

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS E CIÊNCIAS EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS E MEIO AMBIENTE

**SISTEMÁTICA DOS BIVALVES (MOLLUSCA) DA FORMAÇÃO
CRATO (EOCRETÁCEO), NE DO BRASIL E SEU SIGNIFICADO
PALEOAMBIENTAL**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

VICTOR RIBEIRO DA SILVA

ORIENTADOR: PROF. DR. MARCELLO GUIMARÃES SIMÕES

Rio Claro – SP

2019

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Câmpus de Rio Claro

VICTOR RIBEIRO DA SILVA

SISTEMÁTICA DOS BIVALVES (MOLLUSCA) DA FORMAÇÃO CRATO
(EOCRETÁCEO), NE DO BRASIL E SEU SIGNIFICADO
PALEOAMBIENTAL

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
do Câmpus de Rio Claro, da Universidade
Estadual Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Mestre em Geociências e Meio Ambiente

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães
Simões

Rio Claro – SP

2019

S586s Silva, Victor Ribeiro da
Sistemática dos bivalves (Mollusca) da Formação Crato
(Eocretáceo), NE do Brasil e seu significado paleoambiental / Victor
Ribeiro da Silva. -- Rio Claro, 2019
166 f. : il., tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro
Orientador: Marcello Guimarães Simões

1. Zoologia Classificação. 2. Geologia estratigráfica Cretáceo. 3.
Bivalve (Molusco). I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.

VICTOR RIBEIRO DA SILVA

SISTEMÁTICA DOS BIVALVES (MOLLUSCA) DA FORMAÇÃO CRATO
(EOCRETÁCEO), NE DO BRASIL E SEU SIGNIFICADO PALEOAMBIENTAL

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
do Câmpus de Rio Claro, da Universidade
Estadual Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Mestre em Geociências e Meio Ambiente

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli

Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

Prof. Mario Luis Assine

Conceito: Aprovado

Rio Claro/SP, 27 de setembro de 2019

DEDICATÓRIA

Dedico o presente trabalho, em primeiro lugar, a todos aqueles que auxiliaram na realização do mesmo, seja direta ou indiretamente. Aos meu pais, Paula Simone Dias Ribeiro e Vilson Dutra da Silva, pelo suporte e paciência, através dos quais, mesmo sem compreender por completo o tortuoso caminho da carreira acadêmica, não tentaram, até o momento, interditar as ambições de seu único filho.

Aos indispensáveis camaradas Daniel Fernandes, Lucas Oliveira, Paulo Henrique de Vasconcelos, tanto pelas amizades que, de diferentes formas, tornaram-se verdadeiros pilares de estabilidade para o autor, bem como pelas estimulantes discussões científicas e filosóficas.

Aos membros da República Ressaca, pela grande hospitalidade, cumplicidade e todas experiências de convivência.

A Galileo Galilei, Giordano Bruno e tantos outros cientistas perseguidos e mortos pelo fundamentalismo, obscurantismo e ignorância que prevaleceram — e continuam a prevalecer — na “civilização” humana.

A Vincent van Gogh, Franz Schubert, Edgar Allan Poe e todos outros gênios das artes que morreram falidos, sem o mínimo reconhecimento de uma ordem social que só recompensa a produção mecânica de bens de consumo e despreza a criatividade.

Aos povos indígenas das etnias Shawandawa, Fulni-ô e Huni Kuin, que, através de suas medicinas, ensinamentos e tradições, foram capazes de proporcionar curas e experiências que ampliaram e ampararam enormemente os horizontes, a visão e a maneira de pensar do autor.

A todas as outras etnias nativas da América Latina, que foram — e são — espoliadas, exploradas, assassinadas, e seguem resistindo com admirável resiliência às excruciantes e humilhantes intempéries sociais às quais são sistematicamente submetidas.

A todos os camaradas que lutaram e lutam por uma sociedade mais justa, menos desigual e menos hostil às ideias progressistas, revolucionárias e criativas.

AGRADECIMENTOS

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

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

Dra. Suzana Aparecida Matos, pela enorme paciência e assistência oferecidas durante as diferentes fases de desenvolvimento do projeto;

Geólogo Filipe Giovanini Varejão que tanto colaborou com os levantamentos estratigráficos, análises de fácies sedimentares e coletas de campo, permitindo o preciso enquadramento das ocorrências fossilíferas estudadas em termos de posicionamento estratigráfico na sucessão sedimentar da Formação Crato;

Diversos membros do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva do Instituto de Biociências da UNESP Botucatu, pelas coletas em campo e discussões enriquecedoras que, mesmo indiretamente, influenciaram na evolução de um raciocínio científico;

Prof. Dr. Lucas Veríssimo Warren, cujo apoio científico, acolhimento e discussões diversas (da geologia à política), se mostraram de grande importância para a presente pesquisa e minha formação acadêmica;

Prof. Dr. Mário L. Assine, pela colaboração científica em diversas etapas da pesquisa, inclusive nos trabalhos de campo na Bacia do Araripe;

Geóloga Mariza Gomes Rodrigues tanto pelas colaborações diretas nos trabalhos de campo e gabinete, quanto pela fundamental hospitalidade, sem a qual a realização do curso de Mestrado não teria sido viável;

Todos os membros do Laboratório de Estudos Sedimentares e Tectono-Estratigráficos da UNESP de Rio Claro, que, assim como a equipe de cientistas do Câmpus de Botucatu, forneceram pequenas contribuições que inevitavelmente exerceram influência no trabalho;

Professor Franz Theodor Fürsich, que colaborou diretamente, tanto pessoalmente quanto à distância, com a elucidação da problemática envolvida e com a produção de todos os resultados da pesquisa;

Dr. Wagih Hannaa (Alemanha), Dra. Aleksandra Skawina (Polônia) e Dr. Dário G. Lazo (Argentina), todos especialistas em bivalves mesozoicos, cujos comentários, discussões e sugestões referentes à taxonomia da fauna de bivalves da Formação Crato se mostraram de grande importância para identificação dos táxons aqui preliminarmente descritos e/ou mencionados;

Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo financiamento parcial da pesquisa conduzida, na forma de Bolsa de Mestrado (processo nº 2017/22036-8);

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).

Those who compare the social organism with the animal body leave unconsidered the fact that men do not differ like various cells or organs, but only in degree of their capacity. [...]. While it is positively true that in the struggle for existence those animals that are strong, healthy and well survive; yet this does not happen under capitalist competition. Here victory does not depend upon perfection of those engaged in the struggle, but in something that lies outside of their body. [...]. It is not the personal qualities, but the possession of money that decides who the victor shall be in the struggle. [...]. It is the capitalist system that causes so many strong and healthy ones to succumb. [...]. Thus the Socialists prove that different from the animal world, the competitive struggle existing between men does not bring forth the best and most qualified, but destroys many strong and healthy ones because of their poverty, while those that are rich, even if weak and sick, survive.

ANTON PANNEKOEK, 1912, Ch. 5

How smooth must be the language of the whites, when they can make right look like wrong, and wrong like right.

BLACK HAWK, 1882, p. 30

The economic anarchy of capitalist society as it exists today is, in my opinion, the real source of the evil. [...]. I am convinced there is only one way to eliminate these grave evils, namely through the establishment of a socialist economy, accompanied by an educational system which would be oriented toward social goals.

ALBERT EINSTEIN, 1949, p. 59-61

One does not sell the earth upon which the people walk.

