aptian record of marginal marine settings in the interior basins of north-eastern Brazil. *Sedimentology* 68 (5), 2125–2164.
- Varejão, F.G., Silva, V.R., Assine, M.L., Warren, L.V., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Fürsich, F.T., Simões, M.G., 2021b. Marine or freshwater? Accessing the paleoenvironmental parameters of the Caldas Bed, a key marker bed in the Crato Formation (Araripe Basin, NE Brazil). *Brazilian Journal of Geology* 51, 1–12.
- Walker, K.R., Bambach, R.K., 1971. The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. In: *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, vol. 3, pp. 783–784.

APÊNDICE B

**THE LAZARUS EFFECT AND THE RESURRECTION OF
FRESHWATER BIVALVE SPECIES IN THE TIDE-DOMINATED
FACIES OF THE APTIAN-ALBIAN ROMUALDO FORMATION,
ARARIPE BASIN, BRAZIL**

THE LAZARUS EFFECT AND THE RESURRECTION OF
FRESHWATER BIVALVE SPECIES IN THE TIDE-DOMINATED
FACIES OF THE APTIAN-ALBIAN ROMUALDO FORMATION,
ARARIPE BASIN, BRAZIL

Marcello G. SIMÕES¹; Vitor B. GUERRINI²; Victor R. SILVA²; Filipe G. VAREJÃO³,
Suzana A. MATOS⁴; Mariza G. RODRIGUES²; Lucas V. WARREN⁵, Mario L.
ASSINE^{5,6}, Franz T. FÜRSICH⁷

1-Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, Campus Botucatu, Botucatu, SP, 18618-689, Brazil, marcello.simoese@unesp.br

2-Programa de Pós-graduação em Geociências e Meio Ambiente, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Campus Rio Claro, 13506-900, Rio Claro, SP, Brazil, vbguerrini@gmail.com; victor.r.silva@unesp.br; mariza.gomes@unesp.br

3-Departamento de Geologia, Escola de Minas, Universidade Federal de Ouro Preto, Morro do Cruzeiro, Ouro Preto, MG, 35402-163, Brazil, filipe.varejao@ufop.edu.br

4-Instituto de Geografia, Universidade Federal de Uberlândia, Campus Monte Carmelo, suzana.matos@ufu.br

5-Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Campus Rio Claro, 13506-900, Rio Claro, SP, Brazil, lucas.warren@unesp.br, mario.assine@unesp.br

6- Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, Graduate Program in Geology, Brasília, DF 70910-900, Brazil

7-GeoZentrum Nordbayern, FG Paläoumwelt, Friedrich-Alexander-Universität
Erlangen-Nürnberg, Loewenichstr 28, D-91054 Erlangen, Germany,
franz.fuersich@fau.de

HIGHLIGHTS

- First record of bivalves in tidal-dominated facies of the Aptian-Albian Romualdo Formation.
- Freshwater, brackish water, and marine bivalves are mixed in an intraclast-supported conglomerate.
- Bivalves are not remané fossils in the tidal succession.
- Unionoids of the Crato Formation are Lazarus taxa in the overlying Romualdo Formation.

ABSTRACT

The Aptian-Albian Romualdo Formation was deposited in a confined aquatic setting punctuated by at least three distinct marine ingressions events. These are recorded within the shale-dominated interval found in the middle portion of the Romualdo Formation. The first event is recorded in concretion-bearing shales, the second in foraminifera-rich shales, and the third in the upper shell bed interval. Much of the paleontological knowledge of the Romualdo Formation comes from the shale interval, whereas the fossil information on sandstone-dominated facies from the uppermost part of the unit is meager, since the overlying deposits were either eroded before sedimentation of the Araripina and Exu formations or are presently covered by gravity-flow deposits generated by the escarpment retreat of the Araripe Plateau. Nevertheless, the uppermost part of the Romualdo Formation preserves a sedimentary succession of tide-dominated coastal facies (mudstone, heterolithic facies, and sandstone), recording the progressive return of continental conditions in the basin. Notably, in the Sobradinho section, Jardim County, State of Ceará, a new mollusk-dominated assemblage is recorded in a claystone and intraclast-supported conglomerate facies, ~10 m above the shell bed interval. In this contribution, these bivalves are identified, and the stratigraphic range of each species is discussed. The fossil assemblage includes bone fragments, comminuted carbonized plant remains, marine or brackish water bivalves (*Australoeocallista juazeiroi*, *Legumen kaririense*) and gastropods (mainly Epitoniidae), which are abundant elements in the Romualdo Formation, as well as freshwater bivalve species (*Cratonaia novaolidensis*, *Araripenaia elliptica*, and *Monginellopsis bellaradiata*), known only in the underlying Crato Formation. All macroinvertebrates display the same preservational pattern (internal/external molds with original shell remnants), and their infill corresponds to the rock matrix. This suggests that they have been reworked and concentrated in tidal channel

deposits. Hence, the unionid bivalves are not fossil remanés in the Romualdo Formation. Their presence indicates that during most of the depositional history of this unit, they were able to thrive in rivers and/or low-salinity transitional/coastal environments. Without this record, their vertical distribution would be mainly restricted to the bivalve-rich mudstone of the basal third of the Crato Formation. Hence, our new data greatly expands the stratigraphic range of those bivalves, which are unequivocal examples of facies-controlled Lazarus taxa.

KEYWORDS: Araripe Basin, Aptian, Mixed Bivalve Assemblage, Lazarus Taxa.

1. INTRODUCTION

The Aptian-Albian (Bom et al., 2023) Romualdo Formation in the Araripe Basin, NE Brazil, is well known for its abundant macroinvertebrate faunas that are dominated by mollusks (i.e., gastropods and bivalves; Beurlen, 1963; 1964; Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2020; Guerrini et al., 2024), crustaceans (i.e., shrimps and crabs; Maisey and Carvalho, 1995; Prado et al., 2018; Matos et al., 2021) and echinoids (Beurlen, 1966; Manso & Hessel, 2012). Much of our understanding of these invertebrates within the Romualdo Formation stems from the study of brackish to marine shales, particularly the basal fossil-rich, carbonate concretion-bearing black shales (e.g., Martill, 1988; 1990; Maisey, 1991; Fara et al., 2005), and shell beds (Rodrigues et al., 2020, 2022).

The concretion-bearing shales occur in the middle to intermediate part of the transgressive systems tract, conforming the maximum flooding zone of the third-order stratigraphic sequence that encompass all the Romualdo Formation. These early diagenetic concretions include vertebrates (i.e., fishes, pterosaurs, turtles, crocodiles) and invertebrates (i.e., shrimps, bivalves) (see Maisey, 1991), among other fossil groups. Notably, some fossils (e.g., fishes) may exhibit exceptional preservation with specimens containing preserved soft tissues (Martill, 1988; Maisey, 1991). It is these occurrences that characterize the world-renowned deposits of exceptional preservation of the Romualdo Formation (i.e., Santana *Konservat-Lagerstätte*).

The other fossil-rich interval of this unit is recorded within the upper part of shales from the regressive systems tract, where cm-thick bivalve- or gastropod-dominated shell beds are recorded (Martill 1993; Sales, 2005; Custódio et al., 2017; Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2020; 2022). Notably, fossil information from sedimentary deposits above the upper coquina-bearing interval is still meager or lacking (see Custódio et al., 2017; Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2022). In part, this is because these upper

deposits were either eroded before sedimentation of the overlying Araripina and Exu formations or are covered by gravity-flow deposits generated by the escarpment retreat of the Araripe Plateau.

In some areas of the eastern border of the Araripe Basin, an incomplete regressive sedimentary succession of tide-dominated coastal facies including mudstone, heterolithic facies, and sandstone is preserved in the uppermost part of the Romualdo Formation (see Custódio et al., 2017; Kroth et al., 2021). Indeed, these coastal facies are the record of the progressive return of continental conditions in the Araripe Basin. Fortunately, in the outcrop belt of the Romualdo Formation, this sedimentary succession was occasionally accessible in the so-called Sitio Sobradinho locality, Jardim County, State of Ceará, during January of 2020, when the uppermost part of the section was partially exposed enabling us to sample it, providing new bivalve-rich samples.

Therefore, the goals of this contribution are: (i) to provide the first description of the bivalve faunal composition within this newly discovered fossil assemblage; (ii) to examine its implications for reconstructing the paleoenvironmental conditions of the Araripe Basin during the regressive interval of the Romualdo Formation; and (iii) to review the vertical distribution of the recorded species and its paleontological significance. Our findings unveil paleontological and paleoenvironmental insights that have not been previously revealed by other geological methods.

2. GEOLOGICAL SETTING

The breakup between the African and South American continents took place during the Mesozoic, giving rise to the current physiographic configuration of the landmasses that includes large-scale drainage systems and several plateaus in the northeastern Brazil as relicts of Cretaceous sedimentary successions (Petri, 1987; Morales and Assine, 2015;

Matos et al., 2021). During Barremian to Albian times, the sedimentary basins were dominated by deposition under non-marine conditions, mainly lacustrine and fluvial settings (Paz and Rossetti, 2006; Assine et al., 2014; Scherer et al., 2015; Varejão et al., 2016, 2019a; Freitas et al., 2017; Souza et al., 2022; Rosa et al. 2023). However, short-term marine incursions, flooding from the main borders of the South American continent towards its interior were responsible for profound paleoenvironmental changes in the depositional settings of the northeastern Brazilian basins (Rossetti and Góes, 2003; Assine et al., 2016; Custódio et al., 2017; Fürsich et al., 2019; Goldberg et al., 2019; Melo et al., 2020; Bom et al., 2021, 2023; Varejão et al., 2019b, 2021a; Rodrigues et al., 2022; Fauth et al., 2023; Guzmán et al., 2023).

Covering an area of ~6.500 km² of the Pernambuco, Ceará, and Piauí States, NE Brazil, the Araripe Basin (Fig. 1A) is a notable example of the above geological context. The basin records the most complete Lower Cretaceous stratigraphic succession among the Brazilian interior basins (Assine, 2007). The Barremian-Albian Santana Group (Arai and Assine, 2020; Melo et al., 2020; Fauth et al., 2023; Bom et al., 2023; Guzmán et al., 2023) comprises, from base to top, the Barbalha, Crato, Ipubi and Romualdo formations, encompassing three third-order stratigraphic sequences that are associated with increasing events of marine flooding (Assine et al., 2014; Fig. 1B). The first connection with marine waters is recognized in the Batateira Bed from the Barbalha Formation (Fauth et al., 2023), followed by the upper part of the Barbalha Formation (Varejão et al., 2021a, Fauth et al., 2023), the middle to upper Crato Formation (Varejão et al., 2021a), base of the Ipubi Formation (Goldberg et al., 2019), and the middle part of the Romualdo Formation (Custódio et al., 2017; Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2020; 2022; Bom et al., 2021; Guzmán et al., 2023).

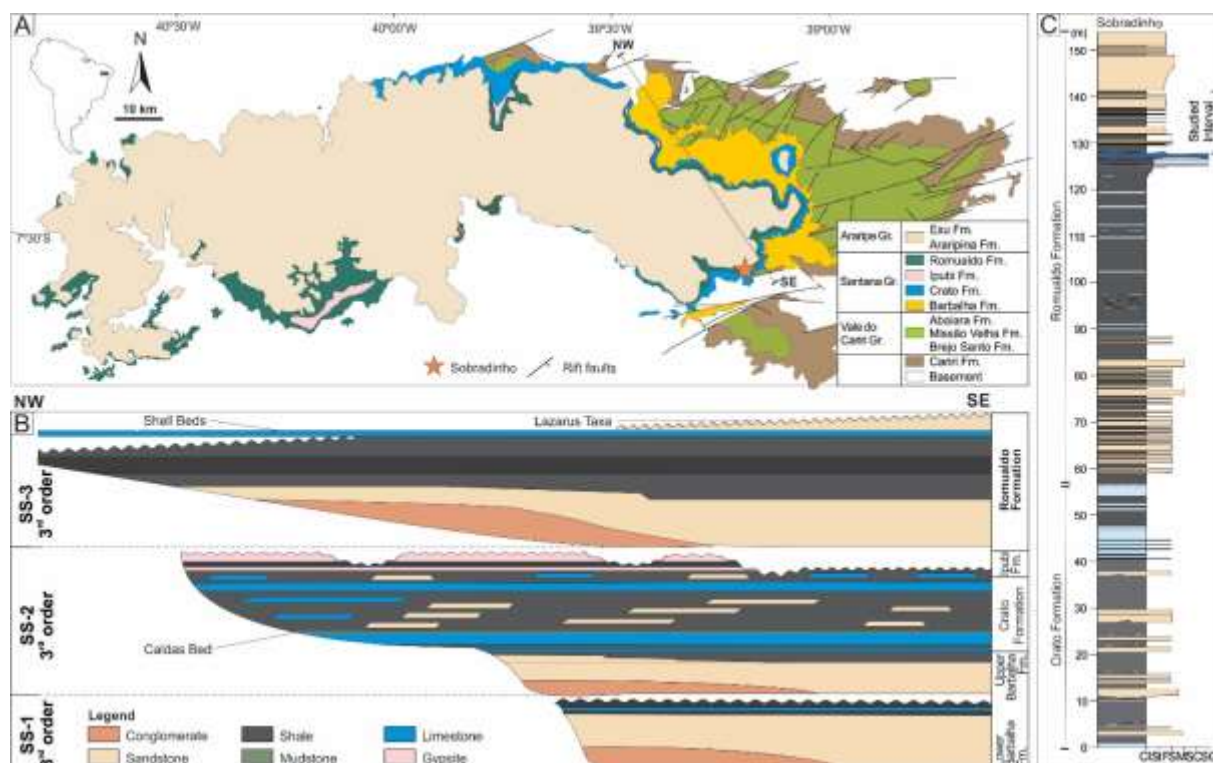


Figure 1 – Stratigraphic and geographic location of the studied succession. **(A)** Geological map of the Araripe Basin showing the area where the Sobradinho section was sampled (modified from Assine et al., 2014 and Varejão et al., 2021a). **(B)** Third-order stratigraphic sequences (SS-1, SS-2 and SS-3) of the Upper Aptian Santana Group, Araripe Basin (modified from Varejão et al., 2021a). **(C)** Columnar section at the Sobradinho locality, highlighting the studied interval. Explanation: DS = Depositional Sequence; Fm = Formation; Gr = Group; Cl = Clay; St = Silt; FS = Fine sand; MS = Medium sand; CS = Coarse sand; G = Granule. The original colors are available online.

The Romualdo Formation, an up to 100-m-thick siliciclastic dominated succession (Fig. 1C), includes the stratigraphic sequence with the best record of marine incursion episodes in the Araripe Basin (see Bom et al., 2021). In this succession, at least three marine-influenced stratigraphic intervals are recognized, in ascending order: (i) the concretion-bearing shale with exceptional fossil preservation in the lower interval; (ii) the foraminifera, mollusk and decapod-bearing shale of the middle part, and (iii) the shell bed-dominated interval in the upper succession (Custódio et al., 2017; Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2020, 2022; Bom et al., 2021, 2023; Guzmán et al., 2023). All these intervals are preserved at the Sítio Sobradinho locality. In the upper portion of this section, where bivalves are abundantly documented within loosely to densely

packed shell concentrations across seven distinct beds (Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2020; 2022), the final marine flooding event within the Romualdo Formation is documented. After that, tide-dominated coastal facies prevail, where marine gastropod and bivalve shells have previously been recognized by Custódio et al. (2017).

3. MATERIAL AND METHODS

This study focuses on the sedimentary facies of the Romualdo Formation that are preserved in the uppermost part of the Sítio Sobradinho stratigraphic section at the eastern border of the Araripe Plateau. This section was described in detail by Custódio et al. (2017), Fürsich et al. (2019), Bom et al. (2021), and Rodrigues et al. (2022). Particular attention was given to the interval above the upper shell bed strata of this section (Fig. 2), where a detailed facies description was done (Table 1). Description comprises observation of the rock composition, sedimentary structures, bed thickness, bed contacts, geometry, and body/trace fossil contents.

In this study, a total of 49 bivalve and 150 gastropod specimens were examined. Most of the studied specimens are represented by internal and external molds with remnants of shell. The quality of preservation is usually good, but the rock is deeply weathered. During preparation in the laboratory, the fossils were cleaned with precision dental tools to remove or better expose the fossils from the rock (see Feldmann et al., 1989: p. 24; Palmer, 1989). The specimens were then coated with magnesium oxide to enhance contrast and emphasize internal and external anatomical characters. A Nikon Digital Camera (D3200), equipped with a macro-lens (105 mm) was used for digital imaging of the specimens. The bivalve and gastropod mollusk classification for taxonomic categories above the genus level followed Bieler et al. (2010), Combosch et al. (2017) and Bouchet et al. (2017), respectively.

All examined specimens are housed in the paleontological collection of the Zoological Sector of the Department of Biodiversity and Biostatistics, in the Institute of Biosciences (IBB), São Paulo State University/UNESP, Botucatu Campus, São Paulo State, Brazil, under the institutional acronym “DZP-”.

4. RESULTS

4.1. The molluscan-bearing succession

The investigated interval occurs in the uppermost part of the Romualdo Formation at the Sobradinho locality (Fig. 1A, C). Detailed facies description and interpretation are given in Table 1. This is a 10-m-thick sandstone-dominated succession that occurs just above a significant shell-rich interval with basin-scale occurrence (Fig. 2). The facies stacking is characterized by five coarsening-upward successions that contain thicker beds of claystone/shale at the base of the section and with thickening of the sandstone beds towards the upper part of the section. The three first coarsening-upward successions comprise grey to black shale with sandstone lenses, interbedded with horizontally laminated sandstone with mm-thick clay lenses marking lamination (Fig. 3A), ripple cross-laminated sandstone, and trough or sigmoidal cross-stratified sandstone with clay drapes and intraformational claystone pebbles (Fig. 3B-D). The last two coarsening-upward successions consist of up to 0.25-m-thick bioclastic claystone (Fig. 3E) that grades to a heterolithic interval marked by alternating horizontally laminated and ripple cross-laminated sandstone with claystone lenses and drapes (Fig. 3F).

The bivalves are exclusively found within the uppermost of these upward-coarsening successions, within a lenticular bed of intraclast-supported conglomerate recorded between layers of bioclastic claystone (refer to Fig. 3F). Positioned above the bioclastic claystone, this conglomerate lens exhibits an erosional lower boundary and

rests beneath sandstone displaying flaser bedding. The conglomerate clasts consist primarily of claystone, while the matrix comprises fine-grained sandstone. The rock fabric is clast-supported, occasionally resembling massive claystone. This facies, records disarticulated shells appearing as both internal and external molds, sometimes accompanied by shell remnants. Several specimens exhibit good anatomical preservation. Additionally, the sandstone with heterolithic bedding also hosts numerous bivalve escape structures (Fugichnia), as depicted in Figure 3F.

Table 1 - Facies description and interpretation of the studied stratigraphic interval, Romualdo Formation.

Facies	Description	Interpretation
Intraclast-supported intraformational conglomerate	Clast-supported conglomerate composed of spherical to flat pebbles of claystone in fine-grained sandstone matrix. Gastropods and disarticulated bivalve shells occur abundantly and are not damaged. Organized in discontinuous lenses of up to 0.25 m in thickness with erosional base and transitional top.	Rapid deposition of dried bioclastic mud by strong high-density currents.
Trough cross-stratified sandstone	Fine- to medium-grained sandstone with trough cross-stratification organized in 0.25 to 0.5 m-thick tabular beds (tens of meters wide). Locally, beds and foresets can be draped by dark shale, and claystone intraclasts can occur scattered.	Migration of 3D dunes (i.e., megaripples) under lower flow regime. Clay drapes suggest the influence of tides in deposition. The intraclasts are the product of reworking of already deposited clays
Sigmoidal cross-stratified sandstone	Fine- to medium-grained sandstone with sigmoidal cross-stratification organized in up to 0.75 m-thick amalgamated sigmoid beds draped by dark shale. Claystone intraclasts and concentrations of claystone on the foresets are common features. Locally (laterally in the bed), the upper boundary may be eroded.	Tidal bundles produced in the transition between lower and upper flow regimes with preservation of reactivation surfaces.
Ripple cross-laminated sandstone	Fine-grained sandstone, locally micaceous, with symmetric and asymmetric ripple cross-lamination organized in tabular beds (cm to dm-scale) with flat base and undulated top, the last commonly draped by dark shale.	Migration of wave and current ripple marks under lower flow regime.
Sandstone with flaser and wavy bedding	Fine-grained sandstone, locally micaceous, with horizontal lamination and ripple cross-lamination presenting flaser to wavy bedding. Organized in up to 0.5 m-thick tabular beds with transitional lower boundary and sharp top. Escape traces are common.	Alternation of deposition of sand ripples and large-amplitude dunes under lower flow regime with settling clays under quiet conditions (slack water period) between ebb and flood tidal currents. Fugichnia of probable bivalves suggest episodic deposition.
Bioclastic claystone	Green to dark grey massive claystone organized in up to 0.25 m-thick lenticular to tabular beds.	Settling of clay in quiet settings with colonisation by macrobenthic organisms.

Gastropods occur in dense accumulations associated with bivalves.

Shale	Grey to black shale organized in up to 1.5 m-thick tabular beds (tens of meters wide). With cm-scale lens of fine-grained sandstone.	Settling of organic-rich clay particles in quiet settings occasionally disrupted by episodic sand deposition.
-------	--	---

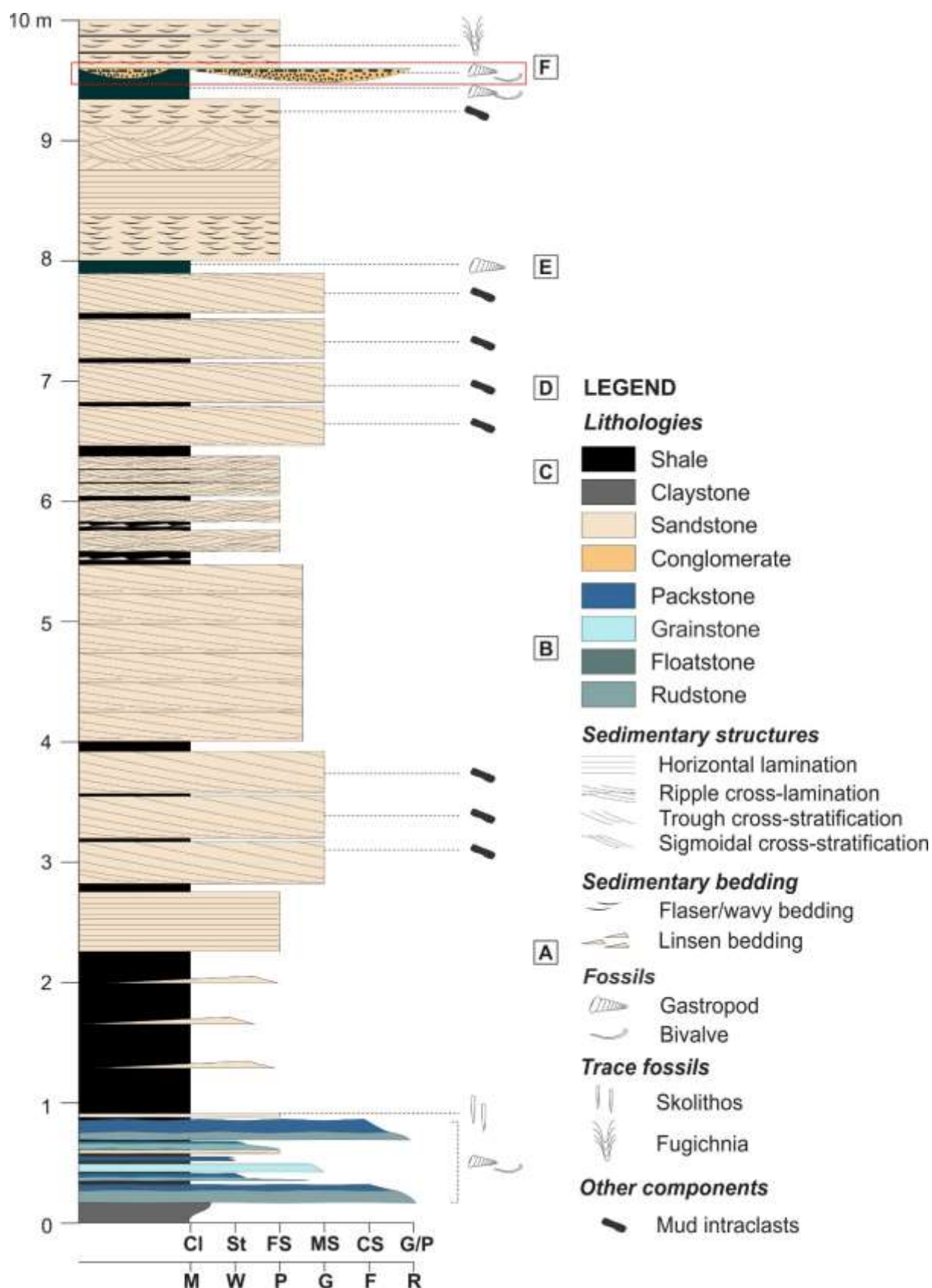


Figure 2 – Detailed columnar section with the stratigraphic position of the studied mollusk-bearing intraformational conglomerate (red box). The original colors are available online. Explanation: Cl = Clay; St = Silt; FS = Fine sand; MS = Medium sand; CS = Coarse sand; G/P = Granule/Pebble; M = Carbonate mudstone; W = Wackestone;

P = Packstone; G = Grainstone; F = Floatstone; R = Rudstone; A-F = References to the letters in Figure 3.

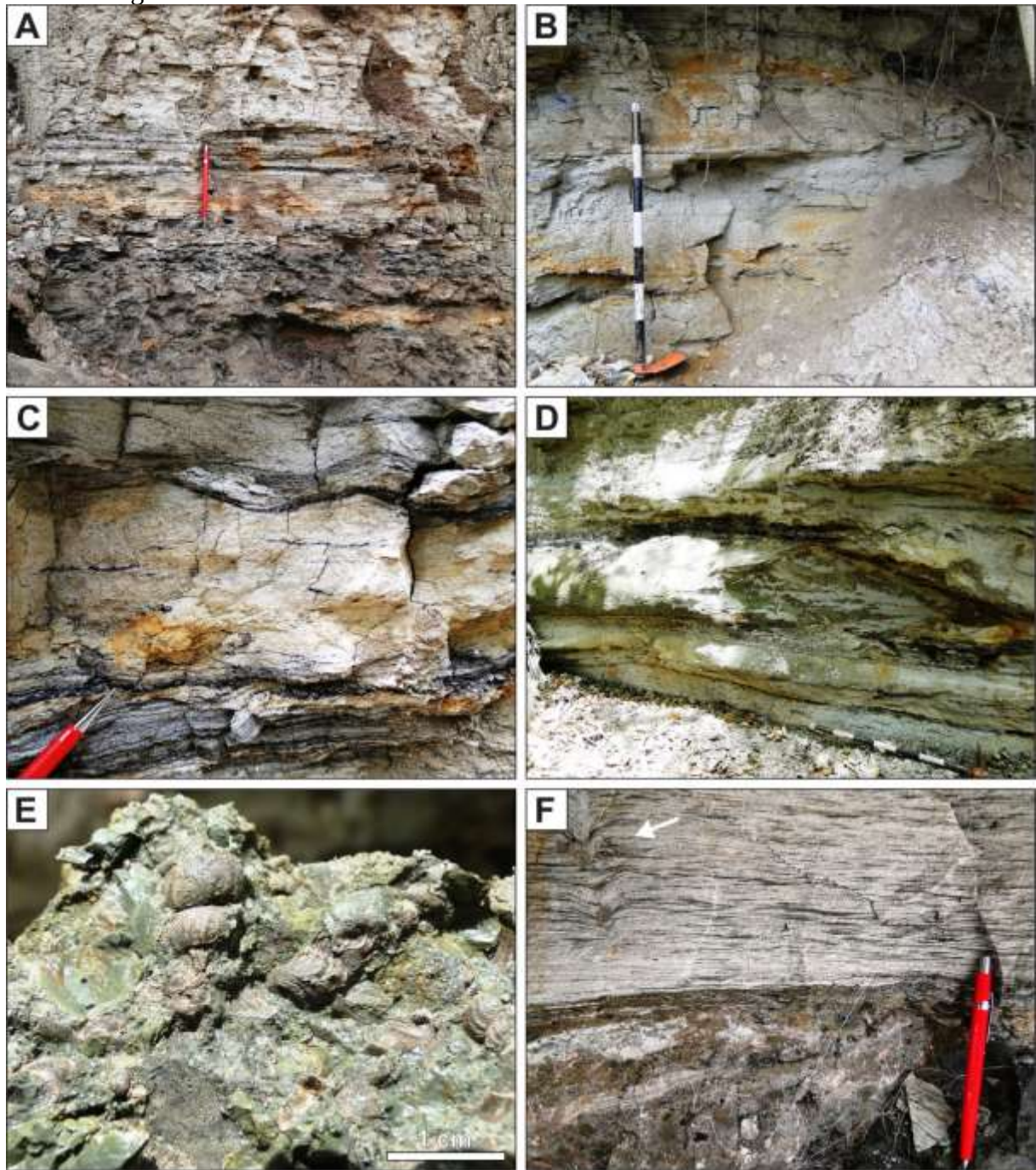


Figure 3 – Sedimentary facies of the investigated interval. A. Transitional boundary between dark shale with sandstone lenses and horizontally laminated sandstone with heterolithic bedding. B. Tabular beds of trough cross-stratified sandstone with local clay drapes on the foresets. C. Ripple cross-laminated sandstone draped by black shale. D. Laterally amalgamated sigmoidal beds draped by dark shale. E. Mollusk-rich green claystone. F. Bioclastic intraformational conglomerate and sandstone with flaser bedding showing fugichnia (arrowed). Automatic pencil in C and F is 12 cm.

4.2. Taphonomy

Forty-nine bivalve and 150 gastropod specimens were obtained from a ~0.25-cm-thick, lenticular bed of green to dark grey intraclast-supported conglomerate. The rock is deeply weathered and friable. In plan- and cross-section view, the biofabric is characterized by chaotically arranged bioclasts that are dispersed to densely packed (Figs. 4A-F). Locally, the conglomerate appears like a massive claystone. Despite that, the concentration is clearly intraclast-supported. Complete bivalve shells varying in length from 7 to 36 mm (Table 2) are mixed with unbroken gastropod shells (~8 to 17 mm). Since these shells are mixed with comminuted bioclastic remains, a clear size sorting exists in the assemblage. However, the shell shape and thickness of the mollusk shells are very distinct. Thus, no shape sorting is recorded. Unbroken bivalve shells are usually disarticulated (n= 38), with right valves accounting for 57.9% (n= 22) and left ones for 42.1% (n= 16). Hence, a clear deviation from a 1:1 ratio exists. Complete, closed articulated specimens are also recorded. The delicate external ornamentation and the umbones and beaks of the mollusk shells are well visible. Gastropod shells, when preserved as external molds, or with part of the original shell, also show a well-preserved external ornamentation. Therefore, they are essentially unabraded. Finally, profuse radial fractures (produced by compaction) are commonly observed in the bivalve shells (Fig. 4C).

Table 2 – Dimensions (length and height) of bivalve specimens, for which precise measurements could be obtained. Strongly deformed (by compaction) and broken specimens were not considered.