CRAZY HORSE in BROWN, 1970, p. 292

RESUMO

A Formação Crato, Aptiano, é uma das principais unidades litoestratigráficas da sucessão sedimentar mesozoica da Bacia do Araripe, NE do Brasil. A unidade é reconhecida por conter um dos mais importantes depósitos do tipo *Konservat-Lagerstätte* do Gondwana. Tais depósitos são representados por calcários laminados contendo fósseis excepcionalmente bem preservados. Investigações estratigráficas e paleontológicas, combinadas com mapeamento detalhado da unidade na borda Leste da Bacia do Araripe, tornaram possível o reconhecimento de um importante intervalo contendo siltitos e argilitos ricos em fósseis de moluscos (gastrópodes, bivalves e restos vegetais incarbonizados), com ampla distribuição lateral. O intervalo, com 0,3-2,25 m de espessura, é representado por camadas tabulares de lamitos acinzentados, intensamente bioturbados e intercalados em folhelhos, arenitos finos e fácies heterolíticas. No presente estudo são descritas, pela primeira vez, as espécies de moluscos bivalves encontradas nesta camada e discutidas as suas implicações paleoambientais e paleobiogeográficas. Espécimes foram coletados em quatro localidades distintas (i.e., Três Irmãos, Batateira, Caldas e Estiva), e foram posteriormente submetidos à minuciosa análise de caracteres-chave (e.g., cicatrizes musculares, charneira e ornamentação). São descritos dois novos gêneros (*Cratonaia* gen. nov. e *Araripenaia* gen. nov.), pertencentes a Silesunionoidea Skawina e Dzik, 2011 e Trigonioideoidea Cox, 1952, respectivamente. Ambos os gêneros são monoespecíficos e representados pelas novas espécies *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. e *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov., respectivamente. O gênero *Monginella* aparentemente também está presente, e representado pela nova espécie *?Monginella bellaradiata* sp. nov. Tal gênero é típico das assembleias de moluscos cretáceos do norte da África. Assim sendo, são registradas a primeira ocorrência de membros da Subordem Silesunionidina Skawina e Dzik, 2011 e da Superfamília Trigonioideoidea para o Cretáceo Inferior da América do Sul. Os fósseis estudados são representados, em geral, por moldes compostos com variável qualidade de preservação. Estão comumente preservados com valvas articuladas (abertas ou fechadas), sugerindo curto transporte lateral (i.e., fauna autóctone a parautóctone). As características paleoautoecológicas da fauna, com bivalves escavadores rasos ou de semi-infauna, suspensívoros, e as observações estratigráficas e sedimentológicas disponíveis sugerem que o ambiente deposicional ocupado pelos moluscos constituía uma imensa planície lamosa de uma laguna de águas doces a salobras. Isso significa que a camada fossilífera rica em bivalves registra mudanças ambientais em larga escala, representando evento regional de curta duração, imediatamente após a deposição dos calcários laminados, indicativos de condições lacustres hipersalinas. Finalmente, a possível presença de bivalves da superfamília Trigonioideoidea, família Plicatounionidae Chen, 1987, permite estabelecer relações com assembleias de moluscos do Aptiano do norte da África, mais especificamente dos depósitos Barremianos-Aptianos do Grupo Djoua, Argélia.

Palavras-chave: Sistemática, Ambiente Lagunar, Cretáceo, Bacia do Araripe, Formação Crato, Mollusca, Bivalvia.

ABSTRACT

The Aptian Crato Formation is one of the main lithostratigraphic units of the Mesozoic sedimentary succession of the Araripe Basin, northeastern Brazil. This unit is widely known for containing one of the main *Konservat-Lagerstätte* deposits of the Gondwana. Such deposits are represented by laminated limestones enclosing exceptionally well-preserved fossils. Stratigraphic and paleontological investigations, combined with detailed mapping of the unit in the eastern border of the Araripe Basin, enabled the recognizing of a key interval encompassing shell-rich siltstones and claystones, with wide lateral distribution. The 0.3–2.25-m-thick interval is represented by tabular layers of intensely bioturbated grayish mudstones, intercalated in shales, fine sandstones and heterolithic facies. In this study, for the very first time, bivalve molluscs found within this layer are described, and their paleoenvironmental and paleobiogeographic implications are discussed. Specimens have been collected in four different locations (i.e., Três Irmãos, Batateira, Caldas and Estiva), and then submitted to careful analyses of key morphological characters (e.g., muscle scars, hinge and ornamentation). Two new genera are herein described (*Cratonaia* gen. nov. and *Araripenaia* gen. nov.), each one of them belonging to the superfamilies Silesunionoidea Skawina and Dzik, 2011 and Trigonioideoidea Cox, 1952, respectively. Both genera are monospecific and represented by the new species *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. and *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. The genus *Monginella* also seems to be present, represented by the new species *?Monginella bellaradiata* sp. nov. This genus is typical of north African cretaceous mollusc assemblages. Therefore, bivalves of both the suborder Silesunionidina Skawina and Dzik, 2011 and the superfamily Trigonioideoidea are recorded for South American Early Cretaceous deposits for the first time. The studied fossils are generally represented by composite molds with variable preservation quality. They are commonly preserved with articulated valves (closed or splayed), suggesting short lateral transportation (i.e., autochthonous to parautochthonous fauna). The predominantly shallow-burrowing, or semi-infaunal, suspensivorous fauna paleoautoecological attributes, along with the available stratigraphic and sedimentological observations, suggest that the depositional environment inhabited by these molluscs consisted in a huge muddy flat of a freshwater to brackish lagoon. This means that the bivalve-rich fossiliferous layer records large-scale environmental changes, representing a short-timed event, immediately after the deposition of the laminated limestones, which, in turn, are an indicative of hypersaline lake conditions. Finally, the potential presence of the bivalve family Plicatounionidae Chen, 1987, may suggest affinities with mollusc assemblages from the Aptian of north Africa, more specifically, with Barremian-Aptian deposits of the Djoua Group, Algeria.

Keywords: Systematics, Lagoon Environment, Cretaceous, Araripe Basin, Crato Formation, Mollusca, Bivalvia.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
1.1 Os fósseis da Bacia do Araripe	12
1.2 Motivação: Por Que Estudar os Bivalves Cretáceos da Formação Crato, Bacia do Araripe?	13
1.3 Problemática Envolvida e Hipótese de Trabalho	15
1.4 Justificativa	16
1.5 Objetivos	16
1.5.1 Objetivos gerais	16
1.5.2 Objetivos específicos	17
1.6 Organização da Dissertação	17
1.6.1 Apêndice A. The “Três Irmãos” Bed, a key regional stratigraphic marker bed from the Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil	18
1.6.2 Apêndice B. <i>Cratonaia novaolindensis</i> gen. et sp. nov.: an exceptional bivalve (<i>Silesunionidina</i> Skawina and Dzik, 2011) from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil	18
1.6.3 Apêndice C. First record of trigonioidids (<i>Unionida</i> bivalves) from the Brazilian Cretaceous (Aptian Crato Formation, Araripe Basin)	19
2 CONTEXTO GEOLÓGICO	20
2.1 Aspectos Gerais da Área de Estudo	20
2.2 Formação Crato, Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe: Breve Histórico e Aspectos Geológicos da Unidade	24
2.3 Seção Estudada na Localidade de Nova Olinda, CE	27
3 MATERIAIS E MÉTODOS	32
3.1 Atividades de Campo	32
3.2 Atividades de Laboratório	32
3.2.1 Preparação das amostras	33
3.2.2 Moldagem dos espécimes	33
3.2.3 Fotodocumentação	34
3.2.4 Ilustração e confecção de pranchas	34
3.2.5 Análise taxonômica	34
4 RESULTADOS	36
4.1 A Camada “Três Irmãos”, Uma Camada-Chave para Correlações Estratigráficas Regionais na Formação Crato, Bacia do Araripe, NE do Brasil	36
4.2 <i>Cratonaia novaolindensis</i> gen. et sp. nov.: Um Excepcional Bivalve (Subordem <i>Silesunionidina</i>) do Cretáceo Inferior da Formação Crato, Bacia do Araripe, NE do Brasil	37

4.3 Primeiro Registro de Trigonioideoidea (Bivalves Unionida) do Cretáceo Brasileiro (Formação Crato, Aptiano, Bacia do Araripe)	38
5 DISCUSSÃO	40
6 CONCLUSÃO	45
REFERÊNCIAS	48
APÊNDICE A ^{5,6}	58
The “Três Irmãos” Bed, a key regional stratigraphic marker bed from the Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil	58
APÊNDICE B ^{7,8}	82
Cratonaia novaolindensis gen. et sp. nov. (Unionida: Silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications on the early evolution of freshwater mussels ..	82
APÊNDICE C ^{9,10}	128
First record of Trigoniodids (Unionida bivalves) from the Brazilian Cretaceous (Aptian Crato Formation, Araripe Basin)	128

1 INTRODUÇÃO

1.1 Os fósseis da Bacia do Araripe

Situada na região nordeste do Brasil, a bacia sedimentar do Araripe se estende por aproximadamente 9.000 km² (CATTO et al., 2016), ocupando parte dos territórios dos estados do Ceará, Pernambuco e Piauí. A geologia da bacia vem sendo estudada desde o século XIX (CARVALHO; SANTOS, 2005), e, desde então, diferentes descrições e interpretações estratigráficas e paleoambientais, bem como datações, foram produzidas (veja, por exemplo, MAISEY, 1991; ASSINE, 1992; MARTILL, 1993; VIANA; NEUMANN, 2002; CARVALHO; SANTOS, 2005; ASSINE, 2007; MARTILL et al., 2007a; ASSINE et al., 2014; ARAI, 2016; CATTO et al., 2016). Trata-se de uma das importantes localidades fossilíferas do Mesozoico do Brasil e do mundo, abrigando um impressionante arquivo da biodiversidade cretácea. Conforme sugerido por vários autores (MAISEY, 1991; MARTILL et al., 2007a; WARREN et al., 2016), a espetacular preservação dos fósseis, e sua abundância em determinados estratos, foram propiciadas por condições ambientais e diagenéticas singulares, em determinados intervalos, durante a evolução geológica da bacia (OSÉS et al., 2017; VAREJÃO et al., 2019), que se desenvolveu concomitantemente à abertura do Oceano Atlântico e ao desmantelamento do supercontinente Gondwana.

Os estudos paleontológicos na Bacia do Araripe tiveram início com a chegada da comitiva da arquiduquesa da Áustria, e futura Imperatriz Consorte do Brasil, Maria Leopoldina, no início do século XIX. Entre os cientistas que a acompanhavam, estavam presentes Johann Baptist von Spix e Karl Friedrich Philipp von Martius, dois membros da Academia de Ciências de Munique que, por sua vez, realizaram uma viagem exploratória pelo Brasil, tendo como resultado a publicação do livro *Reise in Brasilien*, onde consta a primeira ilustração de um peixe fóssil advindo da Bacia do Araripe (CARVALHO; SANTOS, 2005; SPIX; MARTIUS, 1854).

Durante o século XIX, mais estudos foram conduzidos por naturalistas, merecendo destaque as descrições de peixes fósseis do cientista suíço Louis Agassiz. Seu trabalho foi pioneiro em classificar as camadas fossilíferas como sendo de idade cretácea (AGASSIZ, 1833). Ictiofósseis continuaram a ser o foco quase exclusivo dos estudiosos da Bacia do Araripe até a metade do século XX (COPE, 1871;

WOODWARD, 1887; 1890; JORDAN; BRANNER, 1908; D'ERASMO, 1938; DUNKLE, 1940; SILVA-SANTOS, 1945; 1947; 1958; 1960).

Na década de 70, diversos trabalhos jogaram luzes às impressionantes diversidades faunística e florística contidas nas camadas fossilíferas do Grupo Santana. Foram descritas várias espécies de plantas (DUARTE; JAPIASSU, 1971; SILVA, 1975; LIMA, 1978), centenas de artrópodes (BATE, 1972; SILVA, 1978a, 1978b; SILVA; ARRUDA, 1976), e diferentes grupos de peixes (SILVA-SANTOS, 1970; 1971; TAVERNE, 1974; 1976; WENZ, 1977), tartarugas e pterossauros (PRICE, 1971; 1973; WELLNHOFER, 1977).

Somente a partir da década de 80 e, mais recentemente (vide OSÉS et al., 2017; VAREJÃO et al., 2019), a Formação Crato, em particular, começa a se destacar como fonte de fósseis preservados de modo extraordinário. Desta época, são famosas as descrições de diversos artrópodes (CAMPOS, 1986; PINTO; PURPER, 1986; BRITO, 1987; MARTINS-NETO, 1987; 1988a; 1988b; MARTINS-NETO; VULCANO, 1988; 1989a; 1989b), uma pena de ave (MARTINS-NETO; KELLNER, 1988) e um anuro (KELLNER; CAMPOS, 1986). O reconhecimento da preservação excepcional dos fósseis encontrados na sucessão de calcários laminados característicos desta formação geológica, permitiu que estes depósitos fossem classificados como sendo do tipo *Konservat-Lagerstätte* (sensu SEILACHER, 1970; SEILACHER et al., 1985), isto é, depósitos contendo fósseis extraordinariamente bem preservados, por vezes incluindo tecidos moles conservados (e.g., SCHWEITZER et al., 2007; MALDANIS et al., 2016) e, portanto, capazes de prover informações paleobiológicas relevantes.

1.2 Motivação: Por Que Estudar os Bivalves Cretáceos da Formação Crato, Bacia do Araripe?

Apesar do longo histórico de pesquisas paleontológicas na Bacia do Araripe, em especial no Grupo Santana, esses estudos foram concentrados nos fósseis provenientes dos depósitos de calcários laminados da Formação Crato e concreções carbonáticas da Formação Romualdo, em detrimento de outros intervalos estratigráficos também fossilíferos.

Especialmente, no que se refere à malacofauna do Grupo Santana em específico, existe maior conhecimento acerca daqueles provenientes da Formação

Romualdo (destaque para os trabalhos de BEURLÉN, 1969; 1966, MABESOONE; TINOCO, 1973 e PEREIRA et al., 2016) do que os da Formação Crato. Esta última recebe a primeira menção da presença de bivalves em estudo conduzido por Beurlén (1963), limitando-se, no entanto, somente a citá-los.

Outras citações interessantes são as de Martill et al. (2005) e Martill (2007), onde é relatada a presença de bivalves unionídeos na Formação Crato, em um estrato não pertencente aos calcários laminados da sucessão sedimentar. De acordo com Martill (2007), tais bivalves seriam provenientes de um lamito situado acima do “Membro Nova Olinda”. Chama-se atenção para o fato de que nenhum desses autores realizou uma descrição detalhada e/ou ilustração, algo bastante peculiar para o Cretáceo brasileiro, visto que a fauna de bivalves fósseis deste período foi extensamente estudada em outras bacias, contando com trabalhos clássicos como os de White (1887) e Maury (1925; 1937).

Em breve nota, Barbosa et al. (2004) chegaram a mencionar a ocorrência inédita de quatro formas de bivalves encontrados na Formação Crato. Os fósseis foram registrados em quatro diferentes níveis da unidade, na porção leste da Bacia do Araripe (i.e., estado do Ceará), incluindo, da base para o topo da unidade: o perfil do rio da Batateira, na cidade do Crato, e os afloramentos das pedreiras Caldas, do André e Pedra Branca, em Nova Olinda. Os autores se referem à presença de *Yoldia* Möller, 1842, *Barbatia* Gray, 1842, *Pseudohyria* Morris, 1936 e *Malletia* Desmoulins, 1832. Esses bivalves são apenas citados novamente — e precariamente figurados — em Bruno e Hessel (2006) e Neta et al. (2017), ou seja, mesmo após mais de uma década do comunicado original de Barbosa et al. (2004), não receberam, até o momento, qualquer tratamento ou descrição formal.

O aspecto mais notável dessas ocorrências, em especial daquelas registradas na seção aflorante na área das pedreiras de Nova Olinda, diz respeito ao fato dos bivalves ocorrerem acima do nível de calcários laminados tão característicos da Formação Crato. Esses calcários foram originados durante eventos transgressivo-regressivos, associados à expansão e contração de imenso sistema lacustre (NEUMANN, 1999), desenvolvida em associação à abertura do Oceano Atlântico. Admiravelmente, das quatro formas mencionadas por Barbosa et al. (2004), apenas *Pseudohyria* não é marinha. Nesse sentido, os bivalves da Formação Crato são extremamente relevantes para o entendimento de questões paleoambientais,

paleoecológicas e paleobiogeográficas do nordeste brasileiro, em momento anterior à deposição das formações Ipubi e Romualdo.