Sample	Species	Length (mm)	Height (mm)
21221	<i>A. juazeiroi</i>	7	5
21225	<i>A. juazeiroi</i>	24	17
21226	<i>L. kaririense</i>	26	19
21233	<i>L. kaririense</i>	24	15
21241	<i>L. kaririense</i>	24	13
21246	<i>L. kaririense</i>	-	16
21260	<i>C. novaolindensis</i>	-	20
21274	<i>L. kaririense</i>	-	17
21275AB	<i>A. juazeiroi</i>	27	18
21278	<i>C. novaolindensis</i>	36	18

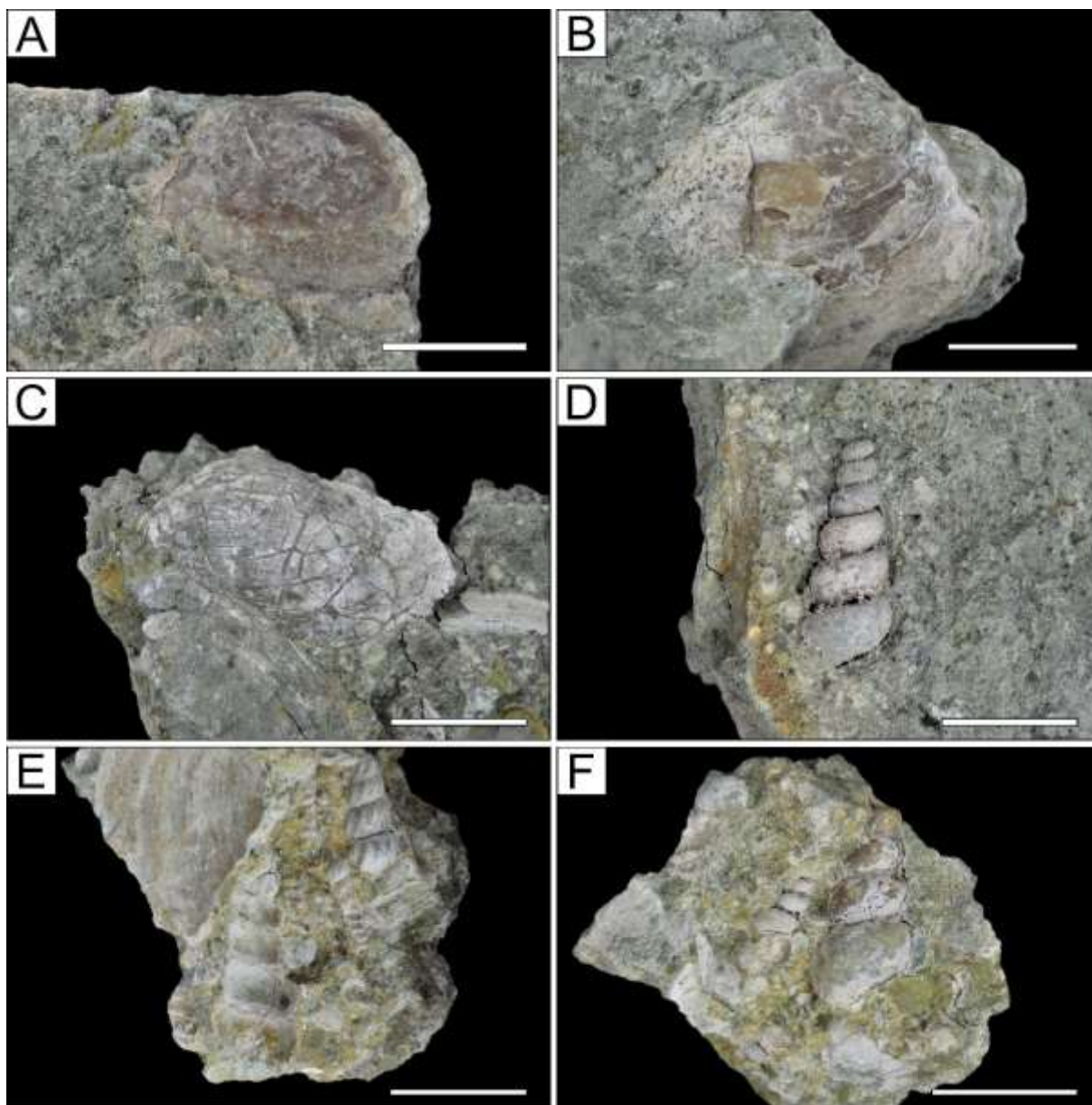


Figure 4 – General aspects of the bioclastic-rich mud-clast conglomerate. A-B. Bivalve species with preserved shells, *Cratonaia novaolindensis* Silva et al., 2020, DZP-21270 (A) and *Australoeocallista juazeiroi* Guerrini et al., 2024., DZP-21238 (B), respectively. C. Unidentified bivalve, its shell broken due to compaction, DZP-21271. D, F. Internal molds of unidentified gastropods with shell remnants, DZP-21273A (D) and DZP-21243 (F), respectively. E. Epitoniid gastropods showing well-preserved ornamentation, DZP-21229. Scale bar = 1 cm.

4.3. Systematic Paleontology

Subclass Autobranchia Grobben, 1894

Infraclass Heteroconchia Gray, 1854

Subterclass Palaeoheterodonta Newell, 1965

Order Trigoniida Lamarck, 1819

Superfamily Trigonioidoidea Cox, 1952

Family uncertain

Monginellopsis bellaradiata Silva et al., 2020

Fig. 5

Material. An internal mold of a left valve with remains of shell, DZP-21259, and two right valves, 21277A-B.

Comments. Among the examined material, the specimens DZP-21259 and DZP-21277A-B are easily referred to *Monginellopsis bellaradiata* Silva et al., 2020. Indeed, despite the fragmentary state of the samples, the external shell ornamentation is well preserved. The shell of these specimens has at least five evenly spaced, broadly rounded, radial ribs with equally broad interspaces (Fig. 5A), which are typical of *M. bellaradiata* (Fig. 5B, D, F). In the specimen DZP-21277A (Fig. 5A, C) it is possible to notice the feebly crenulated ribs near the umbo. As in *M. bellaradiata* (Fig. 5B), the visible growth lines are irregularly spaced, crossing ribs and interspaces, resulting in a wavy pattern (Fig. 5C). The shell is subovate, moderately inequilateral, and inflated with the maximum convexity close to the umbonal area (Fig. 5A). The umbo is prominent, broad, and moderately projecting above

the hinge line. The hinge, muscle scars, and other internal characters are unknown in these specimens.

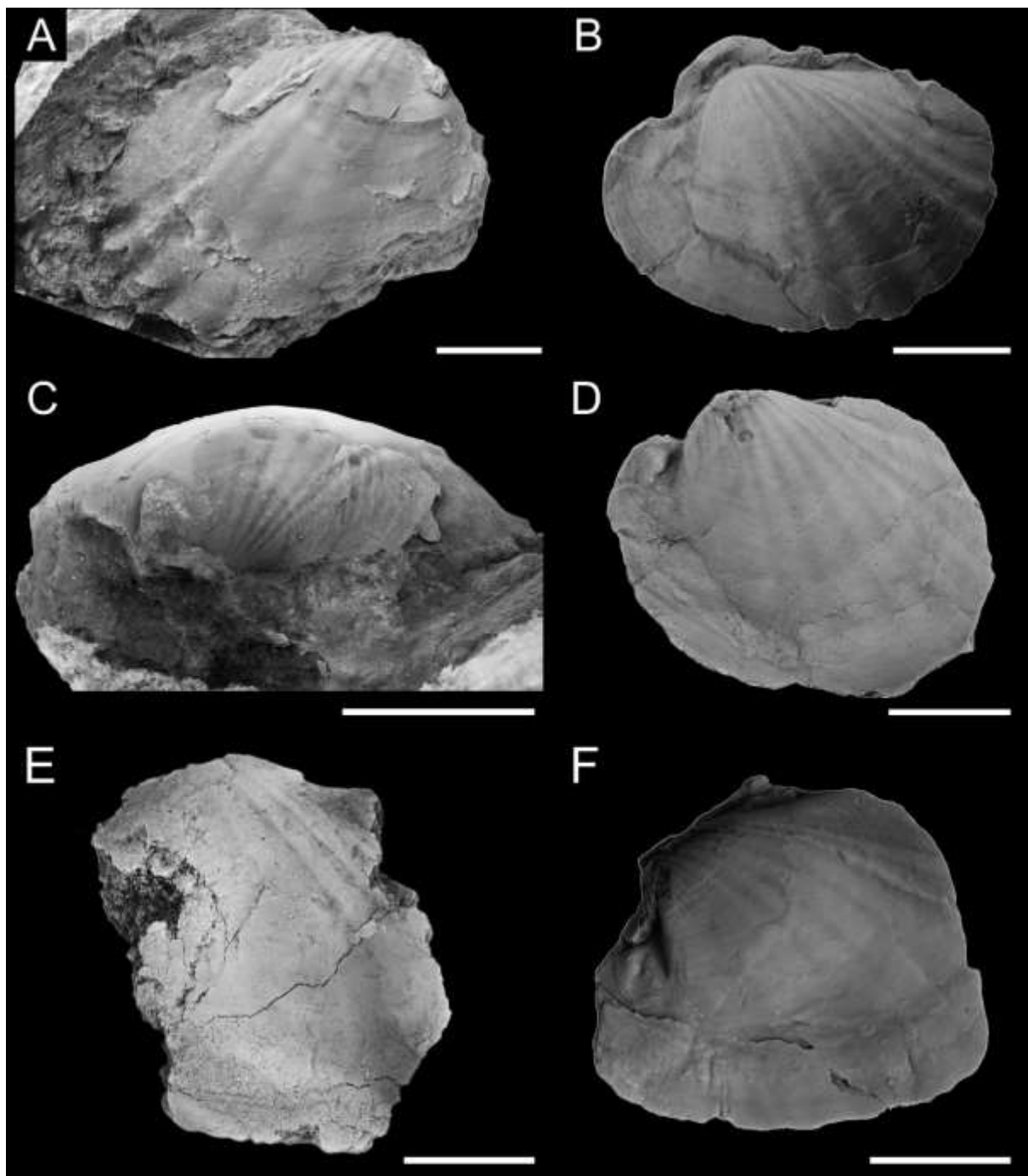


Figure 5 – *Minginellopsis bellaradiata* Silva et al., 2020. A. Right valve, internal mold with shell remnants, Romualdo Formation, DZP-21277A. B. Composite mold of closed articulated specimen, lateral view of left valve, Crato Formation, DZP-20350A. C. Dorsal view of the same specimen as in A. Note the typical well-rounded, fold-like radial ribs. D. Composite mold of articulated specimen, lateral view of left valve, Crato Formation, DZP-20350A. E. Fragmented internal mold of a left valve, Romualdo Formation, DZP-21259. F. Composite mold of articulated specimen, lateral view of left valve, Crato Formation, DZP-19800. Scale bar = 1 cm.

Order Unionida Gray, 1854

Superfamily Silesunionoidea Skawina and Dzik, 2011

Family uncertain

Cratonaia novaolindensis Silva et al., 2020

Fig. 6

Material. Two closed articulated composite molds, DZP-21260 and 21270; an internal mold of a right valve, 21278.

Comments. Three bivalves, including two closed articulated (Fig. 6A-D) and one right valve (Fig. 6E-F), represented by internal molds, two of which displaying shell remains, are among the easiest specimens to identify. They show the morphology, ornamentation, and muscle scars that are typical of *Cratonaia novaolindensis* Silva et al., 2020. The shells are clearly elliptical with low umbones, which are located at about one quarter to one fifth of the shell length from the anterior end (Fig. 6E). The hinge of specimen DZP-21278 (Fig. 6E-F) shows the prominent, forward-inclined anterior cardinal tooth as in *C. novaolindensis*. In the specimen DZP-21278 the deeply impressed anterior adductor muscle scar, bordered by a strong buttress, is clearly visible (Fig. 6E). An isolated pedal protractor scar is also preserved, as well as a series of small pedal elevator muscle scars linearly arranged along the dorsal margin of the umbonal cavity (Fig. 6E), a character typically observed in *C. novaolindensis*. The hinge, pallial line, and other muscle scars are not preserved. The shell is ornamented with relatively fine commarginal growth lines (Fig. 6C).

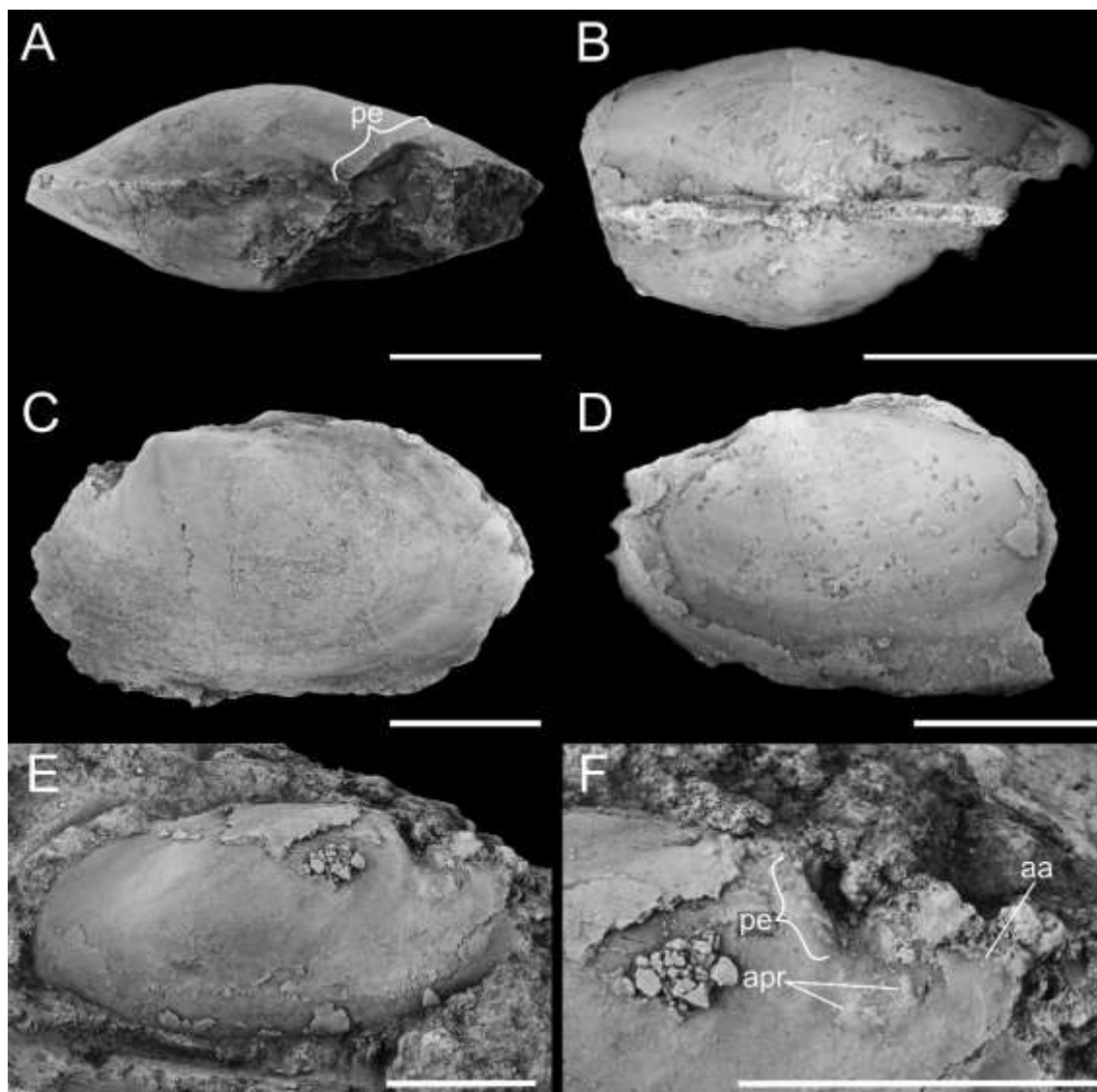


Figure 6 – *Cratonaia novaolindensis* Silva et al., 2020, Romualdo Formation. A, C. Closed articulated internal mold, DZP-21260. A. Dorsal view, showing the pedal elevator muscle scars. C. Lateral view of left valve. B, D. Internal mold of articulated specimen with shell remains, DZP-21270. B. Dorsal view. D. Lateral view. E-F. Internal mold of left valve, DZP-21278. E. Lateral view with remains of shell. F. Close-up of the hinge area. Note the anterior adductor, pedal protractor and pedal elevator muscle scars. Explanation: aa, anterior adductor; apr, anterior pedal protractor; pe, pedal elevator. Scale bar = 1 cm.

Superfamily uncertain

Family uncertain

Araripenaia elliptica Silva et al., 2020

Fig. 7

Material. DZP-21244, a right valve with shell remains.

Comments. A transversely elliptical and possibly thin, compressed shell is here referred to *Araripenaia elliptica* Silva et al., 2020. The ventral margin is gently convex, and the shell surface is covered with slightly irregular commarginal growth lines (Fig. 7). Muscle scars and pallial line unknown (see also Silva et al., 2020b).

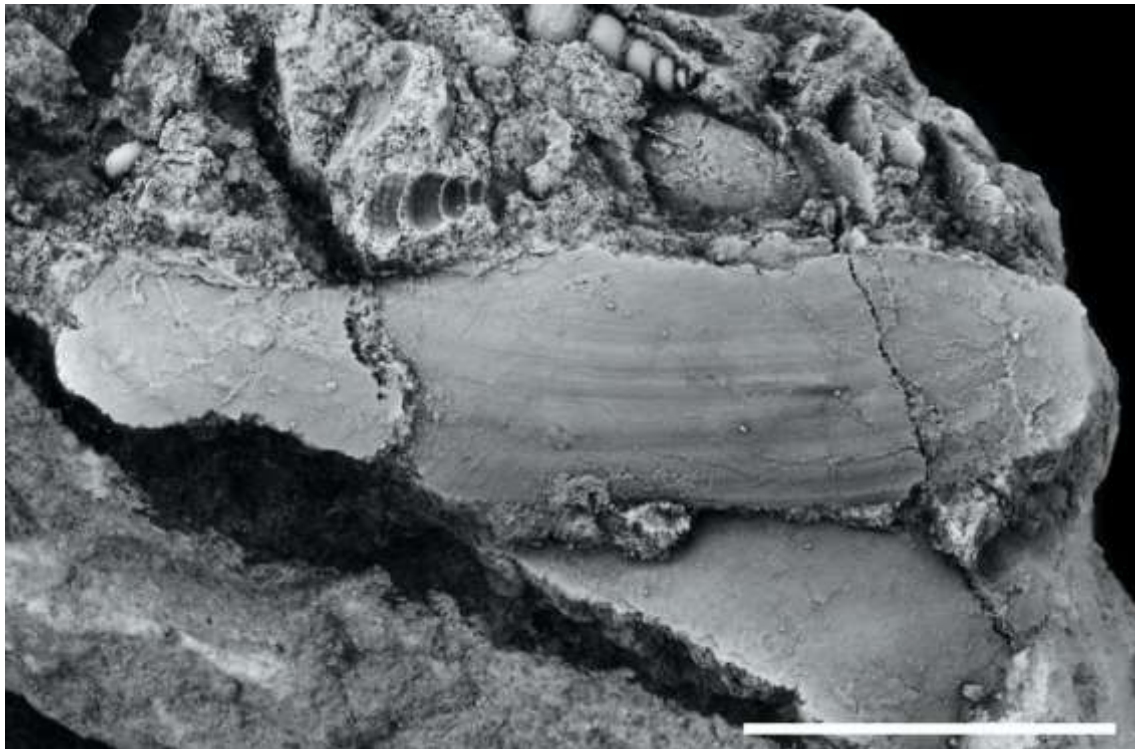


Figure 7 – *Araripenaia elliptica* Silva et al., 2020, Romualdo Formation. Poorly preserved, internal mold of right valve with remains of shell, DZP-21244. Scale bar = 1 cm.

Subterclass Euheterodonta

Order Venerida Gray, 1854

Superfamily Veneroidea Rafinesque, 1815

Family Veneridae Rafinesque, 1815

Subfamily Callocardiinae Dall, 1895

Australoeocallista juazeiroi Guerrini et al., 2024

Fig. 9

Material. Internal molds of left valves, DZP-21220, 21265, 21272A; left valve, 21223B; right valves, 21221, 21245, 21251; internal molds of right valves, 21225, 21231, 21237-21238, 21240, 21275A-B.

Comments. At least 14 specimens have a small, subcircular, equivalved, non-carinate shell. The valve margins do not gape posteriorly, dorsal, and ventral margins are gently curved, grading into the rounded having the anterior and posterior (Fig. 9D). The umbo is slightly prominent and placed almost at mid-length of shell. An escutcheon and lunule are absent (Fig. 9A-B). The external shell surface is ornamented with faint, regularly spaced, commarginal growth lines (Fig. 9D). Hence, the gross morphology of these specimens closely resembles those of *Australoeocallista juazeiroi* Guerrini et al., 2024. The hinge, muscle scars, pallial line, and other internal characters are not visible. The external shell morphology, however, particularly well shown by the specimens DZP-21231 and DZP-21225 (Fig. 9C-D), leaves little doubt that the material belongs to the recently described venerid *A. juazeiroi*.

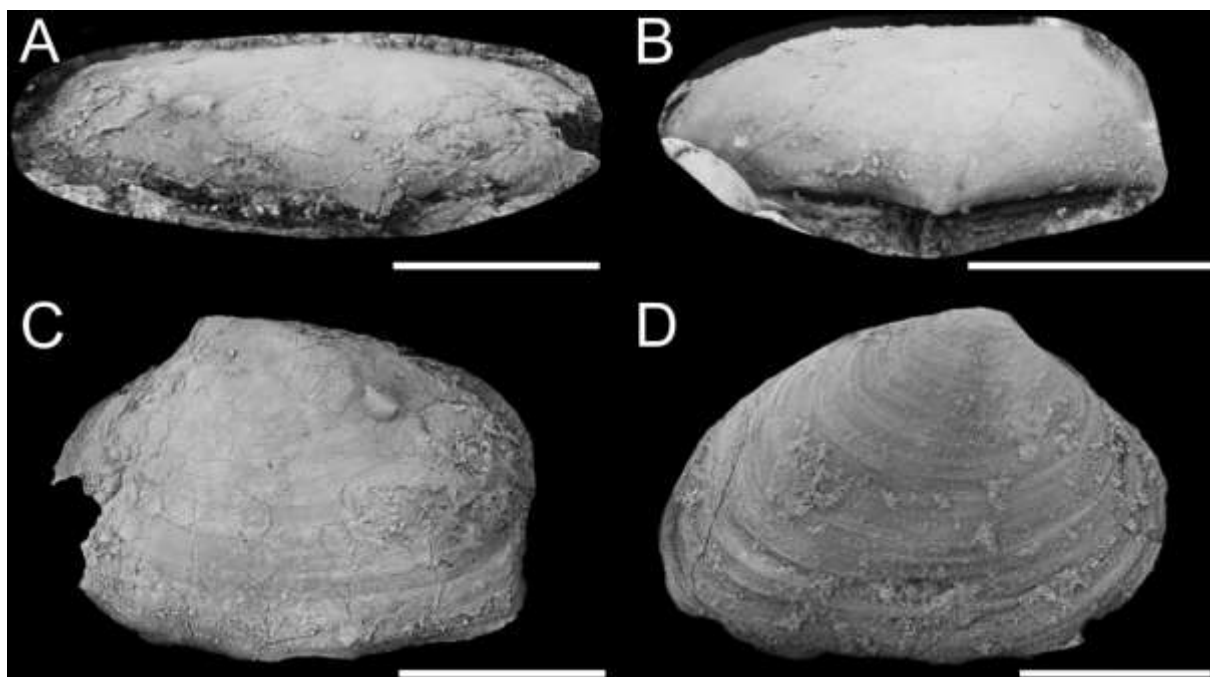


Figure 9 – *Australoeocallista juazeiroi* Guerrini et al., 2024. A, C. Internal mold, left valve, DZP-21265. A. Dorsal view. C. Lateral view. B. Internal mold, right valve, dorsal view, DZP-21231. D. Left valve, DZP-21225, showing irregularly spaced growth lines. Scale bar = 1 cm.

Subfamily Tapetinae Gray, 1851

Legumen kaririense Guerrini et al., 2024.

Fig. 8

Material. Internal molds of right valves, DZP-21219, 21243, 21246, 21272C, 21274, 21275C-D; composite mold of right valve, 21223A; left valves, 21224, 21233; internal molds of left valves, 21226, 21228, 21252, 21258, 21276; external molds of left valves, 21236; 21241, 21266.

Comments. Several internal and external molds closely resemble *Legumen kaririense* Guerrini et al., 2024, a common venerid bivalve in some strata of the Romualdo Formation (Fürsich et al., 2019; Guerrini et al., 2024). The shells are posteriorly elongated, equivalved, non-carinate (Fig. 8A-B). The anterior and posterior margins are rounded, and the shell does not gape. As shown in Figure 8B, D, the umbones are slightly prominent, as in *L. kaririense*, and a lunule and escutcheon are missing (Fig. 8A). The external shell surface is ornamented with irregularly spaced, fine growth lines (Fig. 8C-D). Unfortunately, the hinge, adductor muscle scars, and other internal features are not observed given the state of shell preservation.

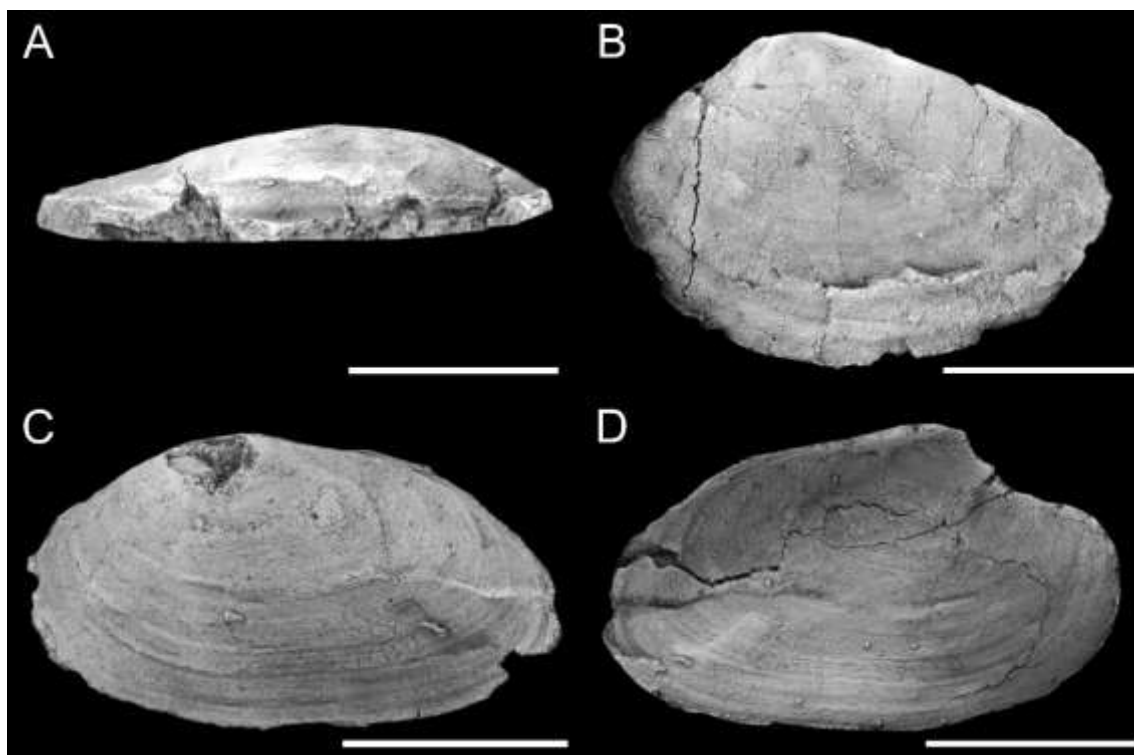


Figure 8 – *Legumen kaririense* Guerrini et al., 2024. A-B. Internal mold, left valve, DZP-21224. A. Dorsal view. B. Lateral view. C. Composite mold, lateral view, left valve DZP-21233. D. External mold, lateral view, right valve, showing irregularly spaced growth lines. Scale bar = 1 cm.

Subclass Caenogastropoda Cox, 1960

Cohort Sorbeoconcha Ponder and Lindberg, 1997

Subcohort Hypsogastropoda Ponder and Lindberg, 1997

Superfamily Epitoniioidea Berry, 1910 (1812)

Family Epitoniidae Berry, 1910 (1812)

Fig. 10

Material. DZP-105AI-II, 21229, 21264, 21273B, 21627, 21635

Comments. Some of the gastropods, which are preserved as external molds or have part of the original shell preserved, belong to a very common taxon found in the shale and particularly in the shell bed interval of the Romualdo Formation. These shells have been identified as belonging to a family of marine carnivorous gastropods, the Epitoniidae, based on their conical and slender shells with seven or fewer whorls (Prado et al., 2014). The round whorls are and separated by a deep suture. According to Prado et al. (2014), the Epitoniidae shells carry strong and equidistant axial ribs, characteristic of this family. The shells preserved in the tide-dominated interval of the Romualdo Formation (Fig. 10A-E), are unequivocally the taxon described and figured by Prado et al. (2014, p. 59, fig. 3). Additionally, the Romualdo specimens from the shell bed intervals have a basal cord, a typical but not diagnostic character of certain epitoniid gastropods (Killburn, 1985) (Fig. 10F-I). The gastropods found in the tidel-dominated interval also display this character (Fig. 10A-B).

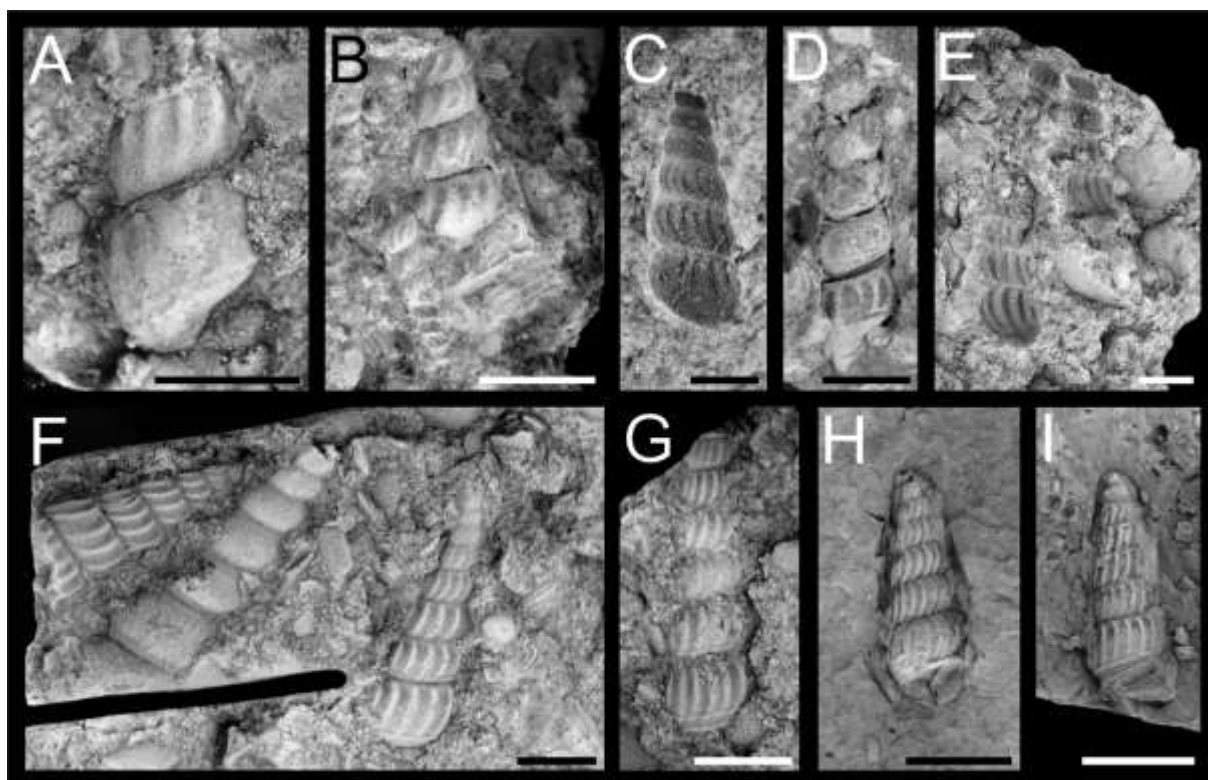


Figure 10 – Epitoniid gastropods from the tide-dominated interval of the Romualdo Formation (A-E; Sítio Sobradinho), shell beds (F-G; Porteiras municipality), and shale (H-I; Estiva Creek). A. Incomplete shell, showing the axial ornamentation and the basal cord (DZP-21264). B, D. Internal molds with the thicker parts of the shell preserved in some whorls (DZP-21229; DZP-21244 II; C, E. External molds (DZP-21273B; DZP-21272); F-I. Specimens with the original shells preserved, showing strong axial ribs (DZP-105A, DZP-105AII, DZP-21635, DZP-21627). Scale bar = 0.5 cm

5. DISCUSSION

5.1. Depositional setting and paleoenvironmental significance

The detailed facies description of the upper sedimentary succession of the Romualdo Formation at the Sobradinho locality corroborates the interpretation in Custódio et al. (2017) of a tide-dominated coastal setting. The succession is interpreted as a high-frequency highstand systems tract that was generated following the deposition of storm-dominated shell bed strata (Rodrigues et al., 2022). It is characterized by m-scale coarsening-upward packages typical of tide-dominated deltas reflecting meso- to macrotidal conditions (Dalrymple, 2012). Bioclastic claystone with sandstone lenses are interpreted as prodelta deposits, the trough cross-bedded sandstones delta front deposits, while bioturbated heterolithic facies and tidal bars are characteristic of the delta plain (see Dalrymple, 2012). At the top of the investigated interval, bioclastic claystone and conglomerates containing reworked, indurated mud clasts and mollusk shells, record deposition in the delta plain (see Dalrymple, 2012). In this scenario, the diverse freshwater mollusk fauna was concentrated as channel-base, lag deposits, probably close to a high-frequency regressive surface (see Zechin and Catuneanu, 2013).