1.3 Problemática Envolvida e Hipótese de Trabalho

O presente trabalho teve como finalidade central a pioneira descrição formal da fauna de bivalves da Formação Crato, bem como a interpretação de seu significado paleoambiental, somado a um conjunto de dados obtidos através de detalhadas observações estratigráficas e sedimentológicas da unidade. Por meio destas análises, tornou-se possível uma descrição mais precisa e detalhada do histórico deposicional da unidade, cuja necessidade de profunda reavaliação é evidenciada pelo sistemático foco exclusivo nos calcários laminados *Konservat-Lagerstätte* da unidade, muitas vezes ignorando a verdadeira complexidade envolvida no passado geológico completo da Formação Crato.

Em se tratando especificamente dos bivalves fósseis desta unidade, já foram aqui mencionados os escassos trabalhos que citam a possível presença de “unionoides” em camadas não pertencentes aos famosos calcários laminados (BEURLIN, 1963; MABESOONE; TINOCO, 1973; MARTILL et al., 2005; 2007a; SALES, 2005). No entanto, devido à completa ausência de ilustrações e descrições detalhadas dos mesmos, assim como o fato de outros trabalhos apontarem para a presença de uma malacofauna marinha na Formação Crato (BARBOSA et al., 2004; BRUNO; HESSEL, 2006), autores chegaram ao ponto de considerar as afirmações acerca da presença destes “unionoides” como provavelmente errôneas (VAN DAMME et al., 2015).

É neste contexto de lacunas taxonômicas que se insere o presente estudo, o qual, mediante inédita análise pormenorizada destes fósseis, foi capaz de, pela primeira vez, alocá-los da maneira mais precisa possível dentro de categorias taxonômicas abaixo de Família, corroborando assim as observações prévias antes consideradas errôneas por Van Damme et al. (2015). Essas descobertas, concatenadas ao arcabouço de dados estabelecido por observações sedimentológicas de detalhe (vide VAREJÃO, 2019), forneceram importantes informações acerca dos ambientes deposicionais que sucederam o sistema lacustre hipersalino associado aos calcários laminados da Formação (CATTO et al., 2016; WARREN et al., 2016; VAREJÃO et al., 2019).

1.4 Justificativa

Em 1994, o Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões teve a oportunidade de, pela primeira vez, visitar a Bacia do Araripe, a convite da Prof.^a Dr.^a Eva Batista Caldas, do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Ceará (UFC). Durante os trabalhos de campo no município do Crato, foram encontrados bivalves fósseis em folhelhos cinza-esverdeados na Formação Crato, pertencentes à sucessão do Rio da Batateira. Bivalves similares também já estavam disponíveis em uma pequena coleção do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Ceará. Esses bivalves foram doados ao Laboratório de Paleozoologia Evolutiva do Instituto de Biociências de Botucatu (IBB), UNESP, onde foram incorporados à coleção de invertebrados fósseis, porém, por diversas razões, nunca haviam sido estudados. Mais recentemente, nos anos de 2015 e 2016, durante os trabalhos de campo relativos ao Projeto CNPq 401039/2014-15, foram revisitados os afloramentos da Formação Crato na área de exploração dos calcários laminados no município de Nova Olinda, Ceará (CE). Em abril de 2017, juntamente com o Prof. Franz Theodor Fürsich, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, e a pós-doutoranda Suzana Aparecida Matos, IBB/UNESP, foram coletados diversos espécimes de bivalves e gastrópodes na sucessão sedimentar acima dos calcários laminados. A coleção, atualmente, contém mais de duas centenas de exemplares, vários deles relativamente bem preservados, representados por moldes internos, externos e compostos. É, certamente, a maior coleção de bivalves da Formação Crato disponível em universidades do Sudeste e Sul do Brasil. Mais importante ainda, os fósseis provêm das mesmas camadas reportadas por Barbosa et al. (2004).

Dito isso, e levando em consideração a relevância paleontológica destes animais, somada ao fato de nunca terem sido formalmente descritos, ou nem mesmo interpretados de maneira apropriada na literatura até o momento, justifica-se o trabalho de análise taxonômica realizado, bem como as interpretações de natureza paleoambiental.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivos gerais

O presente estudo visa, primeiramente, descrever formalmente os bivalves da Formação Crato, Eocretáceo, da Bacia do Araripe, a partir de exemplares

provenientes de quatro localidades principais: as sucessões sedimentares da Pedreira Três Irmãos; do Rio da Batateira; da Mina Caldas; e de Estiva (vide apêndices). Além disso, visou fornecer dados sedimentológicos que permitiram interpretar a gênese das camadas portadoras dos fósseis em termos de processos e produtos sedimentares. Finalmente, objetivou lançar luz sobre as condições paleoambientais reinantes nos sistemas deposicionais da Formação Crato, durante o intervalo representado pelas camadas fossilíferas localizadas acima do principal banco de calcários laminados da unidade.

1.5.2 Objetivos específicos

O presente estudo visa, especificamente:

- a. Através da realização de procedimentos paleontológicos padrão e pormenorizada análise de caracteres-chave, a classificação taxonômica dos bivalves da Formação Crato a nível de gênero e espécie;
- b. A descrição da importante camada estratigráfica situada imediatamente acima dos calcários laminados da Formação Crato, de onde os fósseis analisados foram coletados;
- c. A partir da obtenção destes resultados, realizar uma avaliação de suas consequentes implicações paleoambientais.

1.6 Organização da Dissertação

A presente dissertação está organizada em duas partes principais, sendo a primeira delas o documento em si, aqui apresentado sob a forma clássica dos itens “Introdução”, “Contexto Geológico”, “Materiais e Métodos”, “Resultados”, “Discussão”, e “Considerações Finais”; e a segunda, na forma dos Apêndices A, B e C, cada um deles contendo um artigo científico produzido a partir dos dados obtidos durante o período de pesquisa aqui abrangido que, por sua vez, compõem um sólido arcabouço de dados que contribuem grandemente para a elucidação das questões associadas à composição da malacofauna de bivalves da Formação Crato, bem como à natureza deposicional de intervalos contendo os fósseis destes bivalves dentro da unidade. Adiante, serão apresentados três subitens explicativos acerca do conteúdo de cada um dos Apêndices.

1.6.1 Apêndice A. The “Três Irmãos” Bed, a key regional stratigraphic marker bed from the Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil

Este apêndice apresenta dados obtidos através de minuciosa análise estratigráfica, bem como mapeamento de toda a Formação Crato ao leste da Bacia do Araripe (vide VAREJÃO, 2019). Tais investigações evidenciaram a existência de um notável intervalo rico em fósseis de bivalves, e que representa um importante episódio no passado geológico da unidade. O objetivo central deste apêndice é explicitar a importância do referido intervalo, propondo uma definição formal do mesmo como “Camada Três Irmãos”; uma camada-chave persistente por dezenas de quilômetros e de grande importância para a correlação regional durante o Aptiano. Além disso, destaca-se a relevância de uma ampla e abrupta alteração ambiental que teria se dado posteriormente à deposição dos insígnies calcários laminados da unidade.

O texto integral deverá ser submetido ao periódico *Brazilian Journal of Geology*.

1.6.2 Apêndice B. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (Unionida: Silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications on the early evolution of freshwater mussels

Neste apêndice, traz-se à tona o primeiro registro de bivalves da subordem Silesunionidina na América do Sul. Esta seria ainda a ocorrência mais recente da história do grupo que, até então, seria reconhecido apenas para o Triássico da Austrália, África, Europa e, possivelmente, Índia. Através de uma minuciosa investigação de caracteres-chave, tais como cicatrizes musculares, morfologia da charneira e ornamentação, é também proposta uma nova espécie, denominada *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. Trata-se de uma descoberta inédita que traz consigo diversas informações paleoambientais, baseadas na paleoautoecologia dos indivíduos pertencentes à subordem Silesunionidina. Além disso, a ocorrência deste táxon no Eocretáceo Sul-americano indica que a musculatura de bivalves mesozoicos dulciaquícolas necessita ser precisamente descrita para que seja possível uma alocação a nível de família.

Este texto foi submetido para ao periódico *Cretaceous Research*, Elsevier.

1.6.3 Apêndice C. First record of trigoniodids (Unionida bivalves) from the Brazilian Cretaceous (Aptian Crato Formation, Araripe Basin)

O apêndice detalha a primeira ocorrência de membros da superfamília Trigonioideoidea no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe. Cerca de 172 espécimes foram examinados em assembleias fossilíferas amostradas na borda leste da bacia. A análise pormenorizada dos principais caracteres morfológicos das conchas indicaram que pelo menos dois novos táxons estão presentes. Dito isso, são propostas as novas espécies *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. e *Monginella bellaradiata* sp. nov. No momento, seguimos trabalhando nestes fósseis, visto que sua identificação precisa tem implicações paleogeográficas importantes. A possível presença destes táxons na unidade, além de dialogar diretamente com os dados obtidos nos dois apêndices anteriores, permite estabelecer relações com assembleias fossilíferas cretáceas do norte africano. Ademais, este registro estende a distribuição paleogeográfica da superfamília Trigonioideoidea para o nordeste do território Sul-americano.

O referido apêndice foi submetido ao periódico científico *Geobios*, Elsevier.

2 CONTEXTO GEOLÓGICO

2.1 Aspectos Gerais da Área de Estudo

O registro geológico do mesozoico da Bacia do Araripe (Fig. 1) é caracterizado por quatro sequências estratigráficas, a saber: (1) pré-rifte (Andar Dom João); (2) rifte (Andar Rio da Serra); (3) pós-rifte I (Andar Alagoas, Aptiano) e (4) pós-rifte II (Albiano/Cenomaniano) (ASSINE, 2007). As sequências pós-rifte recobrem em discordância angular unidades das sucessões mais antigas ou repousam diretamente sobre o embasamento cristalino, sendo a segunda configuração particularmente comum na porção oeste da bacia. A sucessão pós-rifte I inclui as rochas atribuídas ao Grupo Santana, representado da base para o topo pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo, e abrangendo o intervalo Aptiano aos primeiros estágios do Albiano (ASSINE et al. 2016).

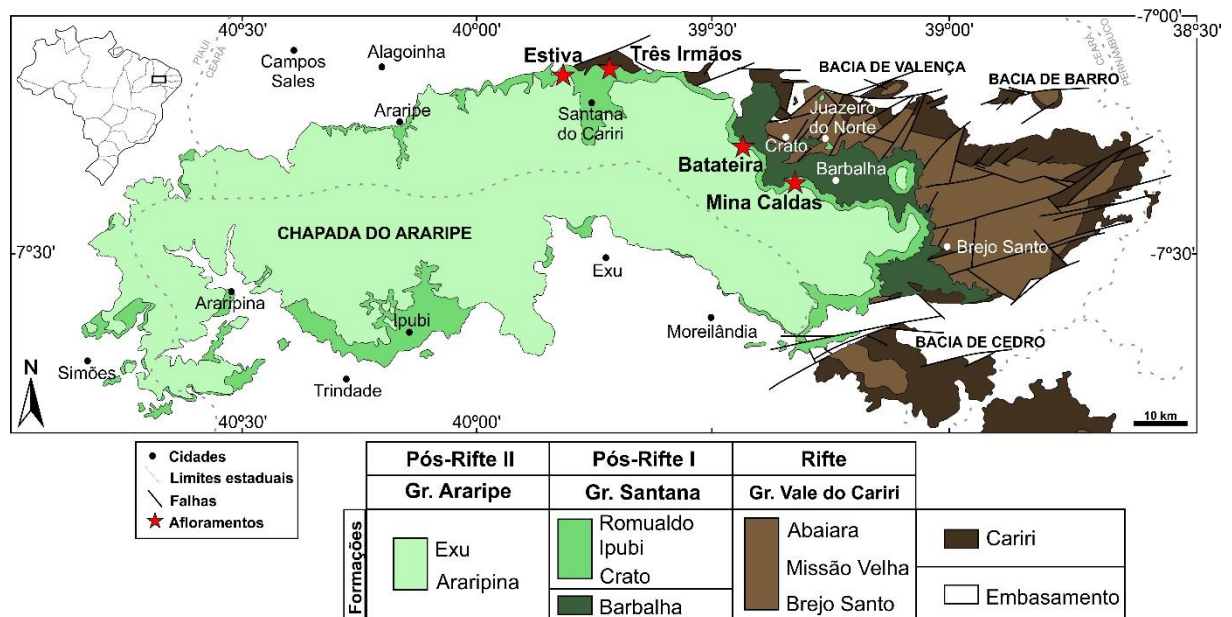


Figura 1 - Mapa geológico da Bacia do Araripe. Fonte: Assine et al. (2014)

O perfil estratigráfico vertical da Formação Barbalha compreende dois ciclos deposicionais fluviais apresentando granodecrescência ascendente, cujos topos são marcados pela presença de intervalos pelítico-carbonáticos depositados em sistemas lacustres. Este empilhamento, repetitivo em todos os perfis levantados no Vale do Cariri por Chagas (2006), também caracteriza o registro sedimentar preservado na sub-bacia de Feira Nova, como pode ser observado no intervalo compreendido entre 480 a 722 m do poço 2-AP-1-CE (Fig. 2).

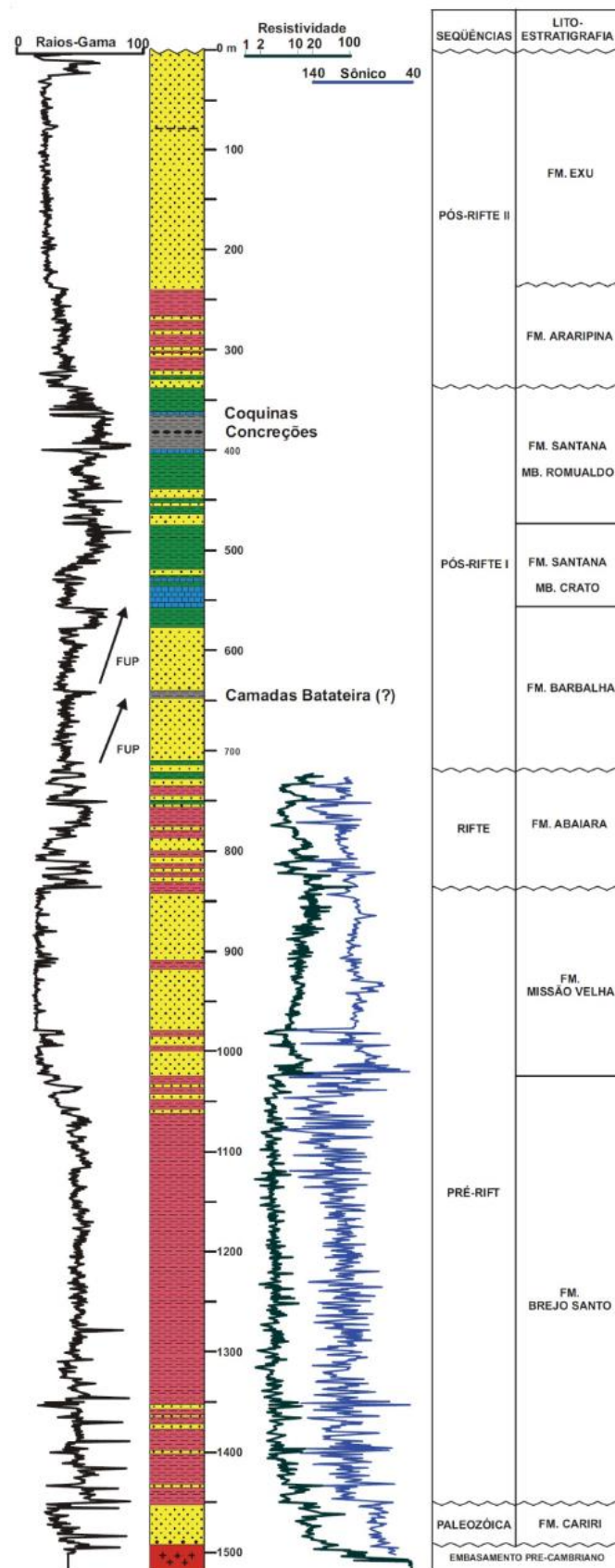


Figura 2 - Perfil do poço 2-AP-1-CE, Bacia do Araripe, NE do Brasil. Fonte: Assine (2007)