5.2. Faunal composition

Based on the identifications above, the new mollusk-dominated fossil assemblage of the Romualdo Formation is composed of marine to brackish cosmopolitan gastropods (Epitoniidae, $n = 35$; 17.6%) and endemic bivalves (*L. kaririense*, $n = 18$; 9.04%; *A. juazeiroi*, $n = 14$; 7.03%), as well as unionid bivalves (*C. novaolindensis*, $n = 3$; 1.5%; *M. bellaradiata*, $n = 3$; 1.5%; *A. elliptica*, $n = 1$; 0.5%). One-hundred-and-twenty-five specimens remain undetermined, corresponding to 10 bivalves (5.02%) and 115 gastropods (57.79%). However, it is important to highlight that the number of gastropods

is probably underestimated, as only the fully recognizable ones were counted, and the samples usually display several fragments of gastropod shells. Also, a significant part of the gastropod fauna is undeterminable, as the molds do not show any ornamentation and/or diagnostic features, making it very challenging to identify them.

The unexpected feature of this assemblage is the mixture of unionid shells known from the Crato Formation (Varejão et al., 2021a, b; Silva et al., 2020a, b), and brackish to marine forms of the Romualdo Formation (Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2020; 2022; Guerrini et al., 2024). The brackish to marine forms, common in the shale-dominated interval of the Romualdo Formation (Fürsich et al., 2019; Guerrini et al., 2024), are dominant ($n = 67$; 33.67%). They are represented by suspension-feeding, shallow burrowing bivalves and carnivorous gastropods. Less common in the assemblage are freshwater bivalves ($n = 7$; 3.52%), which were semi-infaunal suspension-feeders. The commonest ones are *C. novaolindensis* and *M. bellaradiata*. *A. elliptica* is a very rare species in the assemblage. Until now, these species were known only from the underlying Crato Formation, mainly recorded in the mudstone of the Caldas Bed (Fig. 1).

5.3. Preservation and nature of the fossil assemblage

The tidal facies of the Romualdo Formation at the Sítio Sobradinho fossil locality provides an excellent opportunity to understand the formation of invertebrate fossil assemblages in marginal marine settings and offers insight into the nature of paleontological data locked in this type of sedimentary record. In marginal marine sedimentary settings, where environments and faunas may change significantly across short lateral distances, the transport of bioclastic material easily leads to mixing of shells from different habitats (Fürsich and Kauffman, 1984, p. 506). These authors discussed in detail a special case of faunal mixing caused by environmental condensation that leads to

mixing of autochthonous faunas representing different environments. Environmental condensation can be recognized, among others, based on (i) ecological incompatibility between species; (ii) preservational differences unrelated to the species behavior (infaunal versus epifaunal forms), and (iii) differences between sediment fill of shells and rock matrix.

Interestingly, all studied bivalves still preserve, at least to a small extent, their original shell. Partial shell loss occurred mainly in the field (splitting the rock) or during laboratory preparation, as the rock matrix is very friable. In these cases, internal or external molds are visible, all containing the same matrix. Notably, the sediment infill of freshwater and brackish-marine bivalve shells is the same. Moreover, radial fractures produced by compaction are common in the shells of all groups, suggesting they have experienced similar diagenetic histories. These features suggest that the fossil assemblage is not the result of environmental (temporal) condensation (see Fürsich, 1975; Fürsich and Kauffman, 1984), but that the different components had a similar burial. In summary, the typical Crato freshwater bivalves in the Romualdo assemblage are not remané fossils.

Sedimentologic, paleoecologic, and taphonomic evidence shows that the fossil bivalves of the studied assemblage were subject to some degree of lateral transport and reworking in tidal channels and bars. The freshwater bivalves were transported by a river to the coast, where they became redeposited in a tidal-influenced setting together with marine-brackish shells and comminuted plant remains. From this perspective, the intraformational, shell-rich conglomerate is here interpreted as basal lag in a tidal channel. The conglomerate was formed by indurated mud clasts from the cyclically exposed delta plain, where the freshwater bivalves lived in freshwater lakes and distributaries. During episodic increased freshwater discharges, shells of freshwater bivalves living in the delta plain became mixed with brackish and marine bivalves from the delta front. As some

shells are still articulated with well-preserved external ornamentation, transport and residence time at the sediment-water interface were short. In summary, the shell concentration is of the sedimentological type (*sensu* Kidwell et al., 1986).

5.4. The Lazarus Effect and the reappearance of the freshwater bivalves

In the last decade, a significant effort was made to build a robust stratigraphic framework for the Santana Group, also integrating the stratigraphic distribution of the fossils (Scherer et al., 2015; Custódio et al., 2017; Fürsich et al., 2019; Goldberg et al., 2019; Varejão et al., 2021a; Guzmán et al., 2023; Fauth et al., 2023). Considerable attention was paid in sampling the fossil content of these two geological units, especially the benthic macro- and microfossils (Fürsich et al., 2019; Melo et al., 2020; Rodrigues et al., 2020, 2022; Bom et al., 2021; Kroth et al., 2021; Silva et al., 2020a, b; Matos et al., 2021; Fauth et al., 2023; Guzmán et al., 2023), with the most possible accurate stratigraphic control.

Nevertheless, the true vertical ranges (first and last appearances) of several taxa are still poorly known. There are, however, cases, in which the taxa appear to have a very well-constrained vertical distribution or are associated with particular sedimentary facies. This is the case of the endemic freshwater bivalves *A. elliptica*, *M. bellaradiata*, and *C. novaolindensis* of the Crato Formation (Silva et al., 2020a, 2020b). These are typically associated with the mudstone of the Caldas Bed (Varejão et al., 2021b). In the Três Irmãos Quarry, Nova Olinda municipality, Ceará State, where these taxa co-occur on the same bedding plane, they are confined to the stratigraphic interval immediately above the fossil-rich laminated limestone (*Konservat-Lagerstätte*) in the lower part of the Crato Formation (Varejão et al., 2021b).

In the Sobradinho section, which is the only other geological section of the Crato Formation to contain mollusks above the laminated limestone (Varejão et al., 2021a), Unionida (*A. elliptica*, *M. bellaradiata*) are known to occur in siltstone of the semi-enclosed bay facies (Varejão et al., 2021a), where they occur in direct association with brackish taxa (“*Modiolus*” sp.) (Silva et al., 2024). This stratigraphic occurrence is located ~30 meters below the contact with the overlying Romualdo Formation (Varejão et al., 2021a). Therefore, this is the highest known stratigraphic occurrence of these freshwater species in the Crato Formation. Based on the well-constrained stratigraphic data above, the total range of freshwater bivalves in the Crato succession comprises ~25 meters, with the First Appearance Datum (FAD) at the fossil-rich laminated limestone interval in the lower part of the Crato Formation, and the Last Appearance Datum (LAD) ~30 meters below the upper contact with the overlying Romualdo Formation.

Bivalves of the Romualdo Formation are typically brackish to marginal marine (Pereira et al., 2015; Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2020; Guerrini et al., 2024). Hence, freshwater bivalves are unknown to occur in the macrobenthic assemblages of the Romualdo Formation (see Fürsich et al., 2019). In the Sobradinho section, however, as described above, the sedimentary succession of the tide-dominated delta facies contains Unionida shells (Fig. 4-7) closely associated (i.e., same hand sample) with brackish/marine bivalves (Figs. 4, 8-9). As argued above, the freshwater bivalves in the intraformational conglomerate are not remané fossils reworked from the underlying Crato Formation, as one might think at first. Hence, the fossil assemblage of the tidal channel facies is documenting the reappearance of unchanged freshwater bivalves after their temporary disappearance throughout the upper part of the Crato Formation and almost all the ~100-m-thick marine-influenced succession of the Romualdo Formation. Therefore, these are good examples of Lazarus Taxa (Flessa and Jablonski, 1983; Jablonski, 1986).

Given our robust stratigraphic control, these Lazarus unionids are not sampling artifacts derived from our inability to collect them in other sedimentary facies throughout the Crato and Romualdo Formations. Hence, the next question is what happened to the unionids during their absence? Their “prolonged” absence in rocks of the uppermost part of the Crato Formation and almost the entirety of the sedimentary record of the Romualdo Formation may reflect the non-preservation of the sediments or sedimentary facies in which they typically occur. In the Sobradinho section, they are preserved in tidal channels and indicate the influx of riverine freshwaters from the hinterland of the Araripe Basin. Unionids thrived in these riverine and transitional environments influenced by freshwater discharges. The shells were transported and became mixed with brackish/marine bivalves as lag deposits on the delta plain. However, unionid shell transport and reworking were both short-lived since some shells are still articulated (closed or in butterfly position) and their external ornamentation is well-preserved. In addition, the unionids constitute only a small fraction of the bivalve assemblage, which is dominated by brackish/marine forms. Regrettably, we can only offer a rough estimate for the duration of unionid absence in the preserved geological record of the Crato and Romualdo Formations. According to the latest biostratigraphic data for the examined stratigraphic interval, mainly based on ostracods (Fauth et al., 2023), planktic foraminifera (Melo et al., 2020), radiometric dating (U-Pb date from fossil fish dentine, Barreto et al., 2022), and geochemical characteristics of organic-rich facies (Bom et al., 2023), the elapsed time of freshwater bivalve mollusk missing record along the Crato-Romualdo sedimentary succession is of approximately 3 to 4 million years (see Fig. 11).

Chronost.	Lithost.	Palin ¹	Ostracoda ²	Foraminifera ²⁻⁴	Bivalvia
Lower Cretaceous	Albian ~113.0	Romualdo Fm. Ip.	C. cearensis P-280.1?	OST-011.4	<i>M. renilaevis</i>
					<i>M. miniglobularis</i>
	Aptian ~121.4	Crato Fm. Barbalha Fm.	Seripea variverrucata P-270	OST-011.3	<i>Paraticinella rohri</i>
					<i>H. infracretacea</i>
					<i>Globigerinel. algerianus</i>
				OST-011.2	<i>G. ferreolensis</i>
				OST-011.1	<i>L. cabri</i>
					<i>G. blowi</i>
			Pattersonocypris micropapillosa OST-011		

1. Rios Neto et al. (2012); 2. Guzmán et al. (2023); 3. Fauth et al. (2023); 4. Bom et al. (2023)
 Figure 11 – Chronostratigraphy, lithostratigraphy and biostratigraphy of the Santana Group. Explanation: Ip.; Ipubi Formation; Fm., Formation.

6. FINAL COMMENTS

The fossil assemblage from the tidal facies of the uppermost part of the Romualdo Formation is composed mostly of reworked shells of marine-brackish bivalve species mixed with typical freshwater forms previously described from the underlying Crato Formation. Freshwater inflow from rivers and reworking of sediments by tidal currents led to a mixed allochthonous to parautochthonous fossil assemblage that has important implications for our understanding of marginal aquatic habitats that existed during the

final deposition of the Romualdo Formation. In the present case, mixing of incompatible bivalve species is not caused environmental condensation but by lateral transport.

Sedimentologic and taphonomic evidence indicate that the freshwater bivalve species recorded in the fossil assemblage are not derived from the preceding stratigraphic unit (i.e., Crato Formation) where they are common elements of the bivalve-dominated assemblage of the Caldas Bed. In other words, they are not remané fossils in the tidal facies of the Romualdo Formation. These bivalves thrived in delta plain environments (not preserved in the Araripe Basin/Plateau) that were contemporary with the restricted marine environments of the interior sea system, allowing us to know that these freshwater bivalves continued to exist even after deposition of the Crato Formation, and considerably expanding their stratigraphic distribution. Finally, one effect of the physically dominated processes that generated the described mollusk-dominated fossil assemblage is that their taxonomic composition differs distinctly from the assemblages typically found in the Romualdo Formation (Fürsich et al., 2019; Rodrigues et al., 2022; Guerrini et al., 2024).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the National Mining Agency (ANM), former National Department of Mineral Production (DNPM), for providing us with all fossil collecting permits. Partial financial support was offered by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, 401039/2014-5, 304800/2017-1), Petrobras (2014/00519-9), and São Paulo Research Foundation (FAPESP, 18/01750-7, 16/13214-7, and 17/20803-1). The Biosciences Institute, Unesp, Botucatu campus, and the Geosciences and Exact Sciences Institute, Unesp, Rio Claro campus, are also acknowledged for the infrastructure offered. Early versions of this manuscript profitted from comments and suggestions of the following researchers: Gerson Fauth, Sergio A. Martinez, Juliana Leme, and Ismar S.

Carvalho. V.B. Guerrini, V.R. Silva, and M.G. Rodrigues are fellows of the doctoral scholarship of CNPq (141633/2020-4), FAPESP (2020/15609-4), and of Training of Human Resources in Petroleum Geology Program/Unesp-PRH 40-ANP, supported with financial investment of oil companies qualified in the P, D&I Clause of ANP Resolution No. 50/2015, respectively. L.V. Warren, M.L. Assine and M.G. Simões are fellows of CNPq.

REFERENCES

- Arai, M., Assine, M.L., 2020. Chronostratigraphic constraints and paleoenvironmental interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) based on palynology. *Cretaceous Research* 116, 104610.
- Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 371–389.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A.J., Custódio, M.A., Neumann, V.H., Varejão, F.G., Mescolotti, P.C., 2014. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Boletim de Geociências da Petrobras* 22, 3–28.
- Assine, M.L., Quaglio, F., Warren, L.V., Simões, M.G., 2016. Comments on paper by M. Arai “Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective”. *Brazilian Journal of Geology* 46 (1), 3–7.
10.1590/2317-4889201620150046A.
- Barreto, A.M.F., Bertotti, A.L., Sylvester, P.J., Prado, L.A.C., Oliveira, D.H., Tomé, M.E.T.R., Lemos, F.A.P., Nascimento, L.R.L., Pereira, P.A., Albayrak, A.I., 2022. U/Pb geochronology of fossil fish dentine from Romualdo Formation, Araripe Basin, northeast of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 116, 103774.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103774>

- Beurlen, K., 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. XVII Congresso Brasileiro de Geologia, *Anais*, Recife, p. 1–47.
- Beurlen, K., 1964. As espécies dos Cassiopinae, nova subfamília dos Turriteliidae, no Cretáceo do Brasil. *Arquivos de Geologia (UFPE)* 5, 1–43.
- Beurlen, K., 1966. Novos equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 389, 455–464.
- Bieler, R., Carter, J.G., Coan, E.V., 2010. Classification of bivalve families. *Malacologia* 52, 113–133.
- Bom, M.H.H., Ceolin, D., Kochhann, K.G.D., Krah, G., Fauth, G., Bergue, C.T., Savian, J.F., Strohschoen Jr, O., Simões, M.G., Assine, M.L., 2021. Paleoenvironmental evolution of the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Global and Planetary Change* 203, 103528.
- Bom, M.H.H., Kochhann, K.G.D., Heimhofer, U., Mota, M.A.L., Guerra, R.M., Simões, M.G., Krah, G., Meirelles, V., Ceolin, D., Fürsich, F., Lima, F.H.O., Fauth, G., Assine, M.L., 2023. Fossil-Bearing Concretions of the Araripe Basin Accumulated During Oceanic Anoxic Event 1b. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 38, e2023PA004736.
- Bouchet, P., Rocroi, J.P., Hausdorf, B., Kaim, A., Kano, Y., Nützel, A., Parkhaev, P., Schrödl, M., Strong, E.E. 2017. Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families. *Malacologia*, 61, 1–526.
- Combosch, D.J., Collins, T.M., Glover, E.A., Graf, D.L., Harper, E.M., Healy, J.M., Kawauchi, G.Y., Lemer, S., McIntyre, E., Strong, E.E., Taylor, J.D., Zardus, J.D., Mikkelsen, P.M., Giribet, G., Bieler, R., 2017. A family-level Tree of Life for bivalves based on a Sanger-sequencing approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 107, 191–208. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2016.11.003>

- Custódio, M.A., Quaglio, F., Warren, L.V., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Perinotto, J.A.J., Assine, M.L., 2017. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingression in the interior of Northeast Brazil. *Sedimentary Geology* 359, 1–15.
- Dalrymple, R.W., 2012. Tidal depositional systems. In: James, N.P., Dalrymple, R.W. (eds.), *Facies Models* 4, Geotext 6, 201–231.
- Fara, E., Saraiva, A.A.F., Campos, D.A., Moreira, J.K.R., Siebra, D.C., Kellner, A.W.A., 2005. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 218, 145–160.
- Fauth, G., Kern, H.P., Villegas-Martín, J., Mota, M.A.L., Santos Filho, M.A.B., Santa Catharina, A., Leandro, L.M., Luft-Souza, F., Strohschoen Jr., O., Nauter-Alves, A., Tungo, E.J.F., Bruno, M.D.R., Ceolin, D., Baecker-Fauth, S., Bom, M.H.H., Lima, F.H.O., Santos, A., Assine, M.L., 2023. Early Aptian marine incursions in the interior of northeastern Brazil following the Gondwana breakup. *Scientific Reports* 13, 6728.
- Feldmann, R.M., Chapman, R.E., Hannibal, J.T., 1989. Paleotechniques. *The Paleontological Society, Special Publication* 4, 1–358.
- Flessa, K.W., Jablonski, D., 1983. Extinction is here to stay. *Paleobiology* 9, 315–321.
- Freitas, B.T., Almeida, R.P., Carrera, S.C., Figueiredo, F.T., Turra, B.B., Varejão, F.G., Assine, M.L., 2017. Aptian sedimentation in the Reconcavo-Tucano-Jatobá Rift System and its tectonic and paleogeographic significance. *Journal of South American Earth Sciences* 80, 460–481.
- Fürsich, F.T., 1975. Trace fossils as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy. *Lethaia* 8, 151–172.

- Fürsich, F.T., Custódio, M.A., Matos, S.A., Hethke, M., Quaglio, F., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2019. Analysis of a Cretaceous (late Aptian) high-stress ecosystem: The Romualdo Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 95, 268–296.
- Fürsich, F.T., Kauffman, E.G., 1984. Palaeoecology of marginal marine sedimentary cycles in the Albian Bear River Formation of South-Western Wyoming. *Palaeontology* 27, 501–536.
- Goldberg, K., Premaor, E., Bardola, T., Souza, P.A., 2019. Aptian marine ingression in the Araripe Basin: Implications for paleogeographic reconstruction and evaporite accumulation. *Marine and Petroleum Geology* 107, 214–221.
- Guerrini, V.B., Matos, S.A., Fürsich, F.T., Rodrigues, M.G., Varejão, F.G., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2024. Early Cretaceous bivalves of the Romualdo Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 105910.
- Guzmán, J., Piovesan, E.K., Melo, R.M., Almeida-Lima, D., Sousa, A.J., Neumann, V.H.M.L., 2023. Ostracoda and foraminifera biostratigraphy and palaeoenvironmental evolution of the Aptian Santana Group, post-rift of the Araripe Basin, Brazil. *Gondwana Research* 124, 18–38.
- Jablonski, D., 1986. Background and mass extinctions: the alterations of macroevolutionary regimes. *Science* 231, 129–133.
- Kidwell, S.M., Fürsich, F.T., Aigner, T., 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaos* 1, 228–238.
- Kilburn, R.N. 1985. The family Epitoniidae (Mollusca: Gastropoda) in southern Africa and Mozambique. *Annals of the Natal Museum* 27, 239–337.
- Kroth, M., Borghi, L., Bobco, F.E.R., Araújo, B.C., Silveira, L.F., Duarte, G., Ferreira, L.O., Guerra-Sommer, M., Mendonça, J.O., 2021. Aptian shell beds from the

- Romualdo Formation (Araripe Basin): implications for paleoenvironment and paleogeographical reconstruction of the northeast of Brazil. *Sedimentary Geology* 426, 1–15.
- Maisey, J.G., 1991. *Santana Fossils - An Illustrated Atlas*. THF Publications, Neptune, New York, 455 pp.
- Maisey, J.G., Carvalho, M.D.G.P., 1995. First records of fossil sergestid decapods and fossil brachyuran crab larvae (Arthropoda, Crustacea), with remarks on some supposed palaemonid fossils, from the Santana Formation (Aptian- Albian, NE Brazil). *American Museum Novitates* 3132, 1–17.
- Manso, C.L.C., Hessel, M.H., 2012. Novos equinóides (Echinodermata: Echinoidea) do Albiano da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 42(1), 187–219.
- Martill, D.M., 1988. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology* 31, 1–18.
- Martill, D.M., 1990. Macromolecular resolution of fossilized muscle tissue from an elopomorph fish. *Nature* 346, 171–172.
- Martill, D.M., 1993. *Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil*. The Palaeontological Association, London, 159 p.
- Matos, R.M., Krueger, A., Norton, I., Casey, K., 2021. The fundamental role of the Borborema and Benin–Nigeria provinces of NE Brazil and NW Africa during the development of the South Atlantic Cretaceous Rift system. *Marine and Petroleum Geology* 127, 104872.
- Matos, S.A., Castilho, A.L., Prado, L.A.C., Bondioli, J.G., Varejão, F.G., Custódio, M.A., Fürsich, F.T., Assine, M.L., Simões, M.G., 2021. Taphonomy and ontogeny of the brachyuran crab *Exucarcinus gonzagai*, from the lower Cretaceous (Aptian)

- Romualdo Formation, Araripe Basin, NE Brazil. *Journal of South American Earth Science* 111, 103443.
- Melo, R.M., Guzmán, J., Almeida-Lima, D., Piovesan, E.K., Neumann, V.H.M.L., Sousa, A.J., 2020. New marine data and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. *Scientific Reports* 10, 15779.
- Morales, N., and Assine, M.L. 2015. Chapada do Araripe: a highland oasis incrustated into the semi-arid region of northeastern Brazil. *Landscapes and landforms of Brazil* 2015, 231–242.
- Palmer, A.R., 1989. Techniques for mechanical preparation of smaller fossils. In: Feldmann, R.M., Chapman, R.E., and Hannibal, J.T. (Eds.), *Paleotechniques. The Paleontological Society, Special Publication* 4, 208–212.
- Paz, J.D.S., Rossetti, D.F., 2006. Paleohydrology of an Upper Aptian lacustrine system from northeastern Brazil: Integration of facies and isotopic geochemistry. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241, 247–266
- Pereira, P.A., Cassab, R.C.T., Barreto, A.M.F., Almeida, J.A.C., 2015. Moluscos da Formação Romualdo, Aptiano-Albiano, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 10(2), 231–146.
- Petri, S., 1987. Cretaceous paleogeographic maps of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 59, 117–168.
- Prado, L.A.C., Pereira, P.A., Sales, A.M.F., Barreto, A.M.F., 2014. Análise tafonômica e taxonômica da concentração de invertebrados fósseis do topo da Formação Romualdo, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe em Araripe, Ceará (CE). *Estudos Geológicos* 24, 53–64.

- Prado, L.A.C., Luque, J., Barreto, A.M.F., Palmer, R., 2018. New brachyuran crabs from the Aptian – Albian Romualdo Formation, Santana Group of Brazil: evidence for a Tethyan connection to the Araripe Basin. *Acta Paleontologica Polonica* 63, 737–750.
- Rios-Netto, A.D.M., Regali, M.D.S.P., Carvalho, I.D.S., Freitas, F.I., 2012. Palinoestratigrafia do intervalo Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 42, 331–342. doi: 10.5327/Z0375-75362012000200009.
- Rodrigues, M.G., Matos, S.A., Varejão, F.G., Fürsich, F.T., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020. Short-lived “Bakevelliid-Sea” in the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 115, 104555.
- Rodrigues, M.G., Varejão, F.G., Matos, S.A., Fürsich, F.T., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2022. High-resolution taphonomy and sequence stratigraphy of internally complex, bakevelliid-dominated coquinas from the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, NE Brazil. *Marine and Petroleum Geology* 143, 105814.
- Rosa, M.C., Morales, N., and Assine, M.L. 2023. Transtensional tectonics during the Gondwana breakup in northeastern Brazil: Early Cretaceous paleostress inversion in the Araripe Basin. *Tectonophysics*, 846, 229666.
- Rossetti, D.F., Góes, A.M., 2003. Caracterização paleoambiental de depósitos albianos na borda Sul da Bacia de São Luís-Grajaú: Modelo de delta fluvial influenciado por tempestade. *Revista Brasileira de Geociências* 33, 299-312.
- Sales, A.M.F., 2005. *Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: significado estratigráfico e paleoambiental*. Unpublished PhD Dissertation. Universidade de São Paulo, São Paulo, 173 p.

- Scherer, C.M.S., Goldberg, K., Bardola, T., 2015. Facies architecture and sequence stratigraphy of an early post-rift fluvial succession, Aptian Barbalha Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Sedimentary Geology* 322, 43-62.
- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Fürsich, F.T., Skawina, A., Schneider, S., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020a. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (Unionida, silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications for the early evolution of freshwater mussels. *Cretaceous Research* 107, 104275.
- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Fürsich, F.T., Skawina, A., Schneider, S., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020b. New freshwater mussels (Bivalvia, Unionida) with potential trigonoidid and hyriid affinities from the Early Cretaceous of Brazil. *Geobios* 61, 41–54.
- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Warren, L.V., Assine, M.L., Fürsich, F.T., Simões, M.G., 2024. A new condensed freshwater–brackish water bivalve-dominated assemblage in the Aptian Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil and its paleoenvironmental significance. *Cretaceous Research* 154, 105748.
- Souza, T.G.L., Matos, S.A., Varejão, F.G., Rodrigues, M.G., Ribeiro, A.C., Freitas, B.T., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2022. High-resolution taphonomy of the Lower Cretaceous “Amargosa Biota”, Central Tucano Sub-Basin, Bahia, Brazil: Implications for the paleoenvironmental dynamics of a new Konservat-Lagerstätte. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 592, 110908.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Perinotto, J.A.J., Neumann, V.H., Freitas, B.T., Almeida, R.P., Assine, M.L., 2016. Upper Aptian mixed carbonate-siliciclastic sequences from Tucano Basin, Northeastern Brazil: Implications for paleogeographic reconstructions following Gondwana break-up. *Cretaceous Research* 67, 44-58.

- Varejão, F.G., Warren, L.V., Freitas, B.T., Neumann, V.H., Assine, M.L., 2019a. Saline lake development in the Aptian post-rift phase of the Tucano Basin: Tectonic and paleogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 92, 282–297.
- Varejão, F.G., Fürsich, F.T., Warren, L.V., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Assine, M.L., Sales, A.M.F., Simões, M.G., 2019b. Microbialite fields developed in a protected rocky coastline: The shallow carbonate ramp of the Aptian Romualdo Formation (Araripe Basin, NE Brazil). *Sedimentary Geology* 38, 103-120.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Bahniuk, A.M.R., Assine, M.L., 2021a. Mixed siliciclastic–carbonate sedimentation in an evolving epicontinental sea: Aptian record of marginal marine settings in the interior basins of north-eastern Brazil. *Sedimentology* 68, 2125–2164.
- Varejão, F.G., Silva, V.R., Assine, M.L., Warren, L.V., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Fürsich, F.T., Simões, M.G., 2021b. Marine or freshwater? Accessing the paleoenvironmental parameters of the Caldas Bed, a key marker bed in the Crato Formation (Araripe Basin, NE Brazil). *Brazilian Journal of Geology* 51, e2020009.
- Zecchin, M., Catuneanu, O., 2013. High-resolution sequence stratigraphy of clastic shelves I: Units and bounding surfaces. *Marine and Petroleum Geology* 39, 1-25.

APÊNDICE C

**BIVALVE MOLLUSKS FROM LOWER CRETACEOUS DEPOSITS
OF BAHIA AND MARANHÃO: INSIGHTS INTO THE NATURAL
HISTORY OF FRESHWATER MUSSELS IN THE
NORTHEASTERN BRAZILIAN TERRITORY**

BIVALVE MOLLUSKS FROM LOWER CRETACEOUS DEPOSITS OF BAHIA
AND MARANHÃO: INSIGHTS INTO THE NATURAL HISTORY OF
FRESHWATER MUSSELS IN THE NORTHEASTERN BRAZILIAN TERRITORY

Victor R. SILVA¹; Vitor B. GUERRINI¹; Filipe G. VAREJÃO², Rafael C. SILVA³,
Katie COLLINS⁴; Simon SCHNEIDER⁵, Marcello G. SIMÕES⁶

1- Programa de Pós-graduação em Geociências e Meio Ambiente, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Campus Rio Claro, 13506-900, Rio Claro, SP, Brazil, vitor.guerrini@unesp.br; victor.r.silva@unesp.br; mariza.gomes@unesp.br

2- Departamento de Geologia, Escola de Minas, Universidade Federal de Ouro Preto, Morro do Cruzeiro, Ouro Preto, MG, 35402-163, Brazil, filipe.varejao@ufop.edu.br

3- Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro, RJ, 22290-255, Brazil, rafael.costa@sgb.gov.br

4- Museum of Natural History, London, SW7 5BD, UK. k.collins@nhm.ac.uk

5- CASP, West Building, Madingley Rise, Madingley Road, Cambridge CB3 0UD, UK

6- Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, Campus Botucatu, Botucatu, SP, 18618-689, Brazil, marcello.simoes@unesp.br

HIGHLIGHTS

- New freshwater bivalve mollusks are described/recorded in Lower Cretaceous deposits in NE Brazil;

- *Araripenaia*, *Cratonaia*, and *Monginellopsis* are no longer endemic of the Araripe Basin;

- Oldest known indubitable *Mycetopoda* in Gondwana is recorded in Berriasian-Barremian strata;

- Two distinct Lower Cretaceous freshwater bivalve mollusk faunas are recognized in the Brazilian territory;

- No freshwater bivalve family or genera is shared with coeval African deposits.

ABSTRACT

The origin and evolutionary history of Present-day naiad-dominated faunas in the Brazilian territory remain poorly understood, despite their richness. Within this context, the study of Cretaceous freshwater bivalve mollusks represents one of the major gaps in our knowledge of the pre-Cenozoic evolution of these mollusks. Here, we present, for the first time, a description and/or redescription of mollusk faunas of Berriasian-Albian ages (Lower Cretaceous) from NE Brazil that hosted relatively diverse forms of freshwater bivalves. Faunal composition consists of representatives of Sphaeriida, Trigoniida, and Unionida. The Berriasian-Barremian Mont Serrat Conglomerate (Salvador Formation) contains a diverse pearly freshwater mussel-dominated fauna, including *Mycetopoda* and *Anodontites*? in association with *Cratonaia*, and possibly *Musculiopsis*? and hyriids. The fauna shows a mixture of Gondwanan and Laurasian affinities and may have thrived in ephemeral streams and/or floodplain lakes associated to fan deltas. The three genera (i.e., *Cratonaia*, *Araripenaia*, *Monginellopsis*), previously known only from Aptian Crato and Aptian-Albian Romualdo Formations, Araripe Basin, were also recorded in the Aptian Marizal Formation (*Araripenaia*), Tucano Basin, Bahia, and in the Aptian-Albian Itapecuru Formation (*Cratonaia*, *Monginellopsis*), Parnaíba Basin, Maranhão, for the first time. The previously suggested presence of *Sphaerium* and *Anodonta* in the Marizal Formation is rejected (i.e., the alleged sphaeriid shells are spinicaudatans, and *Anodonta* is *Araripenaia*). Articulated shells of *Cratonaia*, *Araripenaia*, and *Monginellopsis* are typically associated with fine-grained siliciclastic deposits generated in fluvio-lacustrine settings, and their common occurrence in different Aptian-Albian strata suggested dispersal throughout interconnected fluvial systems draining distinct sedimentary basins. The Lower Cretaceous freshwater bivalve assemblages in the northeastern Brazilian sedimentary basins are remarkably distinct from those well-known molluscan faunas of

the Turonian to Santonian or Campanian to Maastrichtian formations of the Bauru Group in the southeastern portion of the country. Although South America and North Africa were still linked during most of the Lower Cretaceous period, no freshwater bivalve genera and species are shared. Finally, the described bivalves offer us a compositional glimpse into the diversity of freshwater mussel faunas that thrived in fluvio-lacustrine environments in a coeval time interval (Berriasian-Aptian) of those bivalve-dominated faunas that are preserved in the thick pre-salt coquinas, which the taxonomic composition is still poorly constrained.

KEYWORDS: Sphaeriida, Trigonioideoidea, Unionida, Mont Serrat Conglomerate, Salvador Formation, Marizal Formation, Itapecuru Formation.

1. INTRODUCTION

Limnic mollusk bivalve species (168 native and 12 invasive) are recorded in 52 modern hydrographic regions from 12 countries of the South American continent (Pereira et al., 2013). The freshwater bivalves of the continent are represented by Unionida (64.18%), Veneroida (35.26%) and Mytilioida (0.58%) (Pereira et al., 2013). With at least 117 species, Brazil is the country that has the highest species richness in South America (Pereira et al., 2013). The richest hydrographic regions in Brazil are the south and southeast Atlantic rivers, and the basins of the Uruguay, Paraguay, and Amazon rivers (Pereira et al., 2013). The northeastern region of the Brazilian territory encompasses rivers of the northeast and east Atlantic coast, and the large São Francisco River basin (Pereira et al., 2013). In this hydrographic region, species richness is low (10-20) to very low (>10), with dominance of Veneroida in the rivers of the northeast Atlantic coast, Mycetopodidae in the São Francisco River basin, and Hyriidae in the rivers of east Atlantic coast (Pereira et al., 2013). However, the understanding of the pre-Cenozoic natural history and the spatial-temporal distribution of these bivalves in Mesozoic geological units remains significantly restricted. This primarily stems from the sparse fossil evidence of freshwater mussels in this time interval, coupled with incomplete descriptions of specimens stored in scientific collections. This is significant, since the fossil record of freshwater bivalve mollusks plays a crucial role in enhancing our comprehension on their evolution, patterns of dispersal, and paleogeographic relationships, while also facilitating the accurate calibration of molecular clock models (see Schneider, 2023, p.43).

Notably, various fossil collections of Lower Cretaceous non-marine bivalve mollusks from Brazil were reported several years ago, but in some cases no description or even illustrations were made available (e.g., Mawson, 1913; Melo Júnior and Oliveira,

1939; Ferreira et al., 1995). Hence, the taxonomic identity of these fossils remains unsolved or poorly constrained. Indeed, despite a recent surge in interest in the paleontology, paleoecology, and evolutionary history of freshwater mollusk bivalves (Van Damme et al., 2015; Bolotov et al. 2016, 2022; Araujo et al., 2017; Froufe et al., 2020; Skawina, 2021; Zotin, 2023) they have received little attention, with the study of occurrences from the Cretaceous deposits of the Araripe Basin, NE Brazil, being a notable exception.

In our view, understanding the historical oversight in the study of Brazilian Cretaceous freshwater bivalve mollusks presents its own complexities, primarily stemming from factors such as the (i) typical poor preservation of these fossils, (ii) difficulties in taxonomic classification due to fossilization and/or convergence, and (iii) the challenge of relocating ancient outcrops and fossil-rich rock strata. In this context, the recent description of freshwater bivalves from the Aptian Crato Formation, Araripe Basin (Silva et al., 2020a, 2020b, 2024), along with its paleontological and geological implications, prompted us to search for new occurrences in the Lower Cretaceous sedimentary succession of this basin and in other sedimentary basins of the NE Brazilian territory. However, the task of searching for new fossil occurrences in other sedimentary basins in northeastern Brazil (i.e., Grajaú, Tucano and Recôncavo), as well as locating ancient paleontological collections containing those fossils both in Brazil and abroad, proved to be much more challenging than anticipated.

Nonetheless, a comprehensive understanding of the evolution and paleobiogeography of Lower Cretaceous freshwater bivalves in the northeastern Brazilian sedimentary basins is essential for reconstructing patterns of connections of freshwater systems through space and time on a regional and continental scale. In this context, the revision of inadequately documented Lower Cretaceous Brazilian freshwater bivalve

faunas stands out as one of the significant gaps in our knowledge of the diversity of Mesozoic continental aquatic systems in South America, especially when compared with the available data of similar occurrences in North America, Africa (Van Damme et al., 2015), Russia (Rammelmeyer, 1940; Martinson, 1956, 1982; Martinson and Shuvalov, 1976; Kolesnikov, 1980), and China (Gu et al., 1976; Zhu, 1976, 1980; Yu, 1982; Yu et al., 1984; Ma, 1986; Jiang et al., 2007; Pan et al., 2012). In this sense, we reassess the fossil material from scientific collections in Brazil and England, and describe and/or illustrate, for the first time, freshwater bivalves recorded in the Berriasian-Barremian Salvador Formation, Recôncavo Basin, Aptian Marizal Formation, South Tucano Basin, and the Aptian-Albian Itapecuru Formation, Parnaíba Basin, Maranhão, Brazil. Finally, description of those mollusks offers us a compositional glimpse into the diversity of freshwater mussel faunas that thrived in fluvio-lacustrine environments in a coeval time interval (Berriasian-Aptian) of those bivalve-dominated faunas that are preserved in the thick Barremian pre-salt coquinas, of which the taxonomic composition is still poorly constrained.

2. REGIONAL GEOLOGY

2.1. Geological Setting

The tectonic events responsible for the split between South America and Africa as well as the South Atlantic Ocean opening, promoted the formation of numerous rift basins at the Brazilian continental margins during Tithonian to Barremian times (Milani et al., 2007). These events were also responsible for the reactivation of Precambrian structures at the NE Brazil, generating a series of interior basins, such as the Parnaíba (Grajaú), Araripe, Jatobá, Tucano and Recôncavo basins (Milani and Davison, 1988; Matos, 1992; Góes and Rosseti, 2001; Assine, 2007; Vaz et al., 2007). The NE interior basins of Brazil

record a complex and temporally asymmetric evolution, associated to second order stratigraphic sequences, including: pre-rift, syn-rift, and post-rift sedimentary successions (Milani and Davison, 1988; Góes and Rossetti, 2001; Assine, 2007; Figueiredo et al., 2016; Rosa et al., 2023).

The Grajaú Basin (i.e., the Lower Cretaceous expression of the Parnaíba Basin), is interpreted to be originated under the combination of shear stress and strike-slip deformation (Góes and Rossetti, 2001). The rifting of the Grajaú Basin initiated with the basaltic magmatism of the Sardinha Formation (Almeida et al., 1996) and was overlain by the Aptian Grajaú (fluvial) and Codó (lacustrine to marine) formations (Paz and Rossetti, 2006; Lindoso et al., 2016). The Codó Formation is formed by limestone, evaporites and concretion-bearing shale, with a sedimentary succession with marked stratigraphic, sedimentologic (see Varejão et al., 2016, fig. 11) and paleontological (Lindoso et al., 2016; Lindoso et al., 2018) affinities with the Crato, Ipubi and Romualdo formations from the Araripe Basin (see below). During the Albian, it was deposited the marginal marine Itapecuru Formation, dominated by claystone and sandstone (Rossetti and Góes, 2003). Recently, based on terrestrial and marine palynomorphs, the deposition of the Itapecuru Formation was constrained between the upper Aptian and Albian (Ferreira et al., 2020).

The Araripe Basin is inserted in Precambrian terrains of the Borborema Province, limited to the North by the Patos Lineament (Matos, 1992; Assine, 2007; Caxito et al., 2020). The basin was originated by sinistral transtensional tectonics and by the resulting deposition of the syn-rift Brejo Santo, Missão Velha and Abaiara formations (Rosa et al., 2023). The following post-rift succession is associated to a dextral strike-slip tectonic event, with deposition of the Santana Group (Rosa et al., 2023). The Santana Group is formed by the Barbalha, Crato, Ipubi and Romualdo formations. The fluvial to bayhead

delta Barbalha Formation was deposited during the Barremian-Aptian (Scherer et al., 2015; Varejão et al., 2021a; Fauth et al., 2023), while the Crato (lacustrine to marginal marine) and Ipubi (sabkha) formations were deposited during the Aptian (Goldberg et al., 2019; Varejão et al., 2021; Guzmán et al., 2023), and the restricted-marine Romualdo Formation was deposited during the Aptian-Albian (Custódio et al., 2017; Fürsich et al., 2019; Varejão et al., 2019a; Melo et al., 2020; Rodrigues et al., 2020, 2022; Bom et al., 2021, 2023; Guzmán et al., 2023). Following the Santana Group, sedimentation continued within the Araripe Group, formed by the lacustrine Araripina Formation (Warren et al., 2021) and the fluvial Exu Formation (Assine, 2007; Lorenzo, 2021).

The Recôncavo, Tucano and Jatobá basins are interpreted as the aborted branch of the Central South Atlantic Rift System, which originated the Sergipe Microplate (Milani and Davison, 1988; Magnavita, 1992; Szatimari and Milani, 1999). These are asymmetric half-grabens filled with Berriasian to Barremian rocks of the syn-rift phase, and Aptian rocks of the post-rift phase (Milani and Davison, 1988). The syn-rift succession comprises the alluvial fan to fan-delta (Salvador Formation), lacustrine (Candeias Formation), deltaic (Ilhas Group) and fluvial deposits (São Sebastião Formation) (Costa et al., 2007a, 2007b; Silva et al., 2007). Accommodation and sedimentation were strongly controlled by major faults activity, which promoted continuous sedimentation of the Salvador Formation along the entire duration of the syn-rift phase. Furthermore, the occurrence of interbeds of conglomerates and subordinate sandstones, with lacustrine shales at the lower part of the Salvador Formation, points to sublacustrine deposition. The syn-rift to post-rift passage is marked by the continuity of fault activity controlling subsidence and deposition of fluvial sediments (Figueiredo et al., 2016). The Marizal Formation comprises the best cropping out unit among the formations of the Recôncavo, Tucano and Jatobá basins (see Freitas et al., 2017). This is a fluvial-dominated unit divided in the

Banzaê and Cicero Dantas Member by the Amargosa Bed (Freitas et al., 2017). The Amargosa is a fossiliferous, lacustrine to marginal marine marked bed dominated by shale and associated sandstone and claystone (Freitas et al., 2017; Varejão et al., 2019b; Souza et al., 2022) that is correlated to the Batateira Bed, Barbalha Formation, Araripe Basin (Varejão et al., 2016; 2019b). Finally, post-rift sedimentation ends with carbonates from the Crato Formation (Tucano Norte and Jatobá basins) shales, sandstones, and carbonates from the Romualdo Formation (Jatobá Basin) and sandstones from the Exu Formation (Jatobá Basin) (see Varejão et al., 2016 and references therein).

2.2. Paleogeographic scenario and paleodrainage patterns.

The depositional architecture combined with provenance data allow to reconstitute the paleodrainage pattern from the Lower Cretaceous interval of the sedimentary basins from NE Brazil (Rolim and Mabesoone, 1982; Assine, 1994, 2007; Paz et al., 2005; Nascimento et al., 2007; Mendes and Truckenbrodt, 2009; Assine et al., 2014, 2016; Figueiredo et al., 2015; Varejão et al., 2016; Freitas et al., 2017; Lorenzo, 2021; Warren et al., 2021).

The rift phase in all basins is characterized by fault-controlled conglomerates, lacustrine shale, and fluvial-eolian sandstone, which were deposited along the main rift axes (i.e., Gabon-Sergipe Alagoas, Recôncavo-Tucano-Jatobá and Cariri-Potiguar) from the Afro-Brazilian Depression (see Petri, 1987; Matos, 1992; Maisey, 2000; Valença et al., 2003). However, the Recôncavo-Tucano-Jatobá axis seems to be the most active during this time interval, capturing the drainage pattern, which mostly run from the area nearby the Araripe Basin, towards the Recôncavo Basin (Rolim and Mabesoone, 1982; Petri, 1987; Assine, 1994).

The Barremian-Aptian times mark the passage from the rift to post-rift phase, although the thermal subsidence characteristic of the sag (post-rift) only started during the Aptian (see discussion in Figueiredo et al., 2015; Amarante et al., 2023; Rosa et al., 2023). The expansion of the depositional site from the constrained rift axes to the adjacent basement did not signify a change in the paleo drainage pattern, as rivers continued to flow from N-NW to S-SE in the Recôncavo-Tucano-Jatobá axis (Assine et al., 2016; Varejão et al., 2016; Freitas et al., 2017). However, a new branch became active during the Aptian-Albian in the Grajaú Basin, with depositional trend from SW to NE (Paz and Rossetti, 2006), and in the Potiguar Basin, with depositional trend from SE to NW (Pessoa Neto et al., 2007), both separated of the Recôncavo-Tucano-Jatobá axis by water divides to the north of the Araripe Basin (see Assine et al., 2016).

Finally, there is a marked change in the paleocurrent pattern in the Albian, mostly recorded in the Araripe and Grajaú basins. In the Araripe Basin, the southeastward pattern recognized in the Santana Group (Barremian-Albian) and Araripina Formation (Albian?) drastically change to an eastward pattern during the deposition of the Exu Formation (Albian-Cenomanian?), probably in response to a regional basement uplift in the east part of the Borborema Province (Lorenzo, 2021). Connected to the paleodrainage system from the Exu Formation, the fluvial-deltaic Itapecuru Formation from the Grajaú Basin records sedimentary transport from S-SE to N-NW (Rossetti and Góes, 2003), towards the Equatorial Margin.

3. MATERIAL AND METHODS

As commented above, the specimens of Lower Cretaceous freshwater bivalve mollusks forming the basis of this contribution are housed in various institutions and museums. While many of these specimens have been mentioned and/or illustrated in

literature, they have not been thoroughly described in accordance with the International Code of Zoological Nomenclature standards (ICZN, 1999). Four main independent fossil collections provided specimens for this contribution, as follows: National Museum of Brazil (MNB, Rio de Janeiro), Museum of Earth Sciences (MCT, Rio de Janeiro), Institute of Geosciences (IGEO/UFRJ, Rio de Janeiro), and Natural History Museum, London (NHM, London).

3.1. Freshwater bivalve mollusks of the Mont Serrat Conglomerate in the Natural History Museum, London, UK, collection

Freshwater bivalve mollusks from the Lower Cretaceous of Bahia, Brazil, have been documented since Hartt (1870), who provided a brief description of *Unio* (*Anodon*?) *Totium-sanctorum* (sic) based on specimens collected in the Pedra Furada fossil site, Salvador. However, Hartt (1870) did not provide illustrations of the material. It was White (1887) who first described and illustrated the freshwater bivalves from the Lower Cretaceous of Salvador, based on specimens collected by J. Mawson in the Pojuca fossil site, located 67 km from the State capital, now in the metropolitan region of Salvador. White (1887) identified five new bivalve species, four of which were tentatively assigned to the genus *Anodonta* Lamarck, 1799 or *Anodontites* Bruguière, 1792, according to Simone and Mezzalana (1994), alongside *Sphaerium ativum* White, 1887.

After White (1887), J. Mawson, then superintendent of the Bahia railway, gathered new mollusk specimens from various fossil localities in Bahia, referring them to *Anodonta*, although they were neither described nor illustrated. Notably, specimens collected by Mawson in the Pedra Furada site, in the Todos os Santos Bay area, near Mont Serrat (refer to Figs. 1-2), Salvador, are housed at the Natural History Museum in London, UK (NHMUK). These specimens originate from dark blue shales interbedded

with limestones and conglomerates, a sedimentary succession known as the Mont Serrat Conglomerate, Salvador Formation, cropping out in various localities of the urban area of the city of Salvador (Barbosa et al., 2007). These are presented here for the first time with detailed descriptions and illustrations. In total, four specimens in a cm-large slab from the Mont Serrat Conglomerate from the NHMUK collection were examined.

3.2. Freshwater bivalve mollusks of the Mont Serrat Conglomerate in the National Museum of Brazil collection, Rio de Janeiro, Brazil

The history and provenance of the Lower Cretaceous freshwater bivalve specimens deposited at the National Museum of Brazil, Rio de Janeiro, the oldest scientific institution in the country, which appears in White's classic monograph (1887), is complex. Indeed, the first record of freshwater fossil mollusks in the State of Bahia dates back to Allport (1860). He noted that at the hill where the Montserrat fort (also known as the Small Fort of Our Lady of Monserrate) is located, on the northern limit of the city of Salvador, encompasses a sedimentary succession with conglomerate, sandstone, and fossil-rich sandy shale. In this shale, near the base of the succession, Allport (1860) uncovered fish scales, teeth, bones, along with some mollusks and Entomostraca. The author mentioned the presence of gastropods and a bivalve mollusk, although no illustrations were provided. It was not until a decade later that further findings were documented by Hartt (1870), this time to the south of the Pedra Furada locality, although the exact location of this occurrence was not specified. On a map in Mawson and Woodward (1907), depicting Cretaceous fossil sites in Bahia, a locality also named Pedra Furada is recorded, likely corresponding to Hartt's reference in 1870. He described a light, micritic limestone containing numerous gastropod and bivalve shells, tentatively assigned to the genus *Unio* Philipsson, 1788, alongside reptile bones, fish scales, and other

vertebrate fossils. Hartt also provided the first description of the bivalve species found by Allport in Montserrat in 1860, naming it as *Unio (Anodon?) Totium-Sanctorum*, in reference to “Todos os Santos Bay”, Bahia.

About half a mile from the Plataforma locality, whose precise location was not provided by the author, Hartt noted another outcrop with fossil vertebrates (i.e., fish, reptiles, and crocodylomorphs), along with abundant small gastropod shells and rare "unio-like" bivalves. The likely location of Plataforma is also marked on the map by Mawson and Woodward (1907). Later, White (1887) will deal with these fossils, providing detailed descriptions of *Sphaerium ativum*, and the new species *Anodonta? mawsoni*, *Anodonta? allporti*, and *Anodonta? hartti*. In addition, White (1887) renamed *Unio (Anodon?) Totium-Sanctorum* to *Anodonta? toctium-sanctorum*. White (1887) type collection is now exceedingly small and is deposited at the National Museum of Brazil, whose building was largely destroyed by a fire in 2018. The species *S. ativum*, *A.? mawsoni*, *A.? allporti* and *A.? hartti*, were erected based on few specimens each. One type specimen of each one of these species was saved and recovered from the fire, except for the type of *A.? toctium-sanctorum*, which has apparently been lost. White (1887) type specimens are herein redescribed, as well as illustrated by digital images for the first time, as they were known only from the beautiful drawings in his monograph. As can be seen in the Figures (6, 10E and 11A), some specimens are now blackened by fire.

3.3. Freshwater bivalve mollusks of the Marizal Formation in the MCT collection, Rio de Janeiro, Brazil

The specimens from the Aptian Marizal Formation, South Tucano Basin, are those cited in Melo Júnior and Oliveira (1939). These authors built upon the groundwork laid by Mawson (1913) and significantly broadened the lateral distribution of the bivalve

fauna. Melo Júnior and Oliveira (1939) noted that previous researchers (e.g., Allport, 1860; Mawson, 1913) may have concentrated their collecting efforts only on easily accessible sites. During 1937 and 1939, the Geological Survey conducted a more thorough investigation in northern Bahia, uncovering nearly 80 new fossil sites (Melo Júnior and Oliveira, 1939). It is important to note that Melo Junior and Oliveira (1939) merely depicted certain specimens and did not provide a comprehensive description of the freshwater fossil mollusks. In the localities of Riacho da Guia, Encantado Farm and São José Farm, all located in the municipality of Alagoinhas, Bahia, within sandy shales (Melo Júnior and Oliveira, 1939), the authors discovered bivalve shells referred (but not described) to *Anodonta allporti* White, 1887, *Anodonta* sp., and *Sphaerium ativum* White, 1887. The specimens collected by Melo Júnior and Oliveira (1939) are currently housed in the scientific collection of the Museum of Earth Sciences (MCT) in Rio de Janeiro, RJ, where they have undergone detailed analysis. In total, eight specimens from the Marizal Formation from the MCT collection were examined, but only seven belong to freshwater bivalve species.

3.4. Freshwater bivalve mollusks of the Itapecuru Formation in the macrofossil collection of the IGEO/UFRJ

The specimens of the Albian Itapecuru Formation, Parnaíba Basin, State of Maranhão, northeastern Brazil, are deposited in the Macrofossil Collection of the Department of Geology, Institute of Geosciences, Federal University of Rio de Janeiro, UFRJ, RJ, Brazil. The mollusk bivalves in this collection were gathered during the 1990s, by I.S. Carvalho, along with C.S. Ferreira, F.S. Junior, H. Pontes, M.A. Vicalvi, M.S.S. Carvalho, P.M. de Toledo, S. Freyão, S. Rosito, and W.S. Eugênio, from the type-locality of the Itapecuru Formation, in the margins of the Itapecuru river, Itapecuru-Mirim,

Maranhão. Brief mention to these mollusk bivalves appears in short notes (Ferreira et al., 1995), but they were not illustrated or described in detail.

In total, 312 specimens from the Itapecuru Formation were studied, of which 132 were determined to the genus or species level. These are preserved as molds, mainly composite molds some with shell remnants. The quality of preservation varies significantly; some specimens are deeply weathered, and plastic deformation is observed in various fossils (Fig. 3). Despite this, crucial shell characters (e.g., adductor muscle scars, pallial line, external ornamentation) are well preserved in many of them (Figs. 5, 7).

3.5. Laboratory procedures

Because individual specimens were already deposited in distinct scientific collections, no laboratory preparation was needed. A Canon DSLR Camera (EOS 1100D), equipped with a macro-lens (105 mm) was used for digital photography of the specimens of the Marizal Formation, whereas a regular lens of 18-55 mm was used for the specimens of Itapecuru Formation. The specimens of the Mont Serrat Conglomerate, stored in the NHMUK were kindly photographed by L. Goodayle using a XXXXX. Measurements of the Marizal and Itapecuru specimens were taken by digital caliper XXXX in millimeters. However, due to the poor preservation and the plastic deformation of some specimens, the measurements can only be approximate.

3.6. Methodological decisions

As well stated by Van Damme et al. (2015, p. 143), any enthusiast of freshwater bivalves understands that the taxonomy of this group is akin to a subjective art rather than an objective science, given the unparalleled levels of morphological convergence and

parallelism it exhibits. Indeed, as commented by Avelar and Cunha (2009), freshwater bivalves are particularly difficult to identify, owing to their extremely variable shell morphologies, reflecting the different types of environments in which they occur, as well as the distinct ecological strategies adopted. Another complicating factor in dealing with the taxonomy of freshwater mollusk bivalves is the usual inadequate shell preservation. However, despite the poor preservation of various specimens, some shell characters, including the hinge structure, muscle scars and of the umbonal sculpture, which are presently recognized as key for diagnose (see Van Damme, 2015), were preserved in the examined bivalves, allowing identification down to species level. Nevertheless, in the absence of these characters we kept the specimens in unnamed genera and species, until better preserved material is available. Finally, the systematic classification above genus level followed Ahyong et al. (2024).

4. RESULTS

4.1. Systematic Paleontology

Subclass Autobranchia Grobben, 1894

Infraclass Heteroconchia Gray, 1854

Subterclass Euheterodonta Giribet and Distel, 2003

Superorder Imparidentia Bieler, Mikkelsen and Giribet, 2014

Order Sphaeriida Lemer, Bieler, and Giribet, 2019

Superfamily Sphaerioidea Deshayes, 1855 (1820)

Family Neomiodontidae Casey, 1955

Genus *Musculiopsis* MacNeil, 1939

Type-species *Musculiopsis russelli* MacNeil, 1939

Material. NHMUK-L19476B-D

Locality. Pedra Furada Bay, near Mont Serrat, Salvador, Bahia, Brazil

Unit. Salvador Formation.

Musculiopsis? sp.

Fig. 4

Description. Shell thin, small to medium size (maximum length ~50mm), elongate, subrectangular, truncate, inflated, and inequilateral. Anterior margin rather sharply rounded; posterior margin nearly straight but becoming sharply rounded posteroventrally; ventral margin straight. Umbones prominent, projecting above the hinge line and situated at anterior one-third of shell length. Lunule present, apparently depressed; escutcheon not observed. Posterior umbonal carina faintly marked. Hinge of the right valve probably with well-defined, elongate posterior lateral teeth. Other hinge characters not observed. Posterior adductor muscle scar oval, weakly impressed; pallial line unknown. External shell surface sculptured with irregularly spaced commarginal growth lines.

Discussion. The examined specimens were originally referred by Mawson (1913) to *Anodonta* Lamarck, 1799. However, the detailed examination of these shells has revealed that these are thin, subrectangular and truncate shells, with prominent umbones projecting above the hinge line (Fig. 4). The lunule is apparently depressed and the posterior umbonal carina is only faintly marked. These characters bring the Brazilian shell

closer to the genus *Musculiopsis* MacNeil, 1939. Indeed, the hinge of the right valve seems to have well-defined, elongate posterior lateral teeth, as in *Musculiopsis*. However, there is some uncertainty surrounding this attribution because the identification of this cosmopolitan freshwater genus and its species relies heavily on the characteristics of the hinge, particularly its cardinal dentition (see Jiang et al., 2007). Unfortunately, in the examined specimens the cardinal area and the anterior part of the hinge is usually covered by the matrix, with only part of the posterior area of the hinge being visible, which has an elongate, probably double teeth as in *Musculiopsis* (Fig. 4A-B). Finally, upon comparison with other known species of *Musculiopsis*, the Brazilian shell closely resembles *M. russelli* MacNeil, 1939, from the lower Cretaceous Newark Canyon Formation, US, owing to its subrectangular shell shape and prominent umbones (MacNeil, 1939, p. 361, pl. 37, figs. 4-7).

Finally, while examining the scientific collections, we came across a specimen (MCT-5421) at the Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro, Brazil. It was collected by L.F. Moraes Rego in the conglomerate at Mont Serrat locality, Bahia. This specimen shares a general resemblance in shell gross morphology with the specimens identified here as *Musculiopsis?* sp. Therefore, the specimen MCT-5421, originally labelled as *Anodonta hartti* White, 1887, is attributed to that species.

Subterclass Palaeoheterodonta Newell, 1965

Order Trigoniida Lamarck, 1819

Superfamily Trigonioidea Cox, 1952

Family uncertain

Genus *Monginellopsis* Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina,
Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Type-species *Monginellopsis bellaradiata* Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich,
Skawina, Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Monginellopsis bellaradiata Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina,
Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Fig. 5

Material. UFRJ-137AI-XIV, 138-BI-XIV, 142BI-VIII, 165C, 166A, 167CI-III, 171I-IV,
177AI-IV, 181B, 182, 190I-III, 191A, 192BI-II, 198AI-II, 210BI-VI, 268CI-VI.

Locality. Itapecuru River, Itapecuru-Mirim, Maranhão, Brazil

Unit. Itapecuru Formation, Parnaíba Basin

Remarks. In the bivalve collection examined at the Paleontological Collection of the Institute of Geosciences, UFRJ, we identified at least 72 specimens of the Lower Cretaceous Itapecuru Formation. From these, nine specimens display medium-sized, moderately inequilateral, and equivalve shells. Their gross morphology, both external and

internal, closely resembles that of *Monginellopsis bellaradiata* from the Aptian Crato Formation, Araripe Basin. Indeed, the closely articulated specimens display moderately inflated valves with a subovate outline. The umbo is prominent, broad, prosogyrate, moderately projecting above the hinge line, and positioned nearly two-fifths of the shell length, akin to *M. bellaradiata*. The specimens feature 6–7 well-defined, fold-like radial ribs on the posterior half of the shell only, which are particularly pronounced in specimen 171III (Fig. 5C). As depicted in Silva et al. (2020, p. 45, fig. 3) for the Crato Formation specimens, this radial ornamentation becomes less distinct toward the ventral margin. The wavy pattern formed by irregularly spaced growth lines, crossing ribs, and interspaces is clearly visible in specimen 171III (Fig. 5C). Among the nine available specimens, five have deeply impressed anterior adductor muscle scars. The location, form (i.e., elongated), and size (i.e., large) of the anterior adductor muscle scar is identical to those of *M. bellaradiata* (Figs. 5A-B). Unfortunately, other muscle scars and the hinge are not preserved. Based on the available morphological information, the Itapecuru specimens are undoubtedly identified as *M. bellaradiata*.

Subclass Autobranchia Grobben, 1894

Infraclass Heteroconchia Gray, 1854

Subterclass Palaeoheterodonta Newell, 1965

Order Unionida Gray, 1854

Superfamily Etherioidea Deshayes, 1832

Family Mycetopodidae Gray, 1840

Subfamily Anodontitinae Modell, 1942

Genus *Anodontites* Bruguière, 1792

Type-species *Anodontites crispata* Bruguière, 1792

Anodontites? hartti (White, 1887)

Fig. 6E-F

Synonym. *Anodonta? hartti*, in part.

Material. MNB-2822, two specimens in the same sample (2822a and b), composite mold, left valves.

Locality. Vicinities of the Pojuca railroad station, Bahia, Brazil.

Unit. Salvador Formation.

Remarks. The specimen illustrated in Figure 6E-F is the same of White (1887, plate XXVI, p. 423). The shell is large (maximum length 40mm, and maximum height 19mm),

but the specimens MNB-2822a, b, both left valves, are small, with 25-28 mm of maximum length, and 12-14 mm of height, respectively (Fig. 6E-F). The valves are transversely elongate-ovate in gross morphology, and the umbones are conspicuous, incurved, prosogyrate, located anteriorly, and slightly elevated above the hinge line. The hinge is unknown, but the posterior adductor muscle scar and the posterior protractor muscle scars are both visible, although poorly preserved. The posterior adductor muscle scar is moderately large, suboval, and the posterior protractor muscle scar is fused in its posterior margin (Fig. 6F). Other internal characters are unknown, but a trace of a posterior sinuosity in the pallial line was observed by White (1887, p. 243) in one of his internal molds. The external shell ornamentation is marked by irregularly spaced concentric lines and wrinkles of growth. The general morphology of the studied specimens, and the posterior muscle scars, especially their size and place of insertion closely resemble those of *Anodontites* Bruguière, 1792. However, the muscle scars in *A.?* *hartti* is also similar to that observed in *Mutela* Scopoli, 1777, particularly if the presence of a posterior sinuosity in the pallial line is indeed present. Unfortunately, the hinge is unknown as well as the anterior muscle scars. Hence, this doubt cannot be resolved now. We therefore keep the specimens as *A.?* *hartti* until additional material can be found.