O primeiro ciclo se encerra com um intervalo de folhelhos betuminosos pretos, ricos em lâminas carbonáticas de origem algálica, coprólitos, ostracodes, restos de peixes (*Dastilbe elongatus* SILVA-SANTOS, 1947) e fragmentos vegetais carbonificados (ASSINE, 2007). Este intervalo, em meio ao qual se encontra uma camada decimétrica de calcário com aspecto brechoide, mineralizado em sulfetos, foi denominado informalmente "sequência plumbífera do Araripe" por Farina (1974). Devido à sua grande extensão lateral e pequena espessura (<10m), as "Camadas Batateira" constituem marco estratigráfico de importância regional na Bacia do Araripe. Representam o registro da implantação do primeiro sistema lacustre na bacia caracterizado por condições de anoxia, o que propiciou a preservação de significativa quantidade de matéria orgânica.

Arenitos grossos e conglomerados fluviais sobrepõem as "Camadas Batateira" em contato erosivo, representando o início do segundo ciclo sedimentar da Formação Barbalha. Em direção ao topo os arenitos se tornam mais finos, com intercalações de folhelhos calcíferos de cor verde que se tornam dominantes no topo da unidade. O segundo ciclo de granodecrescência ascendente termina com os calcários micríticos laminados da Formação Crato, que formam bancos descontínuos com espessuras que ultrapassam duas dezenas de metros, interdigitados lateralmente com folhelhos verdes. O registro fóssilífero é abundante e muito diversificado (MABESOONE; TINOCO, 1973), estando presentes, conforme já parcialmente explicitado no item 1.1, insetos, ostracodes, crustáceos, aracnídeos, pequenos peixes (pouca diversidade, sobressaindo-se o onipresente *Dastilbe elongatus* SILVA-SANTOS, 1947), quelônios, lagartos, pterossauros, entre outros. É também digno de nota que a associação fóssilífera presente nos calcários laminados e folhelhos associados é caracterizada pela ausência de formas marinhas, sugerindo deposição em ambiente lacustre (NEUMANN, 1999).

Sobre a seção de calcários laminados ocorrem camadas descontínuas de gipsita, com espessura máxima da ordem de 30 m, em associação com folhelhos verdes e pretos. Embora existam várias ocorrências destes níveis no Vale do Cariri, as camadas de gipsita concentram-se, sobretudo, na porção oeste da bacia, de Ipubi a Araripina, no Estado de Pernambuco. A descontinuidade das camadas (lentes), a existência de intercalações de folhelhos portadores de conchostráceos e a íntima associação com folhelhos pirobetuminosos pretos ricos em ostracodes não-marinhas

e fragmentos vegetais carbonificados, apontam para o sentido de que a paleogeografia não era a de uma ampla bacia evaporítica marinha (ASSINE, 2007). A interpretação assumida é de que os evaporitos foram originados em ambientes costeiros (supramaré), sujeitos a variações relativas do nível do mar, em condições de clima árido a semi-árido. As camadas de gipsita constituem a Formação Ipubi (BEURLLEN, 1971) e são cronocorrelatas aos evaporitos das bacias marginais brasileiras (REGALI, 1989).

O topo da Formação Ipubi é marcado por uma descontinuidade erosiva de curta duração, caracterizando um contato diastêmico com a Formação Romualdo (ASSINE, 2007). A parte inferior da Formação Romualdo é caracterizada pela presença de arenitos interestratificados com folhelhos (CARVALHO; BARRETO, 2015). Para o topo, o empilhamento é transgressivo e os arenitos costeiros cedem lugar a uma seção de folhelhos verdes, ricos em ostracodes (ASSINE, 2007; CUSTÓDIO, 2017; CUSTÓDIO et al., 2017; FÜRSICH et al., 2019). Segundo Arai e Coimbra (1990), os folhelhos recuperados nos testemunhos do poço 2-AP-1-CE apresentam uma assembleia fóssil composta por grãos de pólen, esporos, dinoflagelados, ostracodes, foraminíferos e moluscos típicos de ambientes costeiros mixohalinos, tais como estuários e lagunas, no entanto, a ocorrência dos gêneros *Spiniferites* Mantell, 1850 e *Subtilisphaera* Jain e Millepied, 1973 indica seguramente influência marinha.

Em direção ao topo, os folhelhos adquirem progressivamente colorações mais escuras, culminando em um intervalo de cerca de 20 m de folhelhos cinza escuros e pretos, ricos em matéria orgânica, caracterizados pela presença de um nível com concreções fossilíferas, que alcança cerca de 5 m de espessura na borda leste da Chapada do Araripe (ASSINE, 2007; CUSTÓDIO, 2017; CUSTÓDIO et al., 2017; FÜRSICH et al., 2019). O nível de concreções ocorre em toda a bacia, constituindo também um importante marco estratigráfico, possível registro de evento de mortandade em massa. As concreções encerram rica paleoictiofauna considerada marinha (SILVA-SANTOS; VALENÇA, 1968), havendo também a presença de tartarugas marinhas (PRICE, 1973) e pterossauros (PRICE, 1971; CAMPOS; KELLNER, 1985).

Alguns metros acima do nível das concreções, destaca-se a existência de uma camada de coquinas, que pode atingir um metro de espessura. A presença de moluscos marinhos (turritelídeos) e de equinoides (BEURLLEN, 1966) confirma

inquestionavelmente condições marinhas francas. Trata-se de um nível reconhecível em toda a área, mesmo nos limites ocidentais da bacia, como mostram os perfis de Sales (2005), que, por sua vez, interpretou tais depósitos como sendo tempestitos. As coquinas, aparentemente, constituem depósitos de *lags* residuais e seu contato basal é interpretado como uma superfície de ravinamento por onda, correspondendo o nível de coquinas à superfície de inundação máxima de toda a sequência

Para o topo, interdigitados aos folhelhos, paulatinamente voltam a ocorrer siltitos e arenitos com fósseis de água doce, tais como conchostráceos e moluscos (BEURLIN, 1971), caracterizando condições regressivas ao final da sequência. Esta seção superior da Formação Santana nem sempre ocorre, podendo estar ausente devido à erosão durante a geração de discordância que a separa da sequência pós-rifte II (Albiano/Cenomaniano).

A sequência pós-rifte I materializa um ciclo transgressivo-regressivo, reflexo de eventos eustáticos globais de elevação do nível do mar, que criaram espaço de acomodação para a deposição e preservação de depósitos marinhos neaptianos no interior do Nordeste brasileiro (ASSINE, 1992; 2007; ASSINE et al., 2014; 2016). Trata-se de um ciclo quase completo, uma vez que é truncado no topo, faltando fácies aluviais dos tratos de sistemas de mar alto do final deste.

2.2 Formação Crato, Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe: Breve Histórico e Aspectos Geológicos da Unidade

Em seu trabalho, considerado como sendo o primeiro concernindo a geologia da Bacia do Araripe, Small (1913) identificou uma série de estratos variáveis entre duas sequências de arenitos no Vale do Cariri, e os batizou de “Calcário Sant’Anna”; nome que, provavelmente referia-se aos calcários laminados da atual Formação Crato (MARTILL, 2007; BARDOLA, 2015). Moraes (1928) corrobora as observações de Small (1913), mas sem aprofundar-se em detalhes associados à situação geológica das unidades.