Subfamily Mycetopodinae Gray, 1840

Genus *Mycetopoda* d'Orbigny, 1835

Type-species *Mycetopoda soleniformis* d'Orbigny, 1835 (type by subsequent designation)

Mycetopoda allporti (White, 1887)

Fig. 6A-D

Synonym. *Anodonta? allporti*

Material. MNB-2824, closed articulated valves, composite mold.

Locality. Vicinities of the Pojuca railroad station, Bahia, Brazil.

Unit. Salvador Formation.

Emended diagnosis. Mycetopod shell with compressed, subtrapezoidal valves, with faint posterior carina, umbones low and with reduced umbonal cavity. Posterior shell margin gaped. Hinge edentulous; anterior and posterior adductor muscle scars reiniform, the posterior one larger than the anterior scar. Anterior retractor muscle scar fused with the anterior adductor muscle scar. Pallial line apparently thick. Other internal characters unknown.

Redescription. Shell large (31 mm), transversely elongate to subtrapezoidal, compressed. Umbones inconspicuous, below hinge line, situated near the front; cardinal margin long and straight; posterior margin rounded and gaped. Posterior carina faintly marked. Hinge edentulous. Anterior and posterior adductor muscle scars reiniform, the anterior one smaller than the posterior scar. Anterior retractor muscle scar fused with the anterior adductor muscle scar; pallial line thick near the anterior adductor muscle scar. Other muscle scars unknown. External shell surface covered by irregularly spaced concentric growth lines.

Discussion. This species was originally described by White (1887), as *Anodonta? allporti* sp. n. However, re-examination of the type specimen reveals a subtrapezoidal shell, with a faint carina, low beaks and a very reduced umbonal cavity. The shell is enlarged and posteriorly expanded, gaped; dimyarian and heteromyarian (i.e., the anterior adductor muscle scar is smaller than the posterior one), and edentulous. Such characters indicate that White's specimen belongs to the genus *Mycetopoda* d'Orbigny, 1835. The general external shape and muscle scars close resemble the living species *Mycetopoda siliquosa* (Spix, 1827). However, the anterior portion of the shell of *M. allporti* (i.e., MNB-2824) is more reduced than that of the extant species. Furthermore, the umbonal carina is more marked in *M. siliquosa*. The Miocene species, *Mycetopoda pittieri?* Marshall, 1927, from the Solimões Formation (Wesselingh et al., 2006), has a well-notched anterodorsal margin, thus differing from the anterior portion of the shell of *M. allporti*. In addition, in *M. pittieri?* a slightly different elevation of the anterior and posterior hinge line is observed (Wesselingh et al., 2006), which is not the case for the Cretaceous species. According to Van Damme et al. (2015), the only known species in the North American fossil record of Mycetopodinae Gray, 1840 is the Triassic *Mycetopoda diluculi*, described by Pilsbry in Wanner (1921). These fossils are represented by casts that Watters (2001) mentioned as 'mycetopodid-like', although he notes that positively identifying them is impossible (see Van Damme et al., 2015, p. 189). White (1887) specimen is undoubtedly a Mycetopodinae bivalve, of which the Berriasian-Barremian age indicates that it is the oldest known *Mycetopoda* in Gondwana, and probably one of the oldest in the world.

Superfamily Silesunionoidea Skawina and Dzik, 2011

Family uncertain

Genus *Cratonaia* Silva, Varejão, Matos, Fürsich, Skawina, Schneider, Warren,
Assine and Simões, 2020

Type-species *Cratonaia novaolindensis* Silva Varejão, Matos, Fürsich, Skawina,
Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Cratonaia novaolindensis Silva Varejão, Matos, Fürsich, Skawina, Schneider,
Warren, Assine and Simões, 2020

Fig. 7A-F

Material. UFRJ-138A, 165A, 166BI-II, 167AI-VI, 168AI, 172AI-VII, 175BI-III, 176A,
180BI-VI, 181AI-XII, 183I-II, 192A, 200AI-II, 201AI-II, 210AI-VII, 217, 268BI-V

Locality. Itapecuru River, Itapecuru-Mirim, Maranhão, Brazil

Unit. Itapecuru Formation, Parnaíba Basin

Remarks. As depicted in Figure 7, some of the bivalves collected from the lower Cretaceous Itapecuru Formation exhibit a characteristic elongated and elliptical valve. The size and general shape of these shells are identical to those of *Cratonaia novaolindensis* Silva et al. 2020, originally described from the Crato and Romualdo Formations of the lower Cretaceous Santana Group, Araripe Basin, Brazil (Silva et al., 2020a; Guerrini, 2023). The umbones are prosogyrate and low. Unfortunately, the hinge that is characterized by two prominent teeth in the right valve is not preserved in the examined material. Despite the generally poor preservation of the Itapecuru specimens of

C. novaolindensis, the anterior adductor muscle scar is visible in some molds (e.g., 165AI and 165AII). This is a deeply impressed, reiniform anterior adductor muscle scar that is bordered by a buttress. However, in the Itapecuru molds the buttress is usually covered with sediment matrix (Fig. 7). As in *C. novaolindensis* from the Crato Formation (Silva et al., 2020a, fig. 3, p. 6), in some of the examined internal molds (i.e., specimen 172AII), the posterior adductor muscle scar is large, oval, and weakly impressed. Notably, this specimen has the pallial line preserved, especially in the posterior part of the shell (Fig. 7C-F), a morphological character that is unknown in the well-preserved Crato specimens. Furthermore, the pallial line of *C. novaolindensis* appears thick and without pallial sinus (Fig. 7E-F). Other muscle scars were not preserved in the studied shells. Finally, the external shell ornamentation is observed only along the anterior margin of specimen 165AI and is characterized by fine commarginal growth lines similar to those observed in *C. novaolindensis*.

Cratonaia sp.

Fig. 7G-H

Synonym. *Anodonta? hartti*, in part.

Material. MNB-2825, internal mold with remnants of the shell, right valve.

Locality. Vicinities of the Pojuca railroad station, Bahia, Brazil.

Unit. Salvador Formation.

Remarks. The specimen illustrated in Figure 7G-H was also described by White (1887), as *Anodonta? hartti* sp. n. According to the author, the shell is transversely elongate-ovate. Notably, the MNB-2825 specimen bears little or no resemblance to those of *Anodonta* Lamarck, 1799. White's specimen has elongated and elliptical valves, and despite its poor preservation the anterior and posterior adductor muscle scars and the anterior protractor muscle scar are preserved and are all similar in form and place of insertion to those scars in shells of *Cratonaia* Silva et al., 2020. Yet, a well-marked buttress is present behind the anterior adductor muscle scar a condition also observed in *Cratonaia* (see Silva et al., 2020a) (Fig. 7G). A small piece of the remaining original shell is covering the umbo, and it is not possible to see the surface of the internal mold. This is relevant since *C. novaolindensis* has a series of small linear pedal muscle scars in the umbonal cavity, being one of the diagnostic characters of this species. For this reason, we are referring the White (1887) specimen to *Cratonaia* sp., otherwise all other external and internal features of the shell agree with those of *C. novaolindensis*. If our observation is correct, this is the oldest record of *Cratonaia*, previously known only from Aptian-Albian rocks.

Superfamily uncertain

Family uncertain

Genus *Araripenaia* Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina,
Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Type-species *Araripenaia elliptica* Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina,
Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Araripenaia elliptica Silva, Varejão, Matos, Rodrigues, Fürsich, Skawina,
Schneider, Warren, Assine and Simões, 2020

Figs. 8-9

Material. MCT-3673-3677, 3697, 3751, 3752.

Locality. Riacho da Guia, Alagoinhas, Bahia, Brazil

Unit. Marizal Formation, Tucano Basin

Emended diagnosis. *Araripenaia elliptica* shell as in Silva et al. (2020b), but with an undulated interior valve surface and with small, suboval, anterior adductor muscle scar and a large, oval posterior adductor muscle scar. Both scars are weakly impressed. Pallial line thick, continuous, without pallial sinus.

Redescription. The description of the internal shell morphology (based on the new specimen and the type series): Shell thin, small (16.8–51.6 mm long and 6–19.8 mm high), moderately inequilateral, equivalve, and slightly compressed. Shell gross morphology transversely elliptical; dorsal margin almost straight to weakly incurved; anterior margin strongly convex; ventral margin gently convex; posterior margin truncated. Juvenile shell with a sharp posterior radial ridge, which quickly fades and becomes faint and rounded in adults. Umbonal carina faintly marked, posterior slope straight and narrow. Umbo very low, poorly inflated, faintly prosogyrate, placed at approximately two fifths of shell length. Beaks not projecting above the hinge line. Ligament external, opisthodetic. Juvenile shell portion ornamented with one set of

slender, inverted V-shaped riblets (forming an angle of ca. 62°) limited to the anteriormost part of the shell, with radial riblets on its central part and with sub-radial, oblique riblets, which descend from the posterior radial ridge rather than the umbo on its posterior part. In some adult shells, radial riblets continue ventrally on central part of flank, but are reduced to radial threads. Slightly irregular commarginal growth lines conspicuous on the entire shell. Millimeter-sized pustules present in some individuals near the anterior and posterior shell margins. Internal shell surface undulated. Hinge of both valves with two slender, lamellar anterior pseudocardinal teeth, and two elongate, straight, lamellar posterior lateral teeth, which run parallel to the dorsal margin. Facets of all teeth smooth. Anterior adductor muscle scar weakly impressed, small, suboval, placed near the shell border immediately ahead the umbonal cavity. Posterior adductor muscle scar faintly impressed, large, oval. Pallial line thick, continuous, without pallial sinus. Other muscle scars unknown.

Discussion. Despite the excellent preservation of the shells of *Araripenaia elliptica* from mudstones of the Crato Formation, Araripe Basin, as documented by Silva et al. (2020b) (Fig. 8A-B), certain internal characters of the valves remained unknown until recently. Indeed, although preserved in a coarse-grained rock (i.e., fine sandstone) the specimens from the Marizal Formation, Alagoinhas, Bahia (Fig. 9) have revealed signs of the muscle scars and pallial line. As there is no doubt that the specimens from the Marizal Formation (cited below) belong to this species, these internal characters have been incorporated into the diagnosis of *A. elliptica*.

At least five specimens (MCT-3673-3677) corresponding to internal and composite molds, representing shells with a maximum length of 51.6mm and showing transversely elliptical general shell shape are here referred to *Araripenaia elliptica* Silva et al., 2020.

All specimens have moderately inequilateral and equivalve shells (Fig. 8C-F). The posterior slope is straight, but faintly marked, and narrow. Notably, the umbones are inconspicuous, slightly projecting above hinge line and placed at nearly two fifths of shell length, as in *A. elliptica*. The ligament is external, probably opisthodetic. Hinge of both valves with two slender, lamellar anterior pseudocardinal teeth, and two elongate, straight, lamellar posterior lateral teeth that run parallel to the dorsal margin (Fig. 8D). A significant distinction between *A. elliptica* found in the Crato Formation, Araripe Basin, and the specimens under examination are the lack of slender, inverted V-shaped riblets that are limited to the anteriormost part of the shell in the material from the Marizal Formation. As for other known specimens of *A. elliptica*, the muscle scars and pallial line are both unknown. However, it is important to note that while the specimens of *A. elliptica* from the Marizal Formation are preserved in fine sandstone-siltstone, the shells described from the Crato Formation are fossilized in mudstone, preserving fine shell anatomical characters. Slightly irregular commarginal growth lines are visible in the exterior shell margins of some of the studied specimens (e.g. Fig. 8E).

The specimen MCT-3673 (Fig. 8E) corresponds to the original specimen illustrated by Melo Jr. and Oliveira (1939, p. 81, fig. 8) from the lower Cretaceous Marizal Formation, Riacho da Guia locality, Alagoinhas, Bahia, which was assigned to *Anodonta allporti* White, 1887 (or *Anodontites allporti* White, in Simone and Mezzalana, 1994). However, a meticulous comparison between this and those specimens illustrated and described by White (1887) shows that the shells of this author are clearly spatulate and more elongated. The anterior margin is almost inconspicuous and well-rounded. Hence, the overall shape of the specimen MCT-3673 is markedly distinct from that of *A. allporti*, closing resembling *A. elliptica* (see Silva et al., 2020, p. 47, fig. 5D, for comparison).

Gen. et sp. indet. A

Fig. 10A-D

Material. UFRJ-167AI, 175AIII.

Locality. Itapecuru-Mirim, Maranhão, Brazil

Unit. Itapecuru Formation, Parnaíba Basin

Description. Large to mid-size, obliquely ovate, globose, strongly inflate, equivalve shell. Ventral margin gently incurved; posterior margin straight, posterior dorsal margin moderately incurvate. A sort-of deep, lunule-like incurvature is noted right in front of the umbo, resulting in a slightly tapered anterior shell portion. Umbones high, prosogyrate, projecting above the hinge line. Internal characters, including the hinge, muscle scars and pallial line not preserved. External shell ornamentation with irregularly spaced growth lines. In the specimen UFRJ-167AI, numerous faintly marked, slightly curved, irregular radiating lines crossing the growth lines are present in the middle part of the shell (Fig. 10A-B).

Discussion. Among the examined shells from the lower Cretaceous Itapecuru Formation, two specimens (i.e., 167AI, 175AIII) display a strongly inflated, globose shell, thus differing from the other species of freshwater bivalves identified for this geological unit. Unfortunately, the internal characters, such as muscle scars and hinge, are not visible. In other words, other than shell shape, there is not much to see in these shells. This is in part because remnants of shells are still preserved in some parts of the internal molds thus

covering the muscle scars. In addition, the sediment matrix is not as fine-grained as it is in the freshwater Crato Formation material (Silva et al., 2020a; 2020b). Hence, it is difficult to see imprints of muscle scars, and pallial line. The valves are of unionid general morphology, but a sort-of deep, lunule-like incurvature right in front of the umbo, resulting in a slightly tapered anterior shell portion is visible in both specimens (Fig. 10A-D). Additionally, the rather strong inflation of the shells is of note. Unfortunately, all these features are not very characteristic, and could occur in several Unionida. As shown in Figure 10A-B, in the specimen 167AI the remnants of shell show that the ornamentation is made of numerous faintly marked, slightly curved, irregular radiating lines crossing the growth lines in the middle part of the valve. Therefore, the obliquely ovate shells of this species, along with their radial ornamentation, bear a resemblance to those of *Castalia* Lamarck, 1819 or *Callonaia* Simpson, 1900 shells. This resemblance is particularly notable with juvenile specimens (noncarinate) of the genus *Castalia* (see Wesselingh et al., 2006). However, in the absence of additional criteria (i.e., muscle scars, and hinge) we would refrain from describing a new taxon based on these only two specimens, keeping them as an unnamed genus and species, until better preserved material is found.

Gen. et sp. indet. B

Fig. 10E-F

Synonym. *Anodonta? mawsoni*.

Material. MNB-2823, splayed valves,

Locality. Vicinities of the Pojuca railroad station, Bahia, Brazil.

Unit. Salvador Formation.

Remarks. This small shell (24 mm) was described by White (1887), as *Anodonta? mawsoni* sp. n. The shell is gibbous, and subelliptical with small beaks situated near the front, and slightly elevated above the hinge line. The cardinal margin is short, and straight. The hinge is edentulous, and the muscle scars are unknown. The external shell surface is marked by concentric growth lines. Indistinct radial ribs are visible in the left valve (Fig. 10E-F). Although described by White (1887) as a subelliptical shell, in Figure 10E-F, the shell outline of this species appears more elongate. Indeed, this is because it had to be photographed from a dorsal and slightly oblique angle. This precaution was necessary due to the fragility of the specimen, exacerbated by the effects of the fire. Excessive handling posed a risk of turning the specimen into burnt sediment powder, thereby restricting intensive manipulation. However, this same figure clearly shows that the hinge is edentulous. Based only on the general shell shape, the edentulous hinge, and the presence of radial ribs, it is very difficult to define the affinity of this specimen. Certainly, it does not belong to *Anodonta* or *Anodontites*, especially considering the radial ornamentation. However, it is challenging to determine where the specimen fits within the Unionoidea Rafinesque, 1820. White (1887) had already noticed this difficulty, thus commenting that this specimen “is not a true *Anodonta*, and it is referred to that genus only because it cannot, with our present knowledge, be referred to any other genus with greater propriety”. It is a more gibbous shell than *Anodonta* usually possesses, and if the appearance of radiating lines is natural, it adds still further doubt as to its relations with that genus.”

5. DISCUSSION

5.1. Freshwater bivalve mollusk families of Lower Cretaceous deposits from northeastern Brazil and their significance

Prior to the discovery of *A. elliptica*, *C. novaolindensis*, and *M. bellaradiata* in the Aptian Crato Formation of the Araripe Basin (Silva et al., 2020a, 2020b), the freshwater bivalve mollusk faunas of the Brazilian Mesozoic were primarily known from the Late Cretaceous Marília (Maastrichtian) and Adamantina Formations (Turonian to Santonian or late Coniacian to late Maastrichtian), Bauru Group in southeastern Brazil (see a discussion in Van Damme et al., 2015). Notably, the data from White (1887) and Maury (1924) were often overlooked in the paleobiogeography discussions of naiad families of West Gondwana (see, for example, Van Damme et al., 2015). Additionally, mentions of naiad bivalves in brief communications were also disregarded, as is the case of the presence of *Castalia* and *Anodontites* in the Itapecuru Formation (Ferreira et al., 1995), likely due to inadequate descriptions or illustrations.

Based on the data presented in White (1887) and Maury (1924), it is noted that all Lower Cretaceous bivalves from Bahia were referred to extant genera (*Anodonta* or *Anodontites* in Simone and Mezzalana, 1994), also including *Sphaerium* Scopoli, 1777. However, White (1887) himself, while describing *Anodonta? mawsoni*, acknowledged the challenge of precisely determining the generic characteristics of some of the described species. White (1887) stated that some are not true *Anodonta*, but are labeled as such simply because, given the knowledge at the time, they could not be confidently assigned to any other genus. White (1887) also drew attention to the poor preservation of the shells and the lack of diagnostic characters, making the precise taxonomic interpretation difficult. However, White (1887) also noted that "in any case, this Cretaceous freshwater

fauna, whose known species are all depicted in plate XXVI, has a very modern appearance".

Part of the freshwater bivalve mollusks in Melo Júnior and Oliveira (1939), from the Tucano sedimentary basin, is also referred to as living genera (e.g., *Anodonta*), and the others are considered marine. As revised in the section above, *Anodonta* of Melo Júnior and Oliveira (1939) is undoubtedly *Araripenaia elliptica* Silva et al., 2020. In the same way of preceding authors, Ferreira et al. (1995) also considered the freshwater bivalves found in the Itapecuru Formation as belonging to living genera, including *Castalia* and *Anodontites*. The material of the genus *Castalia* mentioned in Ferreira et al. (1992, 1995) is the one analyzed here, in which the specimens are now referred to *Monginellopsis bellaradiata*. Indeed, at first glance *Castalia* can be easily confused with *Monginellopsis* because this extant genus has equilateral triangular shells with high umbones and, most importantly, prominent radial umbonal sculpture extending over a large part of the valve (Bonetto, 1967). In addition, the posterior ridge is sharp, and the anterior shell margin is well defined (Bonetto, 1967), as in *Monginellopsis* (Fig. 5). Despite their superficial morphological resemblance, the internal shell characters of both genera, including the hinge and muscle scars, are remarkably distinct. Furthermore, the external ornamentation of *Monginellopsis* is distinguished by 6–7 well-defined, fold-like radial ribs located solely in the posterior half of the shell, a feature markedly different from the ornamentation of *Castalia*. Therefore, based on the examined collections, *Castalia* does not appear to be present in the Itapecuru Formation. The other extant genus cited by Ferreira et al. (1992, 1995) was *Anodonta*, which the specimens are here referred to *Cratonaia novaolindensis*. Hence, when all the old data are considered without a critical review, the Lower Cretaceous freshwater bivalves in Brazil seem to belong mostly to living genera. However, on the contrary, we found specimens belonging to uncertain

families of Unionidae, hitherto considered endemic to the Araripe Basin, Crato and Romualdo Formations (*A. elliptica*, *C. novaolindensis*, *M. bellaradiata*, Silva et al., 2020a, 2020b; Guerrini, 2023), as well as forms that are difficult to taxonomically classify, but do not readily resemble living species.

According to Van Damme et al. (2015), the Brazilian Late Cretaceous freshwater bivalve assemblages of the Bauru Group contain a diverse fauna belonging to at least four or five families, as follows: Mulleriidae Deshayes, 1832 (part Mycetopodinae J. Gray, 1840), Hyriidae Swainson, 1840, Sancticarolitidae Simone and Mezzalira, 1997, and probably Iridinidae Swainson, 1840 (Mezzalira, 1974; Simone and Mezzalira, 1993, 1994, 1997; Mezzalira and Simone, 1999; Ghilardi et al., 2011; Ghilardi and Maranhão, 2010). As highlighted by these authors, the Late Cretaceous presence of Iridinidae on the South American continent remains doubtful. Hence, no freshwater bivalve families are shared with Africa or other sector of the Gondwana supercontinent (see Van Damme et al., 2015, p. 188, table 3). Notably, except for Sancticarolitidae, which is an extinct group, all others are extant families.

Therefore, when the known freshwater mussels of Brazilian Cretaceous are brought together it appears that there are two relatively distinct Lower Cretaceous molluscan faunas, which are also different of those of the Upper Cretaceous deposits of the Bauru Group. One, dating back to the Berriasian-Barremian deposits, recorded in the Mont Serrat Conglomerate, Recôncavo Basin, which are associated to fan delta deposits, including a mixture of extant genera of pearly mussels (*Mycetopoda*, *Anodontites*) mixed with *Cratonaia* and possibly *Musculiopsis*? and hyriids. The other, discovered in fine-grained fluvio-lacustrine deposits of the Araripe, South Tucano, and Parnaíba basins, characterized by members of Unionida, including *A. elliptica*, and *C. novaolindensis* (Silesunionoidea), and Trigoniida (*M. bellaradiata*, Trigonioidoidea), as well as other

forms including Mytilida (*Modiolus?* sp., Mytilidae, see Silva et al., 2024), and unidentified genera and species. Except perhaps for mycetopodids and hyriids it seems that the Lower Cretaceous assemblages do not include members of the ancestral stocks of the Late Cretaceous forms found in the Bauru Group.

Unfortunately, the number of well described Brazilian Lower Cretaceous freshwater bivalves remains limited, and there are numerous taxonomic uncertainties. In addition, Cenomanian-Turonian freshwater molluscan assemblages are still missing. Therefore, there is a preservational gap between the Berriasian-Albian assemblages and those of the Upper Cretaceous Bauru Group. These factors collectively make it challenging to establish an accurate paleobiogeographical and evolutionary scenario for the Brazilian Cretaceous freshwater bivalve mollusks. Finally, although South America and North Africa were still linked during most of the Lower Cretaceous period, no freshwater bivalve genera and species are shared.

5.2. *A. elliptica*, *C. novaolindensis*, and *M. bellaradiata* are not endemic of the Araripe Basin

When documenting a novel assemblage of fossilized invertebrates including new genera and species with challenging taxonomic affinities, there is often a tendency to speculate that these organisms thrived in a geological interval lacking prior documentation. An alternative perspective suggests that such organisms may have evolved under conditions of profound geographic isolation (see Runnegar and Newell, 1971; Wesselingh, 2007). Recently, an endemic molluscan-dominated assemblage from the Aptian Crato Formation (Araripe Basin) was described (Silva et al., 2020a, 2020b, 2024). During the Lower Cretaceous, the basin represented an almost isolated body of water in the Brazilian interior (see Arai, 2016; Assine et al., 2016). The distinctive bivalve

fauna of the Crato Formation is characterized by well-preserved shells or molds of freshwater species within predominantly fine-grained terrigenous sediments (Varejão et al., 2021b; 2021c). Its uniqueness lies in the inclusion of at least three new genera of freshwater bivalves previously unknown elsewhere in the world (Silva et al., 2020a, 2020b, 2024).

Despite being recently described, these Crato bivalves have been known since the early 1960s (Beurlen, 1963; Mabesoone and Tinoco, 1973; Martill et al., 2005, 2008; Sales, 2005). Initially, the fauna was assumed to be composed of Arcidae Lamarck, 1809, Malletidae Adams and Adams, 1858 (1846), and Yoldiidae Dall, 1908, due to superficial resemblance to some marine forms (Bruno and Hessel, 2006). However, until now these assemblages from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin shows no resemblance to those of the same age found on the South American or African continent (Van Damme et al., 2015), what might suggest at first glance an endemic evolution within the freshwater system of the Araripe Basin during the Cretaceous. Therefore, the record of *C. novaolindensis* in the Berriasian-Barremian Mont Serrat Conglomerate, *A. elliptica* in the Aptian Marizal Formation, and of *C. novaolindensis* and *M. bellaradiata* in the Aptian-Albian Itapecuru Formation is noteworthy. There is no doubt that the identified bivalves belong to those freshwater bivalve species previously documented for the Crato Formation, suggesting that these forms were extensively distributed throughout the Lower Cretaceous fluvial networks that drained the northeastern Brazilian territory. Notably, the association of those three genera occurs in the Aptian-Albian interval, with potential temporal and biocorrelation significance for the Lower Cretaceous fluvio-lacustrine deposits.

5.3. General shell preservation

Contrary to the preservation of freshwater bivalve mollusks in the Crato Formation, where in some cases the shells can still be preserved (see Silva et al., 2020a, 2020b, 2024), most of the Lower Cretaceous specimens examined in this study have not had their shells preserved or replaced. Specimens of *A. elliptica* of the Marizal Formation are preserved in very fine-grained sandstone, preserved primarily as molds, particularly internal molds, but there is no evidence of deformation or compaction of these shells. This suggests that the dissolution took place under diagenetic conditions within a slightly lithified matrix. This condition may have contributed to the faint preservation of internal shell features, such as the pallial and anterior muscle scar (Fig. 9). This preservational condition differs from the specimens of the Itapecuru Formation (Figs. 3, 5, 7A-F, 10A-D), which are also preserved as molds (external, internal, composite), but are strongly plastically deformed, although not compressed. Consequently, in the bivalve-rich fossil beds of the Itapecuru Formation, the dissolution of the carbonate shell likely occurred prior to the onset of compaction, as evidenced by the absence of fracturing in the strongly deformed molds. In addition, the bivalve-bearing strata of the Itapecuru Formation are deeply weathered as well as the shell molds. In both cases, the porewaters might not have been supersaturated with respect to silica or other common replacing minerals at the time fossilization.

5.4. Mollusk bivalve-bearing facies

In the Recôncavo Basin, a sedimentary succession of interbedded conglomerates, sandstones and lacustrine shales was developed during the initial evolution of the basin (Magnavita et al., 2005). The clastic wedge accumulated close to the borders of the faults representing fan-delta deposits (Magnavita et al., 2005). The so-called conglomerate of

Mont Serrat, and related strata outside the city of Salvador, Bahia, belong to the Berriasian-Barremian Salvador Formation (Barbosa et al., 2007), and is from where most of freshwater fossil mollusks come from, as indicated in the early literature (Allport, 1860; Hartt, 1870; Mawson and Woodward, 1907; Mawson, 1913). Unfortunately, there is limited stratigraphic information available for the bivalve-bearing strata from those early studies. However, a relatively detailed stratigraphic section can be found in Barbosa et al. (2007), which describes the outcrop of Mont Serrat conglomerate, and the interval containing shales housing those bivalves. The fossil-bearing strata are interdigitated with conglomerates and sandstones, forming locally part of the sedimentary succession of the Salvador Formation. In this context, it should be stressed that the few specimens remaining from White (1887) collection have been entirely extracted from their original sedimentary matrix, making it challenging to determine the original lithology of the rock that once held them. Nonetheless, a small slab housed in the British Museum collection, from the Mawson (1913) original material, provides some insights. This slab contains chaotically oriented bivalve specimens within a greenish shale matrix, along with granules of crystalline basement rocks and clay intraclasts, a condition we should expect for the distal lacustrine facies associated to a fan delta system. Observations of the shells of White (1877) and Mawson (1913) slab, indicate that they are preserved either closed articulated or with splayed valves, suggesting limited lateral transport. This suggests that the bivalves have not been extensively removed from their original habitat. Hence, the bivalve species found within the Mont Serrat Conglomerate may have inhabited fine-grained lacustrine bottoms associated with a fan delta system. On the other hand, in the Aptian Crato Formation of the Araripe Basin the three freshwater bivalve species (i.e., *Cratonaia novaolindensis*, *Araripenaia elliptica*, and *Monginellopsis bellaradiata*) occur in a regionally persistent fossil-bearing muddy interval, known as the Caldas Bed

(Varejão et al., 2021c). At its type locality (i.e., the Três Irmãos quarry, Nova Olinda, Ceará), the bed is an up to 2-m-thick coarsening-upward succession of grey/green mudstone and interbedded sandy siltstone and claystone and is bounded by sharp contacts; the lower with the laminated limestone of the famous (Crato Konservat-Lagerstätte) and upper one with sandstone and heterolithic facies. Shells of *A. elliptica*, the commonest species found in the Caldas Bed, are typically found articulated, mainly splayed out and eventually closed. Specimens with closed, articulated valves are usually preserved parallel to the bedding, but the shells are heavily compressed dorso-ventrally. These specimens are interpreted as preserved almost in their original live position (autochthones), indicating that *A. elliptica* was likely a semi-infaunal bivalve, with their shells positioned slightly inclined in relation to the sediment-water interface. The shells of *M. bellaradiata* can also be found as closed, articulated valves, but no spread-out specimens have been documented (see Silva, 2019). These shells are considered autochthones to parautochthones elements in the Caldas Bed. Yet, the three bivalve species above could be found alongside small gastropods, spinicaudatans, plant remains, trace fossils, and occasional ostracods, indicating a freshwater lacustrine system (Varejão et al., 2021c). They have never been observed in limestone or coarse-grained siliciclastic rocks, indicating a preference for fine-grained siliciclastic substrates.

In the Aptian Marizal Formation, Tucano Basin, shells of *A. elliptica* occurs in the Riacho da Guia locality (Melo Júnior and Oliveira, 1939). Unfortunately, during the fieldworks in the Tucano Basin, it was not possible to rediscover the exact fossil sites of those authors. However, the matrix of the fossils within the collection examined bears a striking resemblance to that of the fossil-rich Amargosa Bed (refer to Souza et al., 2022). Particularly noteworthy is the manner in which the shells of *A. elliptica* are preserved, resembling occurrences in the Crato Formation where shells are found articulated (i.e.,

splayed), indicating they are parautochthonous. The Armargosa Bed of the Marizal Formation is interpreted as having been deposited in a lacustrine setting with oxygen-depleted bottom waters (Souza et al., 2022; Voltani et al., 2023).

In the Aptian-Albian Itapecuru Formation, Parnaíba Basin, shells of *C. novaolindensis* and *M. bellaradiata* are found in fluvial deposits (Gonçalves and Carvalho, 1996; Corrêa-Martins, 2019), and are typically preserved as closed articulated valves, with specimens with splayed open valves not recorded in the examined collections. Some specimens of *C. novaolindensis* that are associated to *M. bellaradiata* are also closed articulated and are both interpreted as parautochthonous elements in the fossil assemblage where they occur. These bivalves are recorded in thin laminated, reddish siltstone, with fluidization structures that are interbedded with fine sandstone with climbing ripples. These have lenticular to tabular geometry (Gonçalves and Carvalho, 1996; Corrêa-Martins, 2019) and are interpreted as proximal fluvial mouth-bar deposits flowing into a lacustrine system (Gonçalves and Carvalho, 1996). Hence, the data available from the Crato, Marizal and Itapecuru Formations indicate that the autochthonous to parautochthonous occurrences of the three typical and widely distributed freshwater bivalve species from the Lower Cretaceous of the NE Brazil (i.e., *A. elliptica*; *C. novaolindensis*; *M. bellaradiata*) are usually preserved in fine-grained siliciclastic fluvio-lacustrine deposits, and not in river channels, sand bars or floodplain deposits.

5.5. The case of *Sphaerium ativum* White, 1887

This species was initially proposed by White (1887), based on small, compressed specimens extracted from rocks of the Bahia Group, located in the vicinity of Pojuca, Bahia. White's illustration of this species can be found in their plate XXVI, figure 9, with

the same image also featured in Simone and Mezzalana (1994, pl. 33, fig. 901). Based on White's illustration, one would notice that their specimen is heavily ornamented by thin concentric growth lines. This specimen (MNB-2820) is also illustrated in Figure 11A, and it is evident that the specimen has been extensively burnt and has the anterior margin of the shell missing. Additionally, the specimen is relatively small, as indicated by its measurements (7 mm), but the growth lines are clearly defined. However, both the hinge and muscle scars are not discernible. Hence, it is difficult to determine much, if anything, about the identity of this shell solely from its shape and ornamentation.

Notably, while examining the material sampled by Melo Júnior and Oliveira (1939) at the MCT collection, we encountered a small slab (MCT-3663) of yellowish siltstone containing minute bivalve shells labeled as *Sphaerium ativum* White, 1887. These are from the Marizal Formation, Encantado Farm fossil site, Alagoinhas, Bahia. These specimens were not described or illustrated by Melo Júnior and Oliveira (1939) but are cited in a table in the page 82 of their article. Figure 11B-F also illustrates the original material labelled as *S. ativum* by Melo Júnior and Oliveira (1930). It is noteworthy that the fossils are preserved both as part and counterpart, with strongly laterally compressed shells of orange-brown color, some still articulated. Particularly striking is the pronounced ornamentation consisting of concentric growth lines. Signs of hinge, ligament, or internal shell characters are not visible or were not preserved. Despite the poor preservation of this tiny shells, it appears that there are some radial lirae in their shell ornamentation, and this would clearly indicate that the specimens labeled as *S. ativum* by Melo Júnior and Oliveira (1930) are spinicaudatan crustaceans (spiny clam shrimps) rather than bivalve mollusks. In addition, the preservation, size, and form of the valves closely resemble those of Spinicaudata, which are notably abundant in certain intervals of the Marizal Formation, as extensively documented in Souza et al. (2022) and Voltani

et al. (2023). Therefore, the occurrence of freshwater mollusks of the genus *Sphaerium* in the fossil record of the Marizal Formation, South Tucano Basin, Bahia, cannot be confirmed.

In South America, living *Sphaerium* species are found mainly in the Andean highlands (i.e., Bolivia, Chile, Colombia, Peru), the exception being *Sphaerium cambaraense* Mansur et al., 2008 that is recorded in highlands (above 800 m) of the Atlantic coast of southern Brazil (Mansur et al., 2008).

5.6. Information gaps

Despite recent advances, the limited understanding of Lower Cretaceous freshwater bivalve fauna of the Brazilian territory persists due to insufficient sampling efforts and the absence of comprehensive fossil collections from various sedimentary basins and units. Although older papers and monographs, such as those by White (1887) and Maury (1924) offer good illustrations, they often lack the description of internal shell characters, hampering accurate taxonomic identification of the shells. In addition, the fossils are usually poorly preserved showing distinct degrees of taphonomic alterations due to diagenesis and/or weathering. However, as shown here and in Silva et al. (2020a, 2020b, 2024) it is possible, to a certain extent, to recover key external and internal morphological information useful for diagnosing the shells.

Various Lower Cretaceous bivalve species referred to extant genera are not properly diagnosed, thus requiring adequate morphological studies for the recognition of their taxonomic status. As discussed above, *Anodonta* in White (1887) or *Anodontites* (see Mezzalana and Simone, 1994) is one of the examples.

6. FINAL COMMENTS

The uncertainties about the taxonomic composition of Lower Cretaceous freshwater bivalve mollusks assemblages of various Brazilian sedimentary basins appear to have been adequately resolved or improved, though the precise stratigraphic location of some occurrences is still poorly constrained. Supposedly, the freshwater endemic Araripean taxa (i.e., those belonging to genera and species previously described for the Crato Formation, Araripe Basin), constitute a major part of the Lower Cretaceous bivalve-dominated assemblages of the Marizal and Itapecuru Formations, but the dispersal routes of these bivalves and biocorrelation between the fossil-bearing strata in distinct sedimentary basins are still poorly understood.

Based on data available, it appears that there are two relatively taxonomic distinct Lower Cretaceous freshwater bivalve mollusk faunas within the NE Brazilian territory. The first one of Berriasian-Barremian age, including among others, the oldest known occurrences of *Mycetopoda*, *Anodontites*, and *Cratonaia* in the Gondwana. The other, dating back to the Lower Cretaceous, which is recorded at least at the Araripe, South Tucano, and Parnaíba basins and is characterized by the marked presence of *A. elliptica*, *C. novaolindensis*, and *M. bellaradiata*. Differences between these two distinct mussel faunas are mainly tied to environmental conditions. Indeed, the older one probably thrived in ephemeral stream and lake environments associated to fan delta systems, while the other in fine-grained fluvio-lacustrine environments. Notably, *Araripenaia*, *Cratonaia*, and *Monginellopsis* are unknown in the Upper Cretaceous deposits of the Bauru Group. Finally, in all cases, there are no apparent close connections with contemporary faunas from the African continent (see also Van Damme et al., 2015).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Natural History Museum of the United Kingdom (NHMUK), Museum of Earth Sciences of Rio de Janeiro (MCT), the Federal University of Rio de Janeiro (UFRJ) and the National Museum of Brazil (MNB) for providing us access to the material which made this research possible, as well as the museologist Penélope Bosio for her support at UFRJ, Lucie Goodayle for providing detailed pictures of the NHMUK samples, Dr. Sandro Scheffler for kindly welcoming one of us at the National Museum and Dr. Ismar Carvalho for granting us access to the UFRJ collections. Partial financial support was offered by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 401039/2014-5, 304800/2017-1), Petrobras (2014/00519-9), and São Paulo Research Foundation (FAPESP 18/01750-7, 16/13214-7, and 17/20803-1). The Biosciences Institute, Unesp, Botucatu campus, and the Geosciences and Exact Sciences Institute, Unesp, Rio Claro campus, are also acknowledged for the infrastructure offered. V.B. Guerrini, V.R. Silva, and M.G. Rodrigues are fellows of the doctoral scholarship of CNPq (141633/2020-4), FAPESP (2020/15609-4), and of Training of Human Resources in Petroleum Geology Program/Unesp-PRH 40-ANP, respectively. L. V. Warren, M.L. Assine and M.G. Simões are fellows of CNPq.

REFERENCES

- Adams, H., Adams, A., 1853-1858. *The genera of Recent Mollusca; arranged according to their organization*. London, van Voorst. Vol. 1: 484 pp.; vol. 2: 661 pp.; vol. 3: 138 pp.
- Ahyong, S., Boyko, C.B., Bailly, N., Bernot, J., Bieler, R., Brandão, S.N., Daly, M., De Grave, S., Gofas, S., Hernandez, F., Hughes, L., Neubauer, T.A., Paulay, G., Boydens, B., Decock, W., Dekeyzer, S., Vandepitte, L., Vanhoorne, B., Adlard, R.,

Agatha, S., Ahn, K.J., Akkari, N., Alvarez, B., Alves, W.N., Amler, M.R.W.,
 Amorim, V., Anderberg, A., Andrés-Sánchez, S., Ang, Y., Antić, D., Antonietto,
 L.S., Arango, C., Artois, T., Atkinson, S., Auffenberg, K., Baldwin, B.G., Bank, R.,
 Barber, A., Bartsch, I., Bellan-Santini, D., Bergh, N., Berta, A., Bezerra, T.N.,
 Blanco, S., Blasco-Costa, I., Blazewicz, M., Błędzki, L.A., Bock, P., Bonifacino, M.,
 Böttger-Schnack, R., Bouchet, P., Boury-Esnault, N., Bouzan, R., Boxshall, G., Bray,
 R., Brito Seixas, A.L., Bruce, N.L., Bruneau, A., Budaeva, N., Bueno-Villegas, J.,
 Cairns, S., Calvo Casas, J., Cárdenas, P., Carstens, E., Cartwright, P., Cedhagen, T.,
 Chan, B.K., Chan, T.Y., Choong, H., Christenhusz, M., Churchill, M., Collins, A.G.,
 Collins, G.E., Collins, K., Consorti, L., Copilaş-Ciocianu, D., Corbari, L., Cordeiro,
 R., Costa, V.M.d.M., Costa Corgosinho, P.H., Coste, M., Costello, M.J., Crandall,
 K.A., Cremonte, F., Cribb, T., Cutmore, S., Dahdouh-Guebas, F., Daneliya, M.,
 Dauvin, J.C., Davie, P., De Broyer, C., de Lima Ferreira, P., de Mazancourt, V., de
 Moura Oliveira, L., de Sá, H.A.B., de Voogd, N.J., Decker, P., Defaye, D., Dekker,
 H., d'Hondt, J.L., Di Capua, I., Dippenaar, S., Dohrmann, M., Dolan, J., Domning,
 D., Downey, R., Dreyer, N., Eisendle, U., Eitel, M., Eleaume, M., Enghoff, H., Epler,
 J., Esquete Garrote, P., Evenhuis, N.L., Ewers-Saucedo, C., Faber, M., Figueroa, D.,
 Fišer, C., Fordyce, E., Foster, W., Fransen, C., Freire, S., Fujimoto, S., Furuya, H.,
 Galbany-Casals, M., Gale, A., Galea, H., Gao, T., Garic, R., Garnett, S., Gaviria-
 Melo, S., Gerken, S., Gibson, D., Gibson, R., Gil, J., Gittenberger, A., Glasby, C.,
 Glenner, H., Glover, A., Gómez-Noguera, S.E., Gondim, A.I., Gonzalez, B.,
 González-Solís, D., Goodwin, C., Gostel, M., Grabowski, M., Gravili, C., Grossi,
 M., Guerra-García, J.M., Guerrero, J.M., Guidetti, R., Guiry, M.D., Gutierrez, D.,
 Hadfield, K.A., Hajdu, E., Halanych, K., Hallermann, J., Hayward, B.W., Hegna,
 T.A., Heiden, G., Hendrycks, E., Hennen, D., Herbert, D., Herrera Bachiller, A.,

Hodda, M., Høeg, J., Hoeksema, B., Holovachov, O., Hooge, M.D., Hooper, J.N., Horton, T., Houart, R., Huys, R., Hyžný, M., Iniesta, L.F.M., Iseto, T., Iwataki, M., Janssen, R., Jaume, D., Jazdzewski, K., Jersabek, C.D., Jiménez-Mejías, P., Józwiak, P., Kabat, A., Kakui, K., Kantor, Y., Karanovic, I., Karapunar, B., Karthick, B., Kathirithamby, J., Katinas, L., Kilian, N., Kim, Y.H., King, R., Kirk, P.M., Klautau, M., Kociolek, J.P., Köhler, F., Konowalik, K., Kotov, A., Kovács, Z., Kremenetskaia, A., Kristensen, R.M., Kroh, A., Kulikovskiy, M., Kullander, S., Kupriyanova, E., Lamaro, A., Lambert, G., Laridon, I., Lazarus, D., Le Coze, F., Le Roux, M., LeCroy, S., Leduc, D., Lefkowitz, E.J., Lemaitre, R., Lichter-Marck, I.H., Lim, S.C., Lindsay, D., Liu, Y., Loeuille, B., Lörz, A.N., Ludwig, T., Lundholm, N., Macpherson, E., Mah, C., Mamos, T., Manconi, R., Mapstone, G., Marek, P.E., Markello, K., Marshall, B., Marshall, D.J., Martin, P., McFadden, C., McInnes, S.J., McKenzie, R., Means, J., Mees, J., Mejía-Madrid, H.H., Meland, K., Merrin, K.L., Miller, J., Mills, C., Moestrup, Ø., Mokievsky, V., Molodtsova, T., Monniot, F., Mooi, R., Morandini, A.C., Moreira da Rocha, R., Morrow, C., Mortelmans, J., Müller, A., Muñoz Gallego, A.R., Musco, L., Nascimento, J.B., Nesom, G., Neubert, E., Neuhaus, B., Ng, P., Nguyen, A.D., Nielsen, C., Nielsen, S., Nishikawa, T., Norenburg, J., O'Hara, T., Opresko, D., Osawa, M., Osigus, H.J., Ota, Y., Páll-Gergely, B., Panero, J.L., Patterson, D., Pedram, M., Pelser, P., Peña Santiago, R., Pereira, J.d.S., Perez-Losada, M., Petrescu, I., Pfingstl, T., Piasecki, W., Pica, D., Picton, B., Pignatti, J., Pilger, J.F., Pinheiro, U., Pisera, A.B., Poatskievick, Pierezan, B., Polhemus, D., Poore, G.C., Potapova, M., Praxedes, R.A., Půža, V., Read, G., Reich, M., Reimer, J.D., Reip, H., Resende Bueno, V., Reuscher, M., Reynolds, J.W., Richling, I., Rimet, F., Ríos, P., Rius, M., Rodríguez, E., Rogers, D.C., Roque, N., Rosenberg, G., Rützler, K., Saavedra, M., Sabbe, K., Sabroux, R., Saiz-Salinas, J., Sala, S., Samimi-

Namin, K., Santagata, S., Santos, S., Santos, S.G., Sar, E., Saucède, T., Schärer, L., Schierwater, B., Schilling, E., Schmidt-Lebuhn, A., Schmidt-Rhaesa, A., Schneider, S., Schönberg, C., Schrével, J., Schuchert, P., Schweitzer, C., Semple, J.C., Senna, A.R., Sennikov, A., Serejo, C., Shaik, S., Shamsi, S., Sharma, J., Shear, W.A., Shenkar, N., Short, M., Sicinski, J., Sidorov, D., Sierwald, P., Silva, D.K.F.d., Silva, E.S.S., Simmons, E., Sinniger, F., Sinou, C., Sivell, D., Sket, B., Smit, H., Smit, N., Smol, N., Sørensen, M.V., Souza-Filho, J.F., Spelda, J., Sterrer, W., Steyn, H.M., Stoev, P., Stöhr, S., Suárez-Morales, E., Susanna, A., Suttle, C., Swalla, B.J., Taiti, S., Tanaka, M., Tandberg, A.H., Tang, D., Tasker, M., Taylor, J., Taylor, J., Taylor, K., Tchesunov, A., Temereva, E., ten Hove, H., ter Poorten, J.J., Thirouin, K., Thomas, J.D., Thuesen, E.V., Thurston, M., Thuy, B., Timi, J.T., Todaro, A., Todd, J., Turon, X., Uetz, P., Urbatsch, L., Uribe-Palomino, J., Urtubey, E., Utevsky, S., Vacelet, J., Vachard, D., Vader, W., Väinölä, R., Valls Domedel, G., Van de Vijver, B., van der Meij, S.E., van Haaren, T., van Soest, R.W., Vanreusel, A., Venekey, V., Verhoeff, T., Vinarski, M., Vonk, R., Vos, C., Vouilloud, A.A., Walker-Smith, G., Walter, T.C., Watling, L., Wayland, M., Wesener, T., Wetzel, C.E., Whipps, C., White, K., Wieneke, U., Williams, D.M., Williams, G., Wilson, R., Witkowski, J., Wyatt, N., Xavier, J., Xu, K., Zanol, J., Zeidler, W., Zhao, Z., Zullini, A., 2024. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2024-03-08. doi:10.14284/170.

Allport, S., 1860. On the Discovery of some fossil remains near Bahia in South America.

Quarterly Journal of the Geological Society 16, 263-266.

Almeida, F.F.M. de, Carneiro, C.D.R., Mizusaki, A.M.P., 1996. Correlação do magmatismo das bacias da margem continental brasileira com o das áreas emersas adjacentes. *Revista Brasileira de Geociências* 26, 125–138.

- Amarante, F.B., Kuchle, J., Jackson, C.A.-L., Scherer, C.M.S., Pichel, L.M., 2023. The cryptic stratigraphic record of the syn- to post-rift transition in the offshore Campos Basin, SE Brazil. *Basin Research* 36, e12820.
- Assine, M.L., 1994. Paleocorrentes e paleogeografia na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 24, 223-232.
- Arai, M., 2016. Reply to the comments of Assine et al. (Comments on paper by M. Arai “Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective”). *Brazilian Journal of Geology*, 46(1), 9–13.
- Araujo, R., Schneider, S., Roe, K. J., Erpenbeck, D., Machordom, A., 2017. The origin and phylogeny of Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida): a synthesis of molecular and fossil data. *Zoologica Scripta* 46(3), 289–307.
- Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 371–389.
- Assine, M. L., Quaglio, F., Warren, L. V., Simões, M. G., 2016. Comments on paper by M. Arai “Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective.” *Brazilian Journal of Geology* 46(1), 3–7.
- Avelar, W.E.P., Cunha, A.D, 2009. The anatomy and functional morphology of *Diplodon rhombeus fontainianus* (Orbigny, 1835) (Mollusca Bivalvia, Hyriidae). *Brazilian Journal of Biology* 69(4), 1153–1163.
- Barbosa, J.S.F., Dominguez, J.M.L., Corrêa-Gomes, L.C., Marinho, M.M., 2007. O conglomerado de Mont Serrat e suas relações com o alto e a falha de Salvador, Bahia. *Revista Brasileira de Geociências* 37(2), 324-332.
- Beurlen, K., 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. XVII Congresso Brasileiro de Geologia, *Anais*, Recife, p. 1-47.

- Bieler, R., Mikkelsen, P. M., Collins, T. M., Glover, E. A., González, V. L., Graf, D. L., Harper, E. M., Healy, J., Kawauchi, G. Y., Sharma, P. P., Staubach, S., Strong, E. E., Taylor, J. D., Tëmkin, I., Zardus, J. D., Clark, S., Guzmán, A., McIntyre, E., Sharp, P., Giribet, G., 2014. Investigating the Bivalve Tree of Life – an exemplar-based approach combining molecular and novel morphological characters. *Invertebrate Systematics* 28(1), 32-115.
- Blainville, H.M.D., 1828. Mollusques, Vers et Zoophytes. In: Cuvier, F. (Ed.). *Dictionnaire des Sciences naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différens êtres de la nature, considérés soit en eux-mêmes, d’après l’état actuel de nos connoissances, soit relativement à l’utilité qu’en peuvent retirer la médecine, l’agriculture, le commerce et les arts. Suive d’une biographie des plus célèbres naturalistes*. F.G. Levrault, Strasbourg & Paris, 468 pp.
- Bolotov, I.N., Vikhrev, I.V., Beshpalaya, Y.V., Gofarov, M.Y., Kondakov, A.V., Konopleva, E.S., Bolotov, N.N., Lyubas, A.A., 2016. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103, 104-121.
- Bolotov, I. N., Pasupuleti, R., Subba Rao, N. V., Unnikrishnan, S. K., Chan, N., Lunn, Z., Win, T., Gofarov, M. Y., Kondakov, A. V., Konopleva, E. S., Lyubas, A. A., Tomilova, A. A., Vikhrev, I. V., Pfenninger, M., Düwel, S. S., Feldmeyer, B., Neumann, H. F., & Nagel, K.-O., 2022. Oriental freshwater mussels arose in East Gondwana and arrived to Asia on the Indian Plate and Burma Terrane. *Scientific Reports* 12(1), 1518.
- Bom, M.H.H., Ceolin, D., Kochmann, K.G.D., Krah, G., Fauth, G., Bergue, C.T., Savian, J.F., Strohschoen Jr., O., Simões, M.G., Assine, M.L., 2021. Paleoenvironmental

- evolution of the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Global and Planetary Change* 203, 103528.
- Bom, M.H.H., Kochhann, K.G.D., Heimhofer, U., Mota, M.A.L., Guerra, R.M., Sinões, M.G., Krah, G., Meirelles, V., Ceolin, D., Fürsich, F.T., Lima, F.H.O., Fauth, G., Assine, M.L., 2023. Fossil-Bearing Concretions of the Araripe Basin Accumulated During Oceanic Anoxic Event 1b. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 38, eE2023PA004736.
- Bonetto, A.A., 1967. La superfamília Unionacea en la Cuenca Amazonica. In: *Atas do Simpósio sobre Biota Amazônica*, vol. III, 63-82.
- Bruno, A.P.S., Hessel, M.H. Registros paleontológicos do cretáceo marinho na Bacia do Araripe. *Estudos Geológicos* 16(1), 30-49.
- Bruguère J. G., 1792. Sur une nouvelle coquille du genre de l'Anodontite. *Journal d'Histoire Naturelle* 1, 131-136.
- Casey, R., 1955. The Neomiodontidae, a new family of Arcticea (Pelecypoda). *Malacological Society of London, Proceedings* 31(5-6), 208-222.
- Caxito, F.A., Santos, L.C.M., Ganade, C.E., Bendaoud, A., Fettous, E.-H., Bouyo, M.H., 2020. Toward an integrated model of geological evolution for NE Brazil-NW Africa: The Borborema Province and its connections to the Trans-Saharan (Benino-Nigerian and Tuareg shields) and Central African orogens. *Brazilian Journal of Geology* 50, e20190122.
- Corrêa-Martins, F.J., 2019. The Neostratotype of Itapecuru Formation (Lower-Middle Albian) and Its Impact for Mesozoic Stratigraphy of Parnaíba Basin. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91 (supl. 2), e20180730.

- Costa, I.P., Milhomem, P.S., Bueno, G.V., Lima e Silva, H.S.R., Kosin, M.D., 2007a. Sub-bacias de Tucano Sul e Central. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15(2), 433-443.
- Costa, I.P., Bueno, G.V., Milhomem, P.S., Lima e Silva, H.S.R., Kosin, M.D., 2007b. Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15(2), 445-453.
- Cox, L. R., 1952. Notes on Trigoniidae, with outlines of a classification of the family. *Proceedings of the Malacological Society of London* 29(2-3), 45-70.
- Custódio, M. A., Quaglio, F., Warren, L.V., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Perinotto, J.A.J., Assine, M.L., 2017. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingression in the interior of Northeast Brazil. *Sedimentary Geology* 359, 1-15.
- Dall, W. H., 1908. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross," during 1891, Lieut.-Commander Z.L. Tanner, U.S.N., commanding. XXXVII. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross", from October, 1904 to March, 1905, Lieut.-Commander L.M. Garrett, U.S.N., commanding. XIV. The Mollusca and Brachiopoda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 43(6), 205-487.
- Deshayes, G.P., 1832. Mollusques. In: Saint-Hilaire G, Deshayes G., Saint-Vincent, B. (eds.). *Expédition scientifique de Morée. Section des sciences physiques. Tome III. Première partie. Zoologie. Première section — Animaux vertébrés, mollusques et polypies*. F.G. Levrault, Paris-Strasbourg, p. 81-203.

- Deshayes, G.P., 1855 (1820). *Description des coquilles fossils des environs de Paris*. Imprimerie de J. Tastu, Paris, 570pp.
- Fauth, G., Kern, H.P., Villegas-Martín, J., Mota, M.A.L., Santos Filho, M.A.B., Catharina, Leandro, L.M., Luft-Souza, F., Strohschoen Jr., O., Nauer-Alves, A., Tungo, E.J.F., Tungo, E.J.F., Ceolin, D., Baecker-Fauth, S., Bom, M.H.H, Lima, F.H.O., Santos, A., Assine, M.L., 2023. Early Aptian marine incursions in the interior of northeastern Brazil following the Gondwana breakup. *Scientific Reports* 13, 6728.
- Ferreira, C.S., Azevedo, S.A.K., Carvalho, I.S., Gonçalves, R.A., Vicalvi, M.A., 1992. Os fósseis da Formação Itapecuru. In: Simpósio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras, 2, 1992, Rio Claro. *Boletim de Resumos Expandidos*, 107-110.
- Ferreira, C.S., Vicalvi, M.A., Carvalho, I.S., 1995. A malacofauna dulcícola da Formação Itapecuru (Bacia do Parnaíba, Cretáceo Inferior). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 67(4), 382.
- Ferreira, N.N., Ferreira, E.P., Ramos, R.R.C., Carvalho, I.S., 2020. Terrestrial and marine palynomorphs from deposits of the pull-apart rift of West Gondwana (Parnaíba Basin, northern Brazil): Biostratigraphy and relation to tectonic events. *Journal of South American Earth Sciences* 101, 102612.
- Figueiredo, F.T., Almeida, R.P., Freitas, B.T., Marconato, A., Carrera, S.C., Turra, B.B., 2016. Tectonic activation, source area stratigraphy and provenance changes in a rift basin: the Early Cretaceous Tucano Basin (NE-Brazil). *Basin Research* 28, 433-445.
- Freitas, B.T., Almeida, R.P., Carrera, S.C., Figueiredo, F.T., Turra, B.B., Varejão, F.G., Assine, M.L., 2017. Aptian sedimentation in the Reconcavo-Tucano-Jatobá Rift System and its tectonic and paleogeographic significance. *Journal of South American Earth Sciences* 80, 460-481.

- Froufe, E., Bolotov, I., Aldridge, D. C., Bogan, A. E., Breton, S., Gan, H. M., Kovitvadhi, U., Kovitvadhi, S., Riccardi, N., Secci-Petretto, G., Sousa, R., Teixeira, A., Varandas, S., Zanatta, D., Zieritz, A., Fonseca, M. M., Lopes-Lima, M., 2020. Mesozoic mitogenome rearrangements and freshwater mussel (Bivalvia: Unionoidea) macroevolution. *Heredity* 124(1), 182–196.
- Fürsich, F.T., Custódio, M.A., Matos, S.A., Hethke, M., Quaglio, F., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.L., 2019. Analysis of a Cretaceous (late Aptian) high-stress ecosystem: The Romualdo Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 95, 268-296.
- Ghilardi, R. P., Maranhão, M.S.A.S., 2010. Anatomia interna de alguns moluscos bivalves fósseis do grupo Bauru (cretáceo superior, Bacia Bauru), Brasil: implicações paleoecológicas. *Terra Plural* 4(1), 113–120.
- Ghilardi, R. P., D'Agosta, F.C.P., Alves, K., Campos, A.C.A., 2011. Tafonomia de moluscos fósseis do Grupo Bauru (Cretáceo Superior, bacia Bauru), na região do município de Monte Alto, São Paulo, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 6, 67-72.
- Giribet, G., Distel, D. L., 2003. Bivalve phylogeny and molecular data. In: Lindberg, D.R. (Ed). *Molecular Systematics and Phylogeography of Mollusks*. Smithsonian Books, Washington, D.C., pp. 45-90.
- Góes A.M., Rossetti, D.F., 2001. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú. In: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W. (eds). *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*. Editora do Museu Goeldi, Belém, pp.:15-30.
- Goldberg, K., Premaor, E., Bardola, T., Souza, P.A., 2019. Aptian marine ingressão in the Araripe Basin: Implications for paleogeographic reconstruction and evaporite accumulation. *Marine and Petroleum Geology* 107, 214-221.

- Gonçalves, R.A., Carvalho, I.S., 1996. Contribuição ao estudo da sedimentação da Formação Itapecuru – região de Itapecuru-Mirim, bacia do Parnaíba (Cretáceo Inferior) – Maranhão – Brasil. *Revista de Geologia* 9, 75-81.
- Gray, J. E., 1840. Shells of molluscos animals. In: *Synopsis of the contents of the British Museum*. London. 370 pp.
- Gray, J. E., 1854. A revision of the arrangement of the families of bivalve shells (Conchifera). *Annals and Magazine of Natural History* 13(77), 408-418.
- Grobben, K., 1894. Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 103, 61–86.
- Gu, Z.W., Huang, B.Y., Chen, C.Z., Wen, S.X., Ma, Q.H., Lan, X., Xu, J.T., Liu, L., Wang, S.M., Wang, D.Y., Qiu, R.Z., Huang, Z.Q., Zhang, Z.M., Chen, J.H., Wu, P.L., 1976. The Lamellibranch Fossils of China. Science Press, Beijing, 522 pp.
- Guerrini, V.B., 2023. Moluscos bivalves do Cretáceo Inferior, Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Brasil: a importância paleontológica e geológica de dados taxonômicos e estratigráficos acurados. Unpublished Phd Dissertation, 187 pp.
- Guzmán, J., Piovesan, E.K., Melo, R.M., Almeida-Lima, D., Sousa, J., Neumann, V.H.M.L., 2023. Ostracoda and foraminifera biostratigraphy and palaeoenvironmental evolution of the Aptian Santana Group, post-rift of the Araripe Basin, Brazil. *Gondwana Research* 124, 19-38
- Hartt, C.F. 1870. *Geology and Physical Geography of Brazil*. Fields, Osgood & Co., Boston, 691 pp.
- ICZN. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, UK, 306 pp.

- Jiang, B., Sha, J., Cai, H., 2007. Early Cretaceous nonmarine bivalve assemblages from the Jehol Group in western Liaoning, northeast China. *Cretaceous Research* 28, 199-214.
- Kolesnikov, C. M., 1980. Sistema, stratigraficheskoye raspredeleniye i zoogeografiya Mezozoyskikh limnocheskikh dvustvorchatykh mollyuskov SSSR. In: Martinson, G.G. (Ed.). *Limnobiya drevnykh ozernykh basseynov Yevrazii. Nauka, Leningrad*, 9-65.
- Lamarck, J.B.M., 1799. Prodrôme d'une nouvelle classification des coquilles, comprenant une rédaction appropriée des caractères génériques, et l'établissement d'un grand nombre de genres nouveaux. *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris* 1, 63-91.
- Lamarck J.B.M., 1809. *Philosophie zoologique*. Paris. Vol. 1: 422 pp.; Vol. 2: 473 pp.
- Lamarck, J.B.M., 1819. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. 343 pp.
- Lemer, S.; Bieler, R.; Giribet, G., 2019. Resolving the relationships of clams and cockles: dense transcriptome sampling drastically improves the bivalve tree of life. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286 (1896): 20182684.
- Lindoso, R.M., Maisey, J.G., Carvalho, I.S., 2016. Ichthyofauna from the Codó Formation, Lower Cretaceous (Aptian, Parnaíba Basin), Northeastern Brazil and their paleobiogeographical and paleoecological significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 447, 53–64.
- Lindoso, R.M., Dutra, T.L., Carvalho, I.S., Medeiros, M.A., 2018. New plant fossils from the Lower Cretaceous of the Parnaíba Basin, Northeastern Brazil: Southern Laurasia links. *Brazilian Journal of Geology* 48, 127-145.