Cinquenta anos depois, Beurlen (1963) reconhece a necessidade de estabelecer uma discussão de cunho estratigráfico mais pormenorizada e, após extenso trabalho realizado ao longo de quatro anos, apresenta uma descrição que propõe as formações Cariri, Missão Velha, Crato (assim nomeada em referência à

cidade homônima, no estado do Ceará – porção leste da Bacia), Santana e Exu. No entanto, pouco tempo depois, o próprio autor se retifica, relegando a Formação Crato para a condição de Membro da “Formação Santana” (BEURLIN, 1971). Esta foi a divisão estratigráfica mais utilizada até as revisões de Ponte e Appi (1990) e Viana (1990).

Alguns anos mais tarde, Martill e Wilby (1993) restauram ao Crato seu *status* de formação, apoiando-se no fato de que teriam encontrado, na época, três tipos distintos de calcários contidos na unidade que, por sua vez, requeriam classificação como membros (i.e., Membro Nova Olinda, Membro Barbalha e Membro Jamacaru). Durante algum tempo, no entanto, tal classificação encontrou alguma relutância dentro da comunidade científica (MARTILL et al., 2007a).

Mais recentemente, Neumann e Cabrera (1999) propuseram o Grupo Santana, o qual incluiria as formações Rio da Batateira, Crato, Ipubi, Romualdo e Arajara; proposta bem-vista por Martill (2007), que a considerou benéfica principalmente por conservar elementos da nomenclatura estratigráfica original (BARDOLA, 2015).

Existem ainda alguns outros trabalhos importantes que abordam o tema (e.g. GARDNER, 1841 e SILVA, 1986a; 1986b; 1988), mas que não serão aqui analisados a fundo, visto que não é essa a intenção do estudo.

Ressalta-se que no presente trabalho reconhece-se a classificação da unidade Crato como Formação, estando ela de acordo com o Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica (CENE/SBG, 1986), e utiliza-se o arcabouço estratigráfico estabelecido por Assine et al. (2014).

No que concerne aos aspectos geológicos da unidade, os calcários laminados constituem os depósitos mais notáveis da Formação Crato, os quais foram alvo de estudo de diversos autores (NEUMANN, 1999; MARTILL et al., 2007a; HEIMHOFER; HOCHULI, 2010; CATTO et al., 2016; WARREN et al., 2016). Com aproximadamente 60 metros de espessura, a unidade compreende pacotes carbonáticos, métricos, interdigitados com folhelhos esverdeados e arenitos finos (SILVA; NEUMANN, 2003). A sucessão sedimentar exposta nas fácies de exploração de calcário da Pedreira Três Irmãos (Fig. 3), Nova Olinda, CE, é a mais completa da Bacia do Araripe, incluindo laminitos tabulares com cerca de 10 metros de espessura, caracterizado por monótona sucessão de estratos horizontais, sub-milimétricos, de carbonatos

intercalados em calcários maciços (CATTO et al., 2016; WARREN et al., 2016). Conforme informações recentes, os calcários laminados foram depositados sob a influência de atividade microbiana (CATTO et al., 2016), em ambiente lacustre com flutuações na salinidade (MARTILL et al., 2007b; HEIMHOFER; HOCHULI, 2010). Os fósseis são extremamente bem preservados, podendo incluir a presença tecidos moles (SAYÃO; KELLNER, 1998; MALDANIS et al., 2016), cuja fossilização deve ter ocorrido em condições de precipitação de calcita mediada organicamente, em ambiente salino, conforme indicado pela presença de pseudomorfos de sal e camadas de gipsita (CATTO et al., 2016). De fato, vários autores, tais como Mohr e Eklund (2003), Makarkin e Menon (2005), Martill et al. (2007b), Carmo et al. (2008) e Baez et al. (2009), sugeriram que os carbonatos da Formação Crato foram depositados em um sistema lacustre hipersalino, possuindo conexão restrita com mar epicontinental localizado à sudeste (ASSINE et al., 2016). Porém, a notória ausência de fósseis tipicamente marinhos nos calcários laminados aponta para um ambiente com baixa salinidade, condição já aventada pelos primeiros pesquisadores que estudaram a bacia. Provavelmente, a descarga episódica de água doce deveria dulcificar ou contribuir para a flutuação da salinidade no lago (NEUMANN et al., 2003), cujas condições de fundo devem ter sido anóxicas a disóxicas (MARTILL et al., 2007b). As condições climáticas durante a deposição dos calcários laminados devem ter sido úmidas a secas (MAKARKIN; MENON, 2005; MARTINS-NETO, 2006). Imediatamente acima dos calcários laminados ocorrem folhelhos e arenitos (Fig. 3), onde são encontrados os bivalves fósseis descritos no presente estudo (Fig. 4).

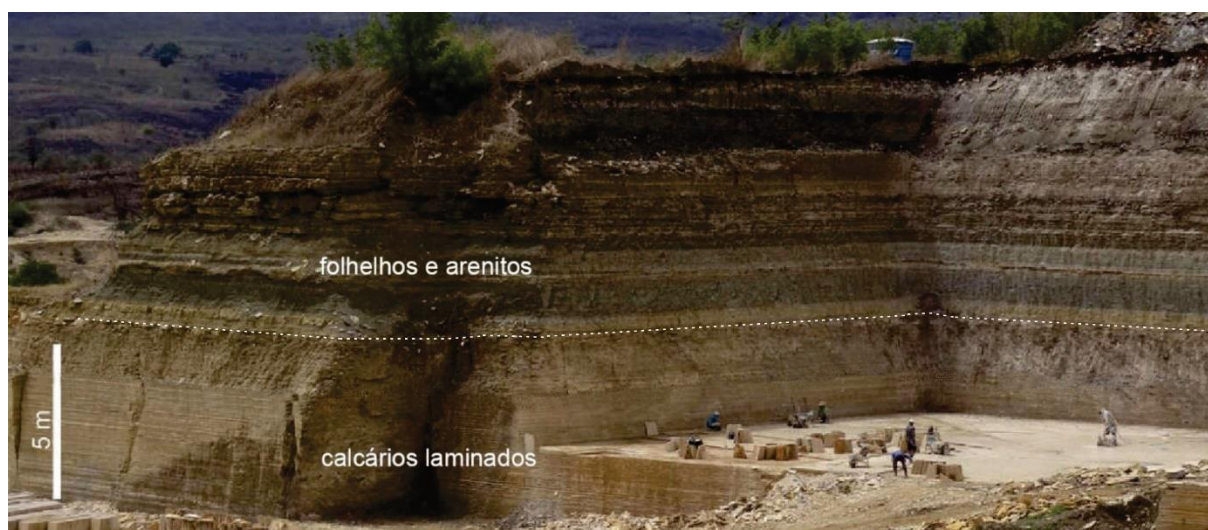


Figura 3 - Vista geral da Formação Crato, na pedreira Três Irmãos, Nova Olinda, CE. Os bivalves fósseis estudados ocorrem cerca de 30 cm acima dos calcários laminados da porção basal da unidade. Fonte: Catto et al. (2016).