- Lorenso, P.P.L., 2021. Formação Exu: Registro fluvial da continentalização da Bacia do Araripe durante a fase pós-rifte. Unpublished Undergraduate Dissertation. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 84 pp.
- Ma, Q.H., 1986. Fossil lamellibranchs from Late Jurassic Xinminpu Group in western Gansu, NW China. *Memoirs of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica* 22, 181-203.
- Mabesoone, J.M., Tinoco, I.M., 1973. Paleoeology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 4, 97-118.
- MacNeil, F.S., 1939. Fresh-water invertebrates and land plants of Cretaceous age from Eureka, Nevada. *Journal of Paleontology* 13, 355-360.
- Magnavita L.P., 1992. Geometry and kinematics of the Recôncavo-Tucano-Jatobá Rift, NE Brazil. PhD Thesis, Oxford University, 493p.
- Magnavita, L., Silva, R.R., Sanches, C.P., 2005. Field trip guide of the Recôncavo basin, NE Brazil. *Boletim de Geociências da Petrobras* 13(2), 301-333.
- Maisey, J.G., 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21, 281-314.
- Mansur, M.C.D.; Meier-Brook, C.; Ituarte, C., 2008. A new species of *Sphaerium* Scopoli, 1777, from southern Brazil (Bivalvia: Sphaeriidae). *The Nautilus* 122(4), 228-235.
- Marshall, W.B., 1927. A new genus and two new species of South American fresh-water mussels. *Proceedings of the United States National Museum* 71, 1-4.
- Martill, D.M., Loveridge, R.F., Andrade, J.A.F.G., Cardoso, A.H., 2005. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: the Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. *Palaeontology* 48 (6), 1399-1408.

- Martill, D.M., Brito, P.M., Washington-Evans, J., 2008. Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of northeast Brazil. *Cretaceous Research* 29, 649-658.
- Martinson G.G., 1956. Opredelitel' Mezozoiskikh i Kainozoiskikh presnovodnykh mollyuskov vostochnoi Sibiri. *Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moscow*. 92 pp. + 16 pls.
- Martinson, G. G., 1982. Pozdnemelovyye mollyuski Mongolii: sistematika, stratigrafiya, tafonomiya. *Trudy Sovmestnaya Sovetsko-Mongol'skaya Paleontologicheskaya Ekspeditsiya* 17, 1-82.
- Martinson, G.G., Shuvalov, V.F., 1976. Stratigrafiya i iskopayemyye mollyuski nizhnemelovykh ozernykh otlozheniy Zaaltayskoy Gobi v Mongolii. In: Martinson, G.G. (Ed.) *Iskopayemyye presnovodnyye mollyuski i ikh znachenije dlya paleolimnologii*. Nauka, Leningrad, p. 20-50.
- Matos, R.M.D., 1992. The Northeast Brazilian Rift System. *Tectonics* 11, 766–791.
- Maury, C.J., 1924. Fósseis Terciários do Brasil com descrição de novas formas cretáceas. *Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Monographias* IV, 739 pp.
- Mawson, J., 1913. Notes on the Cretaceous Formation of Bahia, Brazil. *Monthly Journal of Geology* 5(10), 356-361.
- Mawson, J; Woodward, A.S., 1907. On the cretaceous formation of Bahia (Brazil), and on vertebrate fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 63, 128-144.
- Melo, R.M., Guzmán, J., Almeida-Lima, D., Piovesan, E.K., Neumann, V.H.M.L., Sousa, A.J., 2020. New marine data and age accuracy of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. *Scientific Reports* 10, 15779.

- Melo Júnior, J.L., Oliveira, P.E., 1939. Novas localidades fossilíferas do nordeste da Baía. Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, *Boletim* 103, 1–69.
- Mendes, A.C., Truckenbrodt, W., 2009. Provenance of Albian sandstones (Itapecuru Group), eastern border of São Luís-Grajaú Basin, Maranhão, using heavy mineral analysis and mineral chemistry. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 4(1), 57-74.
- Mezzalira, S., 1974. Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do arenito Baurú. *Boletim do Instituto Geográfico e Geológico* 51, 1-163.
- Mezzalira, S., Simone, L. R. L., 1999. Two new species of *Castalia* (Mollusca, Bivalvia, Unionoida) in Cretaceous of Bauru Group, São Paulo State, Brazil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências* 4(6), 58-60.
- Milani, E.J., Davison, I., 1988. Basement control and transfer tectonics in the Recôncavo-Tucano-Jatobá rift, Northeast Brazil. *Tectonophysics* 154, 41–70.
- Milani, E.J., Rangel, H.D., Bueno, G. V, Stica, J.M., Winter, W.R., Caixeta, J.M., Pessoa Neto, O.C., 2007. Brazilian Sedimentary Basins - Stratigraphic Charts: Introduction. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 199–205.
- Modell, H., 1942. Das natürlich System der Najaden. *Archiv für Molluskenkunde* 74(5-6), 161-191.
- Nascimento, M.S., Góes, A.M., Macambira, M.J.B., Brod, J.A., 2007. Provenance of Albian sandstones in the São Luís–Grajaú Basin (northern Brazil) from evidence of Pb–Pb zircon ages, mineral chemistry of tourmaline and palaeocurrent data. *Sedimentary Geology* 201, 21-42.
- Newell, N. D., 1965. Classification of the Bivalvia. *American Museum Novitates* 2206, 1-25.

- Orbigny, A. d', 1835. Synopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum, in suo per Americam meridionalem itinere collectorum. *Magasin de Zoologie* 5(62), 1-44.
- Pan, Y., Sha, J., Yao, X., 2012. Taphonomy of Early Cretaceous freshwater bivalve concentrations from the Sihetun area, western Liaoning, NE China. *Cretaceous Research* 34, 94-106.
- Paz, J.D.S., Rossetti, D.F., Macambira, M.J.B., 2005. An Upper Aptian saline pan/lake system from the Brazilian equatorial margin: integration of facies and isotopes. *Sedimentology* 52, 1303-1321.
- Paz, J.D.S., Rossetti, D.F., 2006. Paleohydrology of an Upper Aptian lacustrine system from northeastern Brazil: Integration of facies and isotopic geochemistry. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241, 247–266.
- Pereira, D., Mansur, M. C. D., Duarte, L. D. S., de Oliveira, A. S., Pimpão, D. M., Callil, C. T., Ituarte, C., Parada, E., Peredo, S., Darrigran, G., Scarabino, F., Clavijo, C., Lara, G., Miyahira, I. C., Rodriguez, M. T. R., Lasso, C., 2013. Bivalve distribution in hydrographic regions in South America: historical overview and conservation. *Hydrobiologia* 735, 15-44.
- Pessoa Neto, C., Soares, U.M., da Silva, J.G.F., Roesner, E.H., Florencio, C.P., de Souza, C.A., 2007. Bacia Potiguar. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 357e369.
- Petri, S., 1987. Cretaceous paleogeographic maps of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 59, 117-168.
- Philipsson, L.M., 1788. *Dissertatio historico-naturalis sistens nova testaceorum genera. Quam præsiede D. M. Andr. J. Retzio (...) ad publicum examen defert Laurentius Münter Philipsson*. Berlingianis, Lund, 36 pp.

- Rammelmeyer, E.S., 1940. Iskopayemye mollyuski presnovodnykh otlozheniy Zabaykal'ya. *Trudy Baikal'skoy Limnologicheskoy Stantsii Akademii Nauk SSSR* 10, 399-424
- Rodrigues, M.G., Matos, S.A., Varejão, F.G., Fürsich, F.T., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020. Short-lived “Bakevelliid-Sea” in the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 115, 104555.
- Rodrigues, M.G., Varejão, F.G., Matos, S.A., Fürsich, F.T., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2022. High-resolution taphonomy and sequence stratigraphy of internally complex, bakevelliid-dominated coquinas from the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, NE Brazil. *Marine and Petroleum Geology* 143, 105814.
- Rolim, J.L., Mabesoone, J.M., 1982. Um modelo de grande rio para as bacias rift do Recôncavo Tucano-Jatobá (Purbeckiano-Aptiano, Nordeste do Brasil). XXXII Congresso Brasileiro de Geologia, *Anais*, Salvador 4, p. 1406-1412.
- Rosa, M.C., Morales, N., Assine, M.L., 2023. Transtensional tectonics during the Gondwana breakup in northeastern Brazil: Early Cretaceous paleostress inversion in the Araripe Basin. *Tectonophysics* 846, 229666.
- Rossetti, D.F., Góes, A.M., 2003. Caracterização paleoambiental de depósitos albianos na borda Sul da Bacia de São Luís-Grajaú: Modelo de delta fluvial influenciado por tempestade. *Revista Brasileira de Geociências* 33, 299-312.
- Runnegar, B., Newell, N.D., 1971. Caspian-like relict molluscan fauna in the South American Permian. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 146, 1–66.
- Sales, A.M.F., 2005. Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: significado estratigráfico e paleoambiental. Unpublished PhD Dissertation. Universidade de São Paulo, São Paulo, 173 pp.

- Scherer, C.M.S., Goldberg, K., Bardola, T., 2015. Facies architecture and sequence stratigraphy of an early post-rift fluvial succession, Aptian Barbalha Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Sedimentary Geology* 322, 43-62.
- Schneider, S., Linse, U., 2023. Pliocene–Pleistocene Unionida from Rhodes (Dodecanese, Greece): insights into the evolution of Eastern Mediterranean freshwater mussels. *Archiv Für Molluskenkunde International Journal of Malacology* 152(1), 43–69.
- Scopoli, G.A., 1777. *Introductio ad historiam naturalem, sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, characteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae*. Wolfgang Gerle, Prague, 506 pp.
- Silva O.B.D., Caixeta J.M., Milhomem P.D.S., 2007. Bacia de Recôncavo. *Boletim Geociências da Petrobras* 15, 423–432.
- Silva, V.R., 2019. Sistemática dos Bivalves (Mollusca) da Formação Crato (Eocretáceo), NE do Brasil e seu significado paleoambiental. MSc dissertation. State University of São Paulo. 166 pp.
- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Fürsich, F.T., Skawina, A., Schneider, S., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020a. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (Unionida, silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications for the early evolution of freshwater mussels. *Cretaceous Research* 107, 104275.
- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Fürsich, F.T., Skawina, A., Schneider, S., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2020b. New freshwater mussels (Bivalvia, Unionida) with potential trigonioidid and hyriid affinities from the Early Cretaceous of Brazil. *Geobios* 61, 41-54.

- Silva, V.R., Varejão, F.G., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Warren, L.V., Assine, M.L., Fürsich, F.T., Simões, M.G., 2024. A new condensed freshwater-brackish water bivalve-dominated assemblage in the Aptian Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil and its paleoenvironmental significance. *Cretaceous Research* 154, 105748.
- Simone, L.R.L., Mezzalana, S., 1993. Vestígios de partes moles em um Bivalve fóssil (Unionoida, Mycetopodidae) do Grupo Bauru (Cretáceo Superior), São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 65(2), 155-159.
- Simone, L.R.L., Mezzalana, S., 1994. Fossil Molluscs of Brazil. *Boletim do Instituto Geológico* 11, 1- 202.
- Simone, L.R.L., Mezzalana, S., 1997. The systematic position of some Unionoidea bivalves from Bauru Group (Upper Cretaceous) of Brazil. *Geociências* 2(6), 63-65.
- Simpson, C.T., 1900. Synopsis of the naiades, or pearly fresh-water mussels. *Proceedings of the United States National Museum* 22(105), 501-1044.
- Skawina, A., 2021. Evolutionary History of Bivalves as Parasites. In: De Baets, K., Huntley, J.W. (eds). The Evolution and Fossil Record of Parasitism. *Topics in Geobiology* 49, 153–207.
- Skawina, A., Dzik, J., 2011. Umbonal musculature and relationships of the Late Triassic filibranch unionoid bivalves. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163, 863-883.
- Souza, T.G.L., Matos, S.A., Varejão, F.G., Rodrigues, M.G., Ribeiro, A.C., Freitas, B.T., Warren, L.V., Assine, M.L., Simões, M.G., 2022. High-resolution taphonomy of the Lower Cretaceous “Amargosa Biota”, Central Tucano Sub-Basin, Bahia, Brazil: Implications for the paleoenvironmental dynamics of a new Konservat-Lagerstätte. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 592, 110908.
- Spix, J.B., 1827. *Testacea fluviatilia quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX [1817-1820] jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis*

- augustissimi suscepto, collegit et pingenda curavit Dr. J.B. de Spix (...), digessit, descripsit et observationibus illustravit Dr. J. A. Wagner.* C. Wolf, Munich, 36 pp.
- Swainson, W., 1840. *A treatise on malacology; or the natural classification of shells and shell-fish.* Longman, London, 419 pp.
- Szatmari P., Milani E.J., 1999. Microplate rotation in northeast Brazil during South Atlantic rifting: Analogies with the Sinai Microplate. *Geology* 27, 1115–1118.
- Valença, L.M.M., Neumann, V.H., Mabesoone, J.M., 2003. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geologica Acta* 1(3), 261-275.
- Van Damme, D., Bogan, A., Dierick, M., 2015. A revision of the Mesozoic naiads (Unionoida) of Africa and the biogeographic implications. *Earth-Science Reviews* 147, 141-200.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Perinotto, J.A.J., Neumann, V.H., Freitas, B.T., Almeida, R.P., Assine, M.L., 2016. Upper Aptian mixed carbonate-siliciclastic sequences from Tucano Basin, Northeastern Brazil: Implications for paleogeographic reconstructions following Gondwana break-up. *Cretaceous Research* 67, 44-58.
- Varejão, F.G., Fürsich, F.T., Warren, L.V., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Assine, M.L., Sales, A.M.F., Simões, M.G., 2019a. Microbialite fields developed in a protected rocky coastline: The shallow carbonate ramp of the Aptian Romualdo Formation (Araripe Basin, NE Brazil). *Sedimentary Geology* 38, 103-120.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Freitas, B.T., Neumann, V.H., Assine, M.L., 2019b. Saline lake development in the Aptian post-rift phase of the Tucano Basin: Tectonic and paleogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 92, 282–297
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Mángano, M.G., Bahniuk, A.M.R., Assine, M.L., 2021a. Facies architecture and sequence stratigraphy of an early post-rift fluvial

- succession, Aptian Barbalha Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Sedimentology* 68, 2125-2164.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Bahniuk, A.M.R., Assine, M.L., 2021b. Mixed siliciclastic–carbonate sedimentation in an evolving epicontinental sea: Aptian record of marginal marine settings in the interior basins of north-eastern Brazil. *Sedimentology* 68, 2125-2164.
- Varejão, F.G., Silva, V.R., Assine, M.L., Warren, L.V., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Fürsich, F.T., and Simões, M.G., 2021c. Marine or freshwater? Accessing the paleoenvironmental parameters of the Caldas Bed, a key marker bed in the Crato Formation (Araripe Basin, NE Brazil). *Brazilian Journal of Geology* 51, e2020009.
- Vaz, P.T., Rezende, N.G.A.M., Wanderlei Filho, J.R., Travassos, W.A.S., 2007. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 253-263.
- Voltani, C. G., Osés, G. L., Freitas, B. T., Prado, G. M. E. M., Rohn, R., Pacheco, M. L. A. F., Anelli, L. E., de Almeida, R. P., Simões, M. G., Caldeira do Prado, L. A., Araripe, R. V. C. de, Galante, D., Rangel, E. C., 2023. Taphonomy of fish, invertebrates and plant remains in the first Tethyan-South Atlantic marine ingression along Cretaceous rift systems in NE-Brazil. *Cretaceous Research* 147, 105508.
- Wanner, H.E., 1921. Some faunal remains from the Trias of York County, Pennsylvania. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 73 (1), 1-37.
- Warren L.V., Andrade, A.S.M., Varejão, F.G., Promenzio, P., Santos, M.G.M., Alessandretti, L., Assine, M.L., 2021. Sedimentary evolution of distributive fluvial systems within intraplate tectonic active basins: Case study of the Early Cretaceous Araripina Formation (Araripe Basin, NE Brazil). *Journal of South American Earth Sciences* 111, 103496.

- Watters, G., 2001. The evolution of the Unionacea in North America, and its implications for the worldwide fauna. In: Bauer, G., Wächtler, K. (Eds.), *Ecology and Evolution of Freshwater Mussels, Unionoida. Ecological Studies* 145. Springer Verlag, Berlin, pp. 281–307.
- Wesselingh, F.P., Ranzi, A., Räsänen, M.E., 2006. Miocene freshwater Mollusca from western Brazilian Amazonia. *Scripta Geologica* 133, 419-437.
- Wesselingh, F. P., 2007. Long-Lived Lake Molluscs as Island Faunas: A Bivalve Perspective. In: Renema, W. (ed.). *Biogeography, Time and Place: Distributions, Barriers, and Islands. Topics in Geobiology* 29, pp. 275–314.
- White, 1887. *Contribuições à Paleontologia do Brasil*. Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro, 7: 1–273, 28 pls.
- Yu, J.S., 1982. New advances in the study of Jurassic and Cretaceous non-marine bivalve researches in Hebei. *Bulletin of the Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences* 4, 48.
- Yu, J.S., Wang, P., Liu, B.P., Zhang, K., 1984. Bivalvia. In: Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources (Ed.) *Paleontological Atlas of North China. II. Mesozoic Volume*. Geological Publishing House, Beijing, 33-65.
- Zhu, G.X., 1976. Lamellibranchata. In: Bureau of Geology and Mineral Resources of Inner Mongolia Autonomous Region, and Shenyang Institute of Geology and Mineral Resources (eds) *Paleontological Atlas of North China, Volume Inner Mongolia, Part 2 (Mesozoic and Cenozoic)*. Geological Publishing House, Beijing, 17-35.
- Zhu, G.X., 1980. Mollusca. In: Shenyang Institute of Geology and Mineral Resources (Ed.) *Paleontological Atlas of Northeast China II. Mesozoic and Cenozoic volume*. Geological Publishing House, Beijing, 8-59.

Zotin, A.A., 2023. Construction of the Phylogeny of Freshwater Mollusks by Paleozoogeographic Data Based on the Example of the Family Margaritiferidae (Bivalvia). *Inland Water Biol* 16, 615–630.

FIGURES

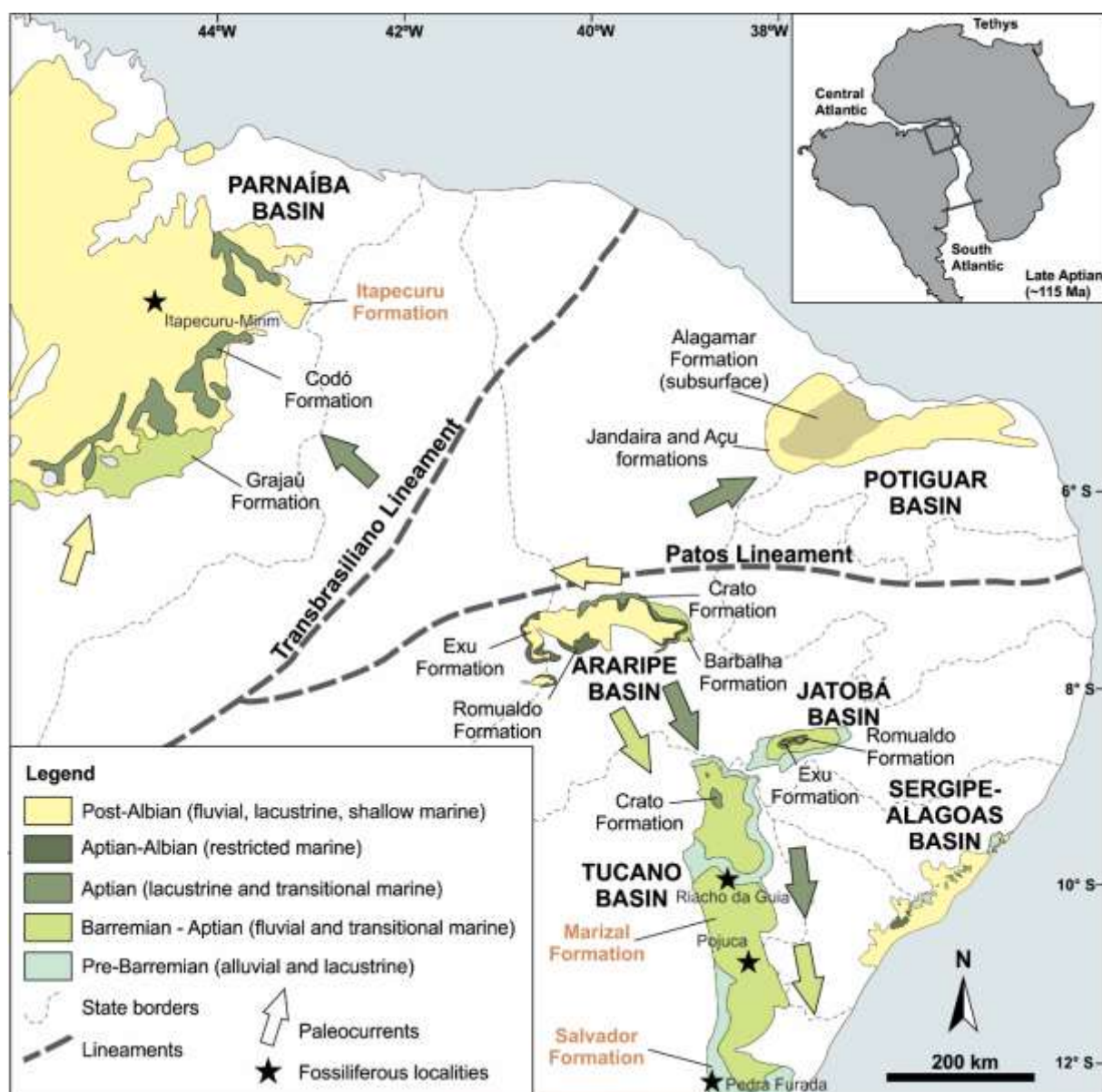
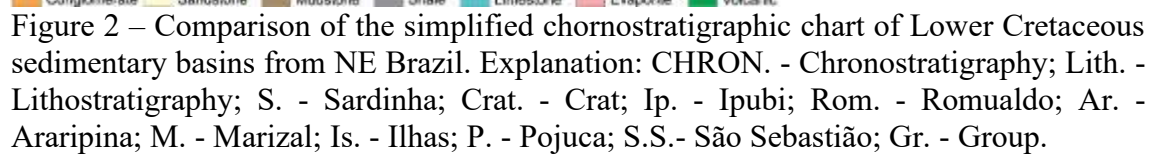


Figure 1 – Simplified geological map of northeastern Brazil, encompassing Parnaíba, Potiguar, Araripe, Jatobá, Sergipe-Alagoas and Tucano basins, and their respective main units. Units that contain the analyzed bivalves are highlighted in orange. The approximate location of each fossiliferous locality is given.



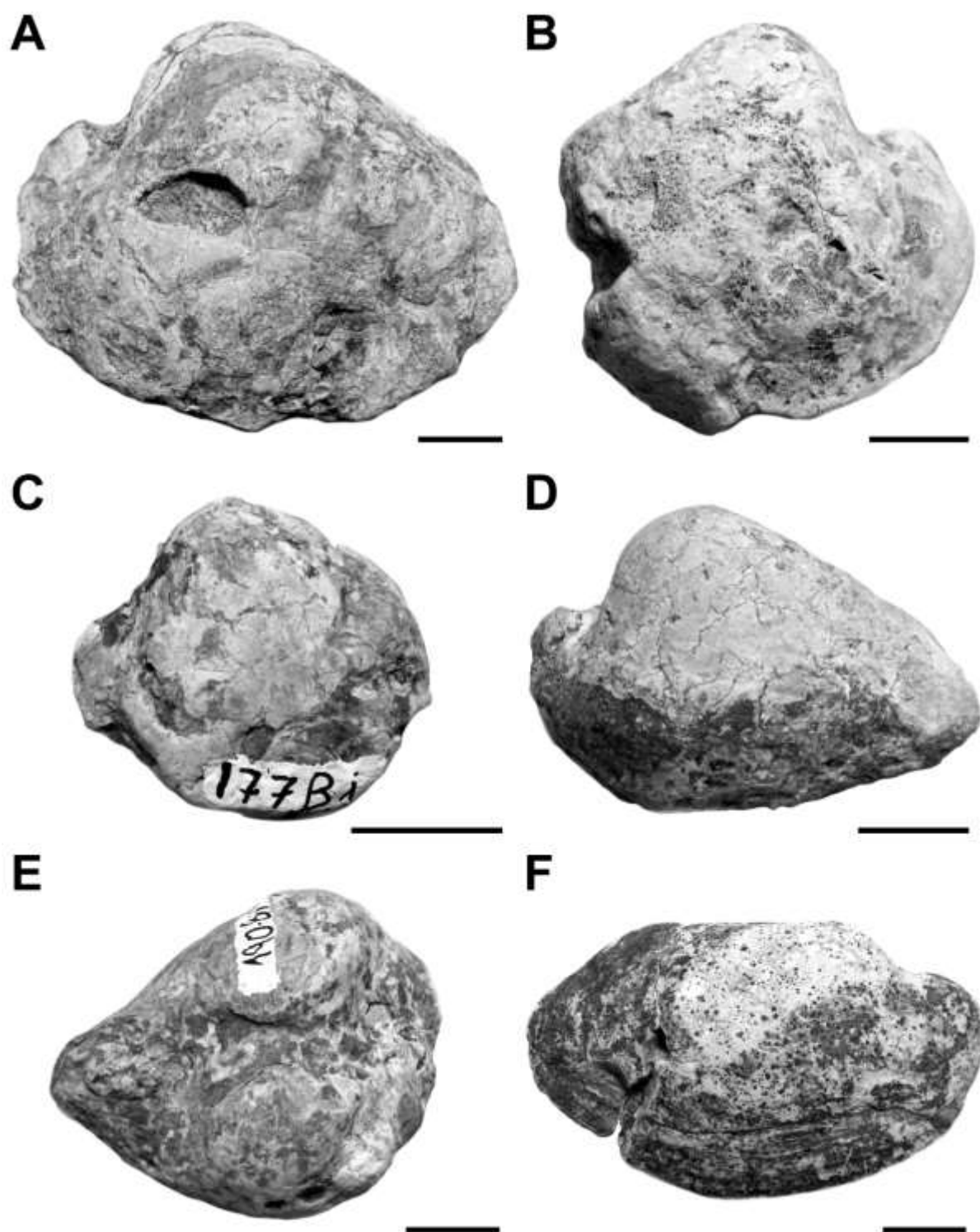


Figure 3 – Bivalves of the lower Cretaceous Itapecuru Formation, Parnaíba Basin, Maranhão, showing the pronounced shell morphology variation due to severe post-depositional valve deformation and weathering. A-E. Specimens of *Monginellopsis bellaradiata* (UFRJ-137, 171-IV, 177-I, 177-II and 190, respectively). A-D. Molds of left valves in which the external shell ornamentation has been completely worn-out during preservation and weathering. Note a well-preserved anterior adductor muscle scar in D. E. Closed articulated specimen, dorsal view, showing intense lateral, compressional deformation of the valves. Note the unpaired beaks. F. A deeply deformed and weathered

right valve, belonging to an unidentified species, showing the general morphology and faintly preserved growth lines in the ventral part of the valve (specimen UFRJ-210). Scale = 10 mm.

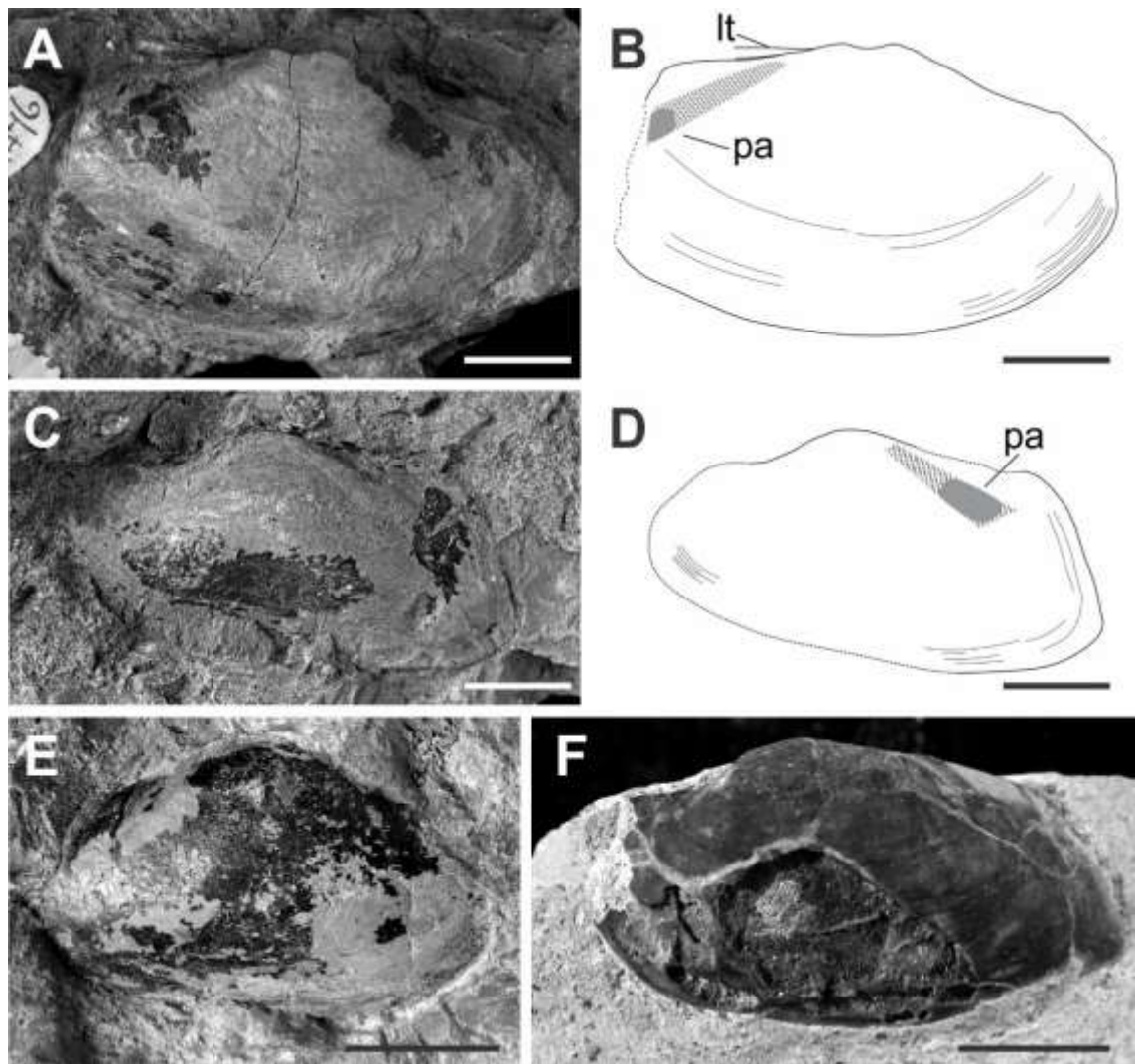


Figure 4 – Specimens of *Musculiopsis* sp. From the lower Cretaceous Salvador conglomerate, Recôncavo Basin, Bahia. A. Poorly preserved composite mold of a right valve, showing part of the posterior region of the hinge and associated posterior lateral tooth, specimen NHMUK-19476-B, from Pedra Furada, Bahia. B. Drawing of the same specimen, where the posterior tooth and ornamentation are visible. C. Composite mold, left valve, lateral view, with the posterior adductor muscle scar preserved, specimen NHMUK-19476-D, from Pedra Furada, Bahia. D. Drawing of the same specimen, note the posterior adductor muscle scar. E. Right valve, lateral view, a slightly compressed mold with remnants of the shell, specimen NHMUK-19476-C, from Pedra Furada, Bahia. F. A fragmented recrystallized shell of *Musculiopsis* sp., specimen MCT-5421, from Mont Serrat, Bahia. Explanation: pa – posterior adductor muscle scar, PII – lamellar posterior tooth. Scale = 10 mm.