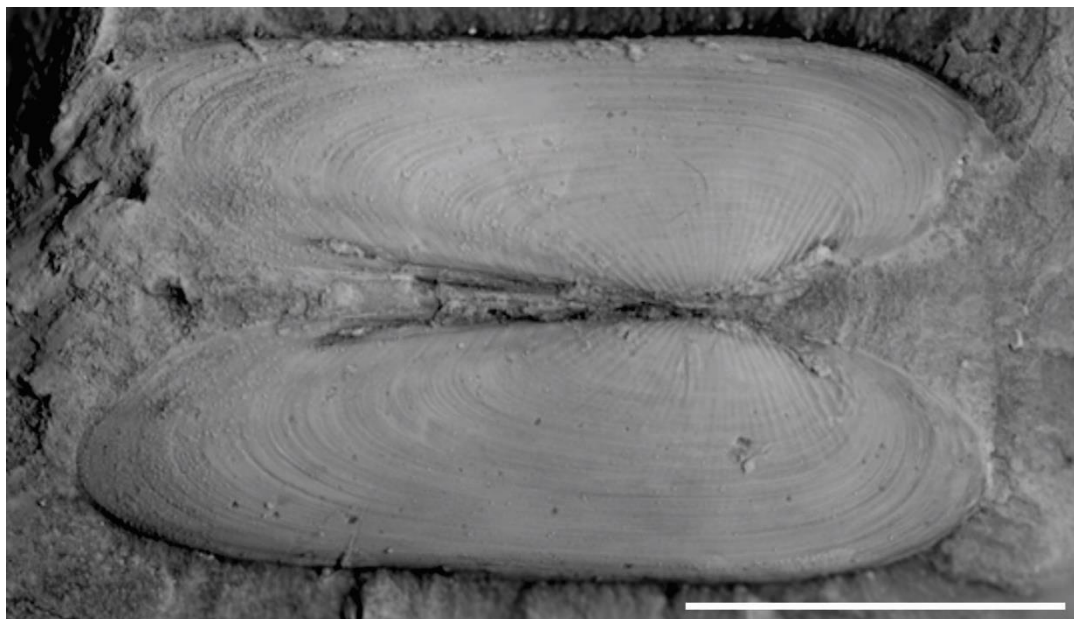


Figura 4 - *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov., a forma mais comum nos lamitos fossilíferos da Formação Crato. Escala: 10 mm. Fonte: Acervo (Dra. Suzana Aparecida Matos)

2.3 Seção Estudada na Localidade de Nova Olinda, CE

O texto a seguir está fundamentado em dados da equipe (IGCE-IBB/UNESP) que há alguns anos vem trabalhando na área de estudo, representada pelas pedreiras da Formação Crato, na área de Nova Olinda, CE, e em descrições e discussões organizadas pelo Prof. Dr. Mário Assine do IGCE/UNESP-Rio Claro. Dados atualizados se encontram disponíveis em estudo conduzido por Varejão (2019). Conforme já mencionado anteriormente, as coletas dos bivalves foram realizadas em quatro localidades fossilíferas distintas (vide artigos científicos nos Apêndices A, B e C, deste documento), sendo elas, Pedreira Três Irmãos, Rio da Batateira, Pedreira Mina Caldas e Estiva. Tomamos aqui como referência a sucessão sedimentar na frente de lavra da pedreira Três Irmãos, na região de Nova Olinda, visto que se trata da seção-tipo da camada homônima, formalmente proposta no Apêndice A do presente documento. A seção estratigráfica levantada apresenta aproximadamente 29 m de espessura, sendo que a maior parte da sucessão é formada por laminitos (= calcários laminados) (Fig. 6A). Os calcários formam camadas tabulares horizontais que na base chegam a espessuras de 10 m e afinam no topo do perfil, chegando a espessuras mínimas inferiores a 0,5 m. Essas camadas estendem-se lateralmente sem apresentar variação de espessura ou mudança lateral de fácies, constituindo uma sucessão bastante monótona. Os litotipos terrígenos são constituídos por lamitos, folhelhos, siltitos e arenitos, organizados em camadas com espessuras que raramente

ultrapassam 2 m e que estão interdigitadas com as camadas de laminitos, em contato bem marcado e horizontal.

Os calcários laminados são constituídos pela variação de lâminas com cores claras e escuras e, ocasionalmente, algumas com alto teor de matéria orgânica (Fig. 5A). É comum encontrar fragmentos lineares escuros, muitas vezes descritos por Neumann (1999) como algas do gênero *Botryococcus* Kützing, 1849. Também são encontrados restos de vegetais vasculares fossilizados. Níveis ondulados delgados e um nível contendo *hoppers* de halita ocorrem a cerca de 4 metros acima da base da seção (Fig. 5B). Logo acima do nível com os *hoppers* de halita (aproximadamente a 6 m da base da seção) há um nível de mortandade de peixes. Os calcários laminados são constituídos pela variação de lâminas com cores claras e escuras e, ocasionalmente, algumas com alto teor de matéria orgânica (Fig. 5A). É comum encontrar fragmentos lineares escuros, muitas vezes descritos por Neumann (1999) como algas do gênero *Botryococcus* Kützing, 1849. Também são encontrados restos de vegetais vasculares fossilizados. Níveis ondulados delgados e um nível contendo *hoppers* de halita ocorrem a cerca de 4 metros acima da base da seção (Fig. 5B). Logo acima do nível com os *hoppers* de halita (aproximadamente a 6 m da base da seção) há um nível de mortandade de peixes. De acordo com Martill et al. (2008), as possíveis causas da morte dos peixes na “Formação Santana” são de difícil especificação, e são provavelmente multifatoriais. Dentre as hipóteses mais prováveis propostas pelos autores, incluem-se anoxia, eflorescências de dinoflagelados, flutuações de temperatura e hipersalinidade.

Dada a presença de pirita (MARTILL, 1988), um evento de anoxia é uma possibilidade. Da mesma maneira, a larga presença de dinoflagelados em alguns horizontes da sucessão sedimentar da Bacia do Araripe (ARAI; COIMBRA, 1990) é uma possível evidência de eflorescências destes organismos, também podendo resultar em mortandade massiva da ictiofauna local. Ainda que não haja estudos isotópicos que tenham determinado com exatidão os parâmetros de temperatura, sua elevação é considerada como uma possível causadora deste fenômeno, visto que a posição geográfica do corpo d’água (10° ao sul do Equador durante o Albiano) somada à sua relativa baixa profundidade (algumas centenas de metros) podem ter resultado em grandes flutuações de temperatura; além disso, a natureza restrita do corpo d’água pode também ter sido fator contribuinte para uma situação de hipersalinidade. Os

supracitados *hoppers* de halita e os evaporitos da Formação Ipubi servem como evidência para a ocorrência de períodos de salinidade elevada na sucessão sedimentar da Bacia do Araripe (MARTILL et al., 2007b). Levando os dados de Martill et al. (2008) em consideração, bem como o provável caráter multifatorial do evento que resultou na mortandade massiva destes peixes, pode-se dizer que a grande flutuação de parâmetros como temperatura e salinidade, acompanhados de uma toxificação/anoxia causados por organismos microbiais, foram os responsáveis pelo fenômeno observado na ictiofauna da unidade.

Tais alterações físico-químicas da água, tendo dizimado boa parte da biota lacustre, fez com que permanecessem apenas os micro-organismos bacterianos (CATTO et al., 2016; WARREN et al., 2016). Acima do nível de mortandade de peixes ocorrem camadas centimétricas maciças de carbonato.

Acima da camada de calcários laminados ocorre uma sucessão sedimentar com cerca de 60 cm de espessura de arenito fino/siltito bioturbados e com estratificações cruzadas cavalgantes (SANTOS et al., 2017). Conchas de bivalves e gastrópodes ocorrem dispersas nesse litótipo, que representa deposição por fluxos episódicos desconfiados e hipopicnais (SANTOS et al., 2017). Acima dessas camadas ocorrem arenitos médios com estratificação cruzada tangencial na base e presença de argila nos *foresets*, concentrada na base das clinoformas. Também é possível notar a presença de clastos de pelitos dispersos na fácies de arenitos com estratificação cruzada tangencial (Fig. 5D). Essas feições levaram Neumann (1999) a interpretar os arenitos como sendo formados pela deposição em contexto de frente deltaica. Acima do intervalo marcado pela abundância de fácies terrígenas, voltam a aparecer camadas finas de laminitos, interdigitadas a folhelhos que se espessam para o topo chegando a espessuras de três metros (Fig. 6A). No topo da seção predominam camadas de arenito.

A presença de laminitos e pelitos sugere deposição em ambiente de baixa energia, com eventuais influxos de sedimento terrígeno. Fácies de arenitos com laminação cruzada e outras estruturas de tração também indicam a incidência de eventos episódicos