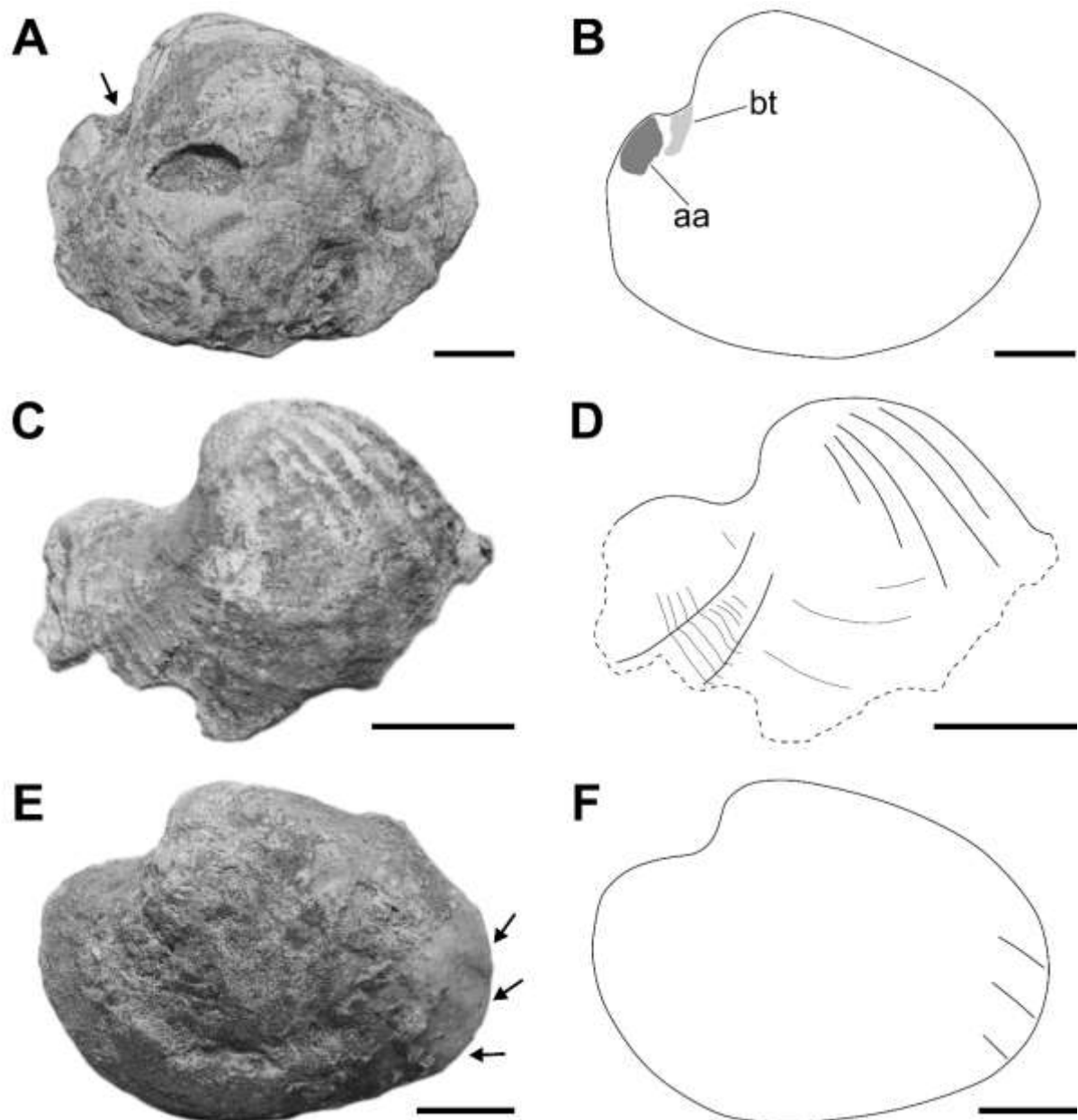


Figure 5 – Specimens of *Monginellopsis bellaradiata* from the lower Cretaceous Itapecuru Formation, Parnaíba Basin, Maranhão, Brazil. A. Poorly preserved internal mold of closed articulated specimen; lateral view of the left valve, showing a prominent buttress (arrowed), specimen UFRJ-137. B. Drawing of the same specimen showing the anterior adductor muscle scar and buttress. C. A fragmented left valve, composite mold, lateral view, displaying the typical shell ornamentation of *M. bellaradiata*, with well-defined, fold-like radial ribs, and the wavy pattern formed by irregularly spaced growth lines, crossing ribs and interspaces, specimen UFRJ-171-III. D. Drawing of the same specimen, note the external ornamentation. E. A poorly preserved left valve, composite mold, lateral view, showing the the fold-like ribs in the posteroventral part of the valve (arrowed), specimen UFRJ-171-V. F. Schematic drawings of the same specimen, note the signs of radial ornamentation in the shell margin. Explanation: aa – anterior adductor muscle scar, bt – buttress. Scale = 10 mm.

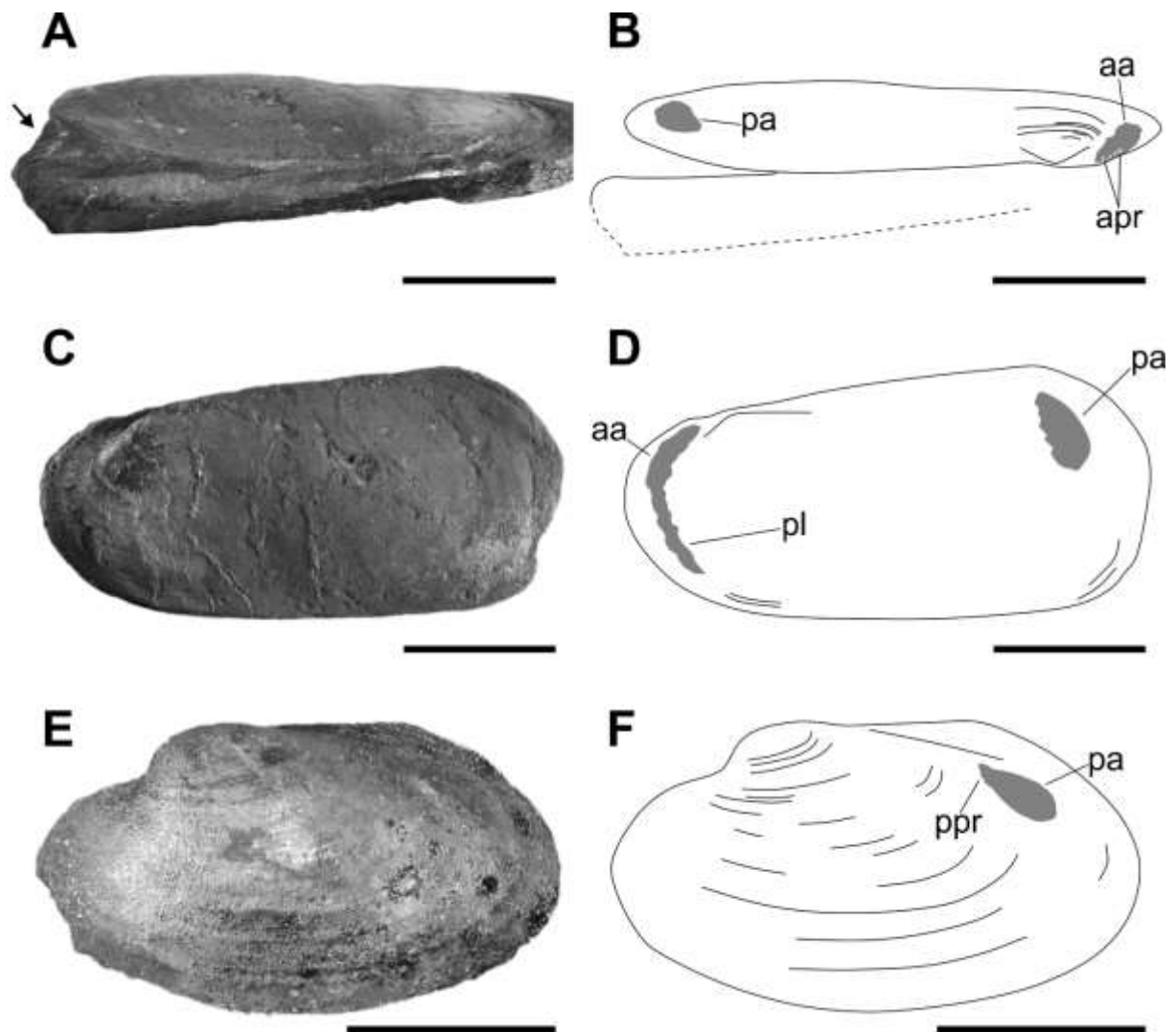


Figure 6 – A-D. Specimens of *Mycetopoda allporti* (White, 1887) and E-F. *Anodontites? hartti* (White, 1887) from the lower Cretaceous Salvador Conglomerate, Recôncavo Basin, Bahia, Brazil. A. Poorly preserved, composite mold of closed articulated specimen; dorsal view, showing a siphonal gap (arrowed), specimen MNB-2824. B. Drawing of the same specimen exhibiting the anterior and posterior muscle scars. C. Left valve, lateral view of specimen in A displaying general shell morphology. D. Schematics of C, highlighting the anterior and posterior adductor muscle scar, as well as partially preserved pallial line. E-F. Composite mold of a left valve, lateral view, showing the posterior adductor and protractor muscle scars, as well as irregularly spaced growth lines, specimen 2822. Explanation: aa – anterior adductor muscle scar, apr – anterior protractor muscle scar, pa – posterior adductor muscle scar, pl – pallial line, ppr – posterior protractor muscle scar. Scale = 10 mm.

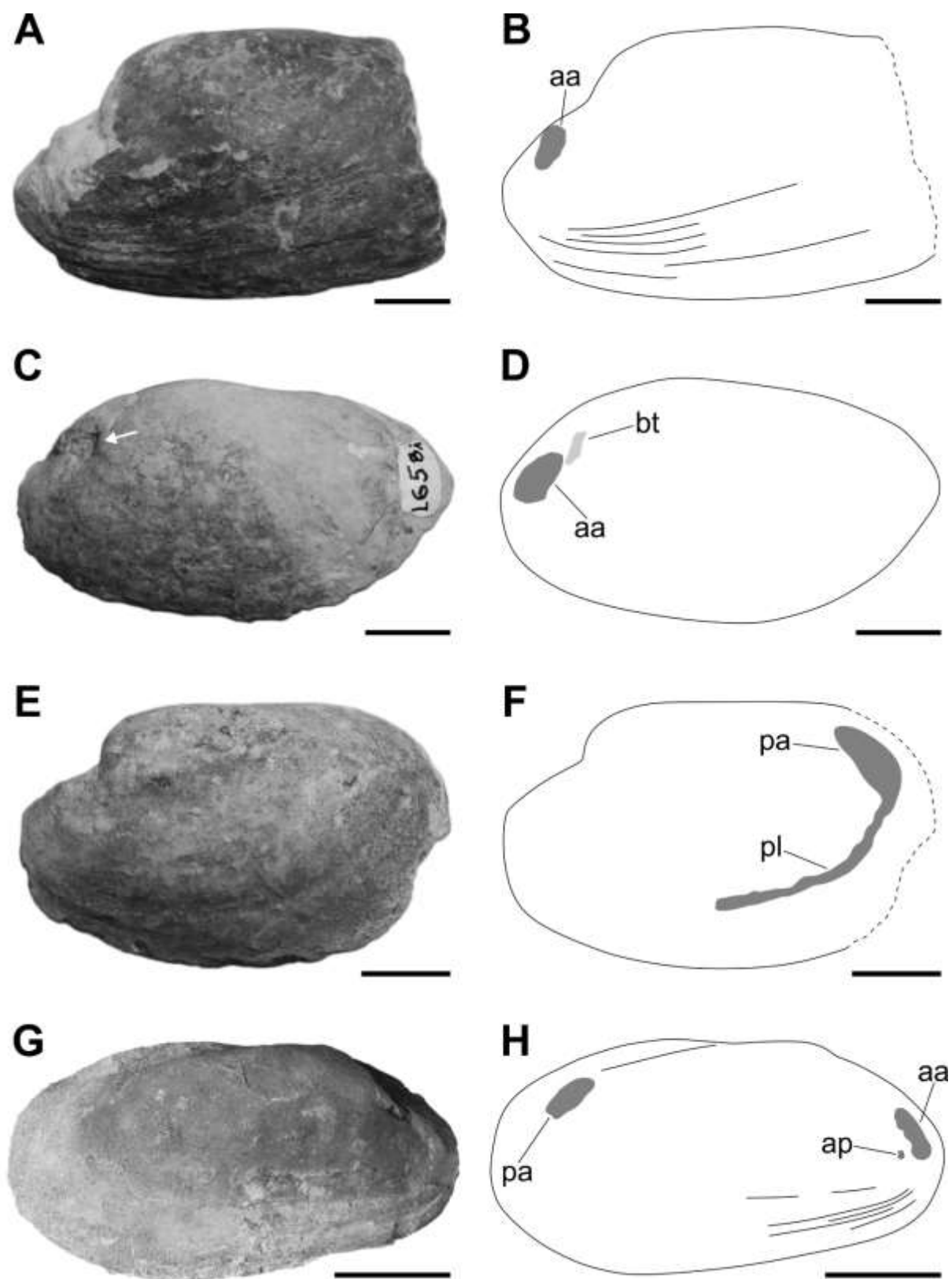


Figure 7 – A-F. Specimens of *Cratonaia novaolindensis* from the Lower Cretaceous Itapecuru Formation, Parnaíba Basin, Maranhão, Brazil. A. Fragmented composite mold, left valve, lateral view, showing the anterior adductor muscle scar, specimen UFRJ-165AI. B. Drawing of the same specimen highlighting the anterior adductor muscle scar. C, E. Poorly preserved internal molds with preserved adductor muscle scars and pallial lines, also

note the pronounced buttress in C (arrowed), specimens UFRJ-165AII and 172AII, respectively. D, F. Drawing of the same specimens note the preserved shell interior characters. G-H. Specimens of *Cratonaia* sp. From the Lower Cretaceous Salvador Conglomerate, Recôncavo Basin, Bahia, Brazil. Lateral view of internal mold, right valve, showing anterior adductor and protractor muscle scar and posterior adductor muscle scar, specimen MNB-2823. Explanation: aa – anterior adductor muscle scar, apr – anterior protractor muscle scar, bt – buttress, pa – posterior adductor muscle scar, pl – pallial line. Scale = 10 mm.

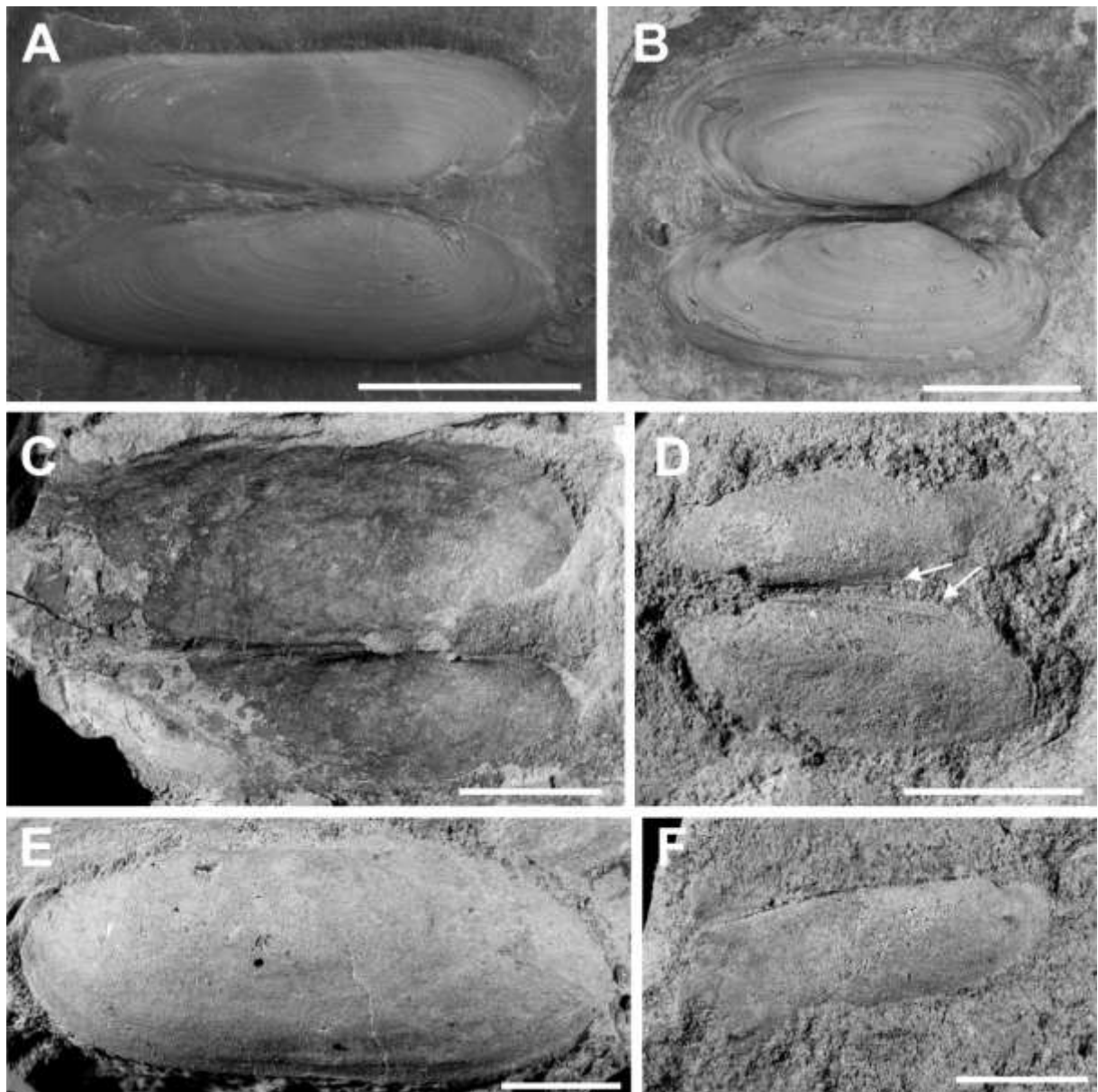


Figure 8 – Specimens of *Araripenaia elliptica* from two distinct lower Cretaceous strata from the northeastern Brazil. A. Splayed specimen showing the typical morphology and ornamentation of *A. elliptica*, DZP-1043, Aptian Crato Formation, Araripe Basin, Ceará. B. Composite mold of splayed specimen *A. elliptica*, DZP-19912, Aptian Crato Formation, Araripe Basin, Ceará. C. *A. elliptica*, internal mold, from the Aptian Marizal Formation, Tucano Basin, Bahia, MCT-3676. D. Internal mold of a specimen showing the typical butterflyed mode of preservation of *A. elliptica* shells, also note the elongate lamellar posterior lateral teeth (arrowed), Marizal Formation, Bahia, MCT-3677. E. Internal mold, left valve, lateral view, note the pallial line, Marizal Formation, Bahia, MCT-3673. F. Lateral view of a slightly compressed internal mold of right valve, Marizal Formation, Bahia, MCT-3675. Scale = 10 mm.

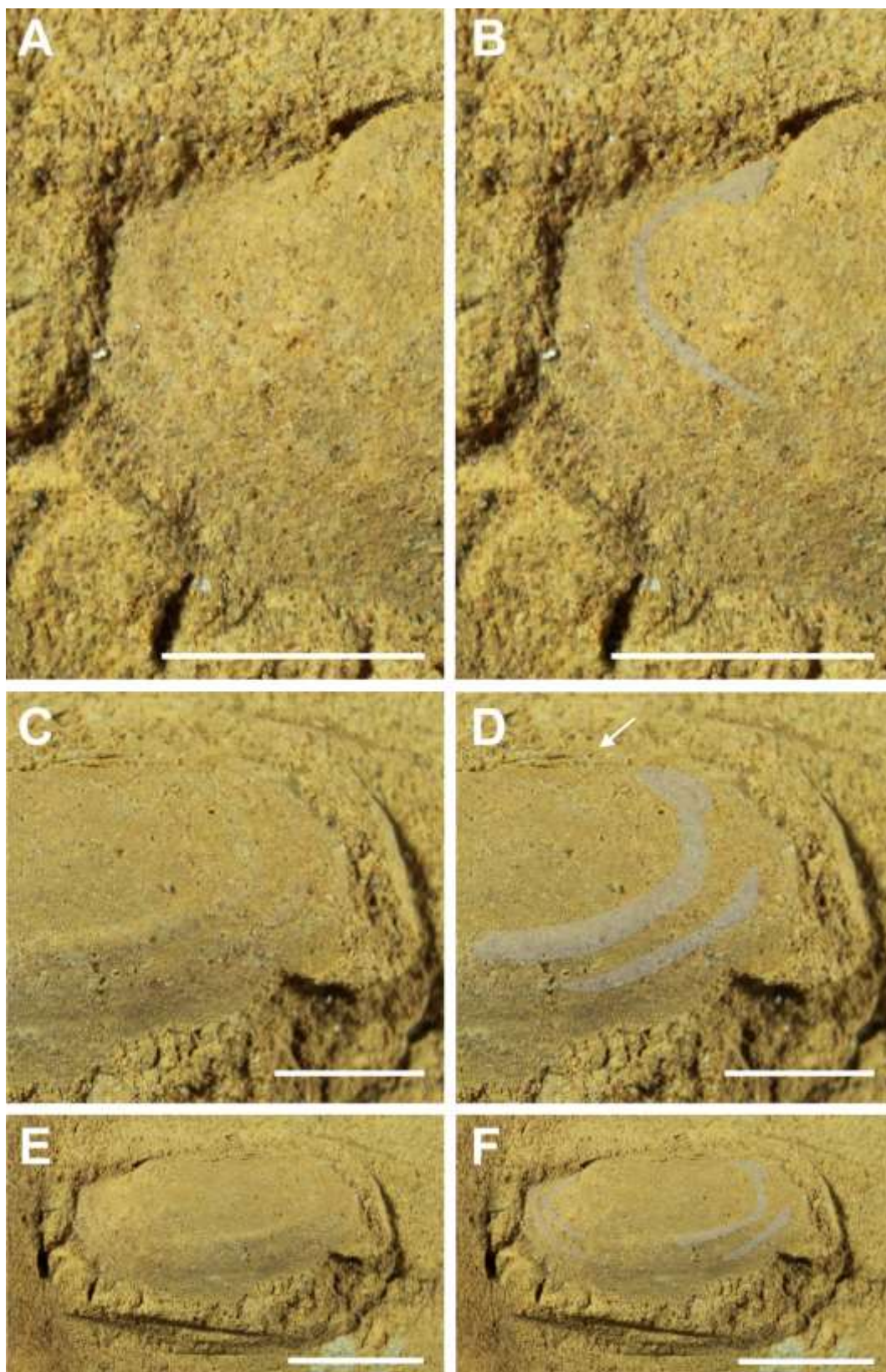


Figure 9 – Specimen of *Araripenaia elliptica* (MCT-3673) showing key anatomic features. A. Close-up of anterior part of shell. B. Drawings in gray highlight the faintly preserved anterior adductor muscle scar and pallial line. C. Close-up of posterior part of shell. D. Drawings in gray highlight faintly preserved posterior adductor muscle scar and pallial line. Note the lamellar posterior tooth (arrowed). E-F. General view of the specimen. Scale = 10 mm.

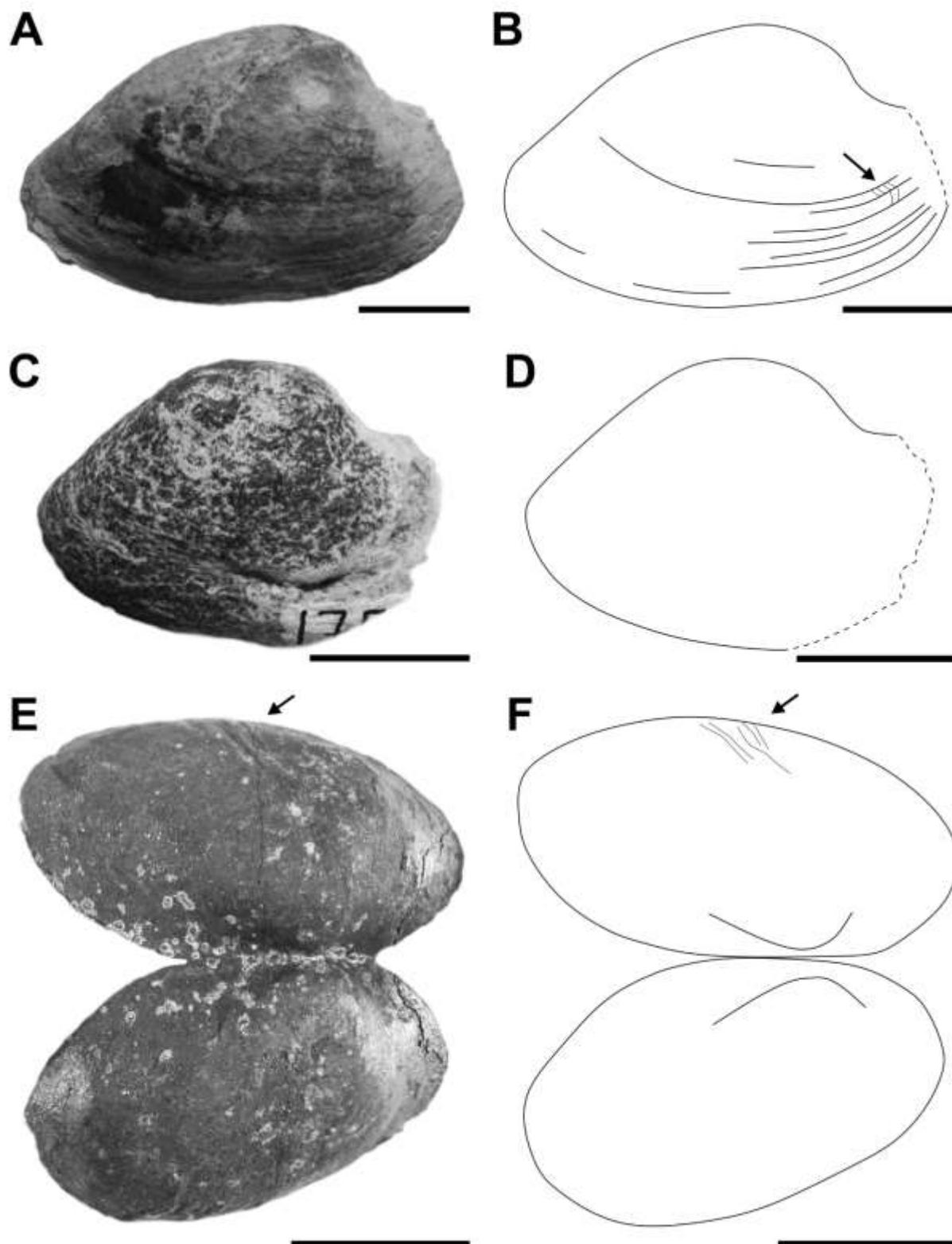


Figure 10 – A-D. Specimens of Gen et sp. indet. A from the lower Cretaceous Itapecuru Formation, Parnaíba Basin, Maranhão. A. Fragmented composite mold of a right valve keeping remnants of the shell, where the preserved ornamentation is visible, specimen UFRJ-167AI. B. Drawing of the same specimen, note the characteristic ornamentation (arrowed). C. A poorly preserved specimen, right valve, lateral view, specimen 175AIII. E-F. Specimens of Gen et sp. indet. B from the lower Cretaceous Salvador Conglomerate,

Recôncavo Basin, Bahia, Brazil. Composite mold of conjugated valves, lateral view, displaying general shell shape, MNB-2823. Scale = 10 mm.

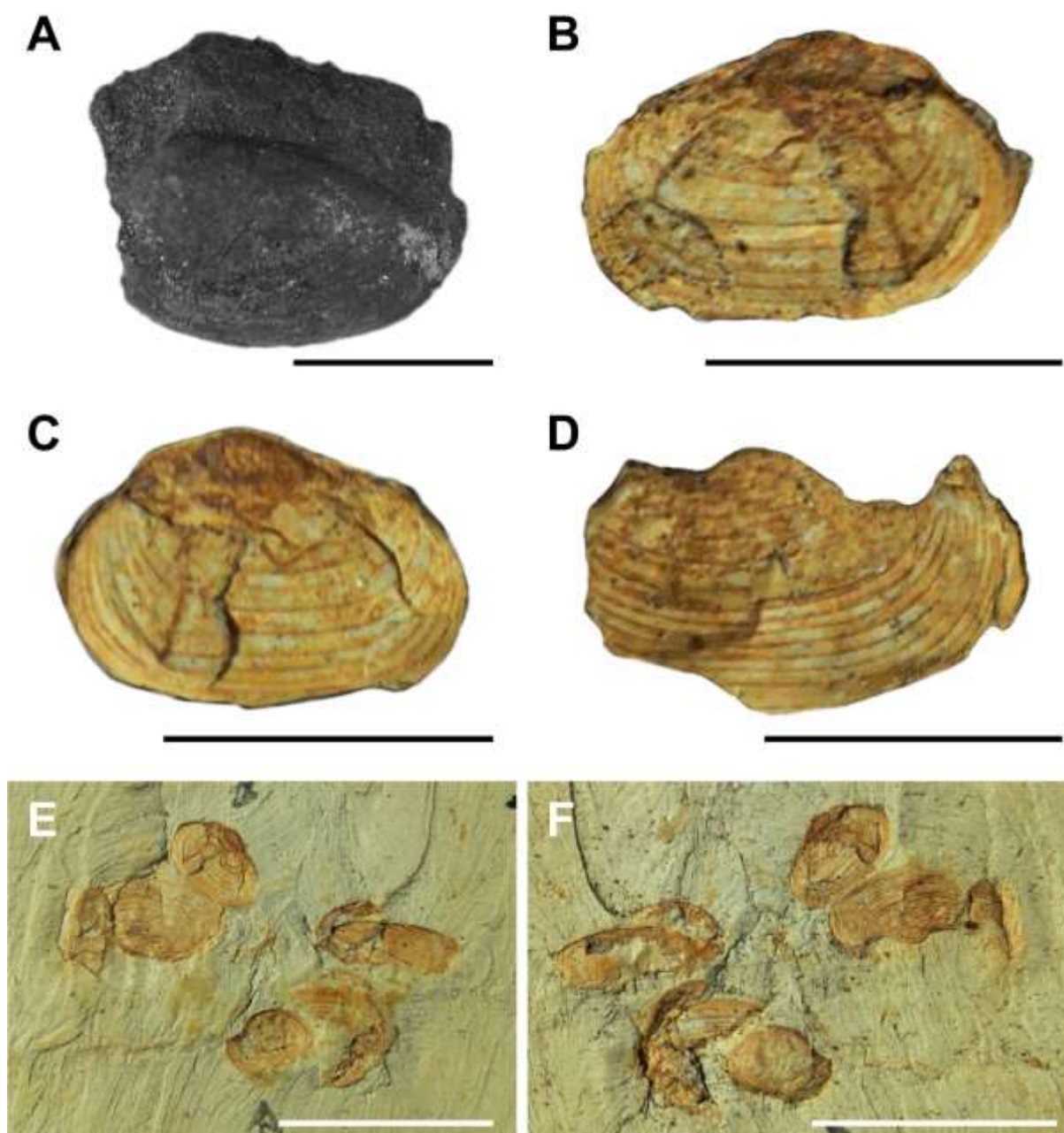


Figure 11 – A. Left valve of charred sample of *Sphaerium ativum*, specimen MNB-2820. Although heavily damaged by the fire, it is possible to observe that the general shell morphology and ornamentation virtually differs from other *S. ativum* specimens mentioned in Melo Junior and Oliveira (1939). B-F. Specimen MCT-3663I-II, originally assigned as *Sphaerium ativum* by Melo Junior and Oliveira (1939). B-C. Part and counterpart of the same individual, note strongly compression of the shells, their orange-brown color and the ornamentation of concentric growth lines. E-F. Part and counterpart of the full sample, consisting in a slab collected in Encantado Farm locality. All specimens strongly resemble spinicaudatans reported by Souza et al. (2022) and Voltani et al. (2023). Scale = 5 mm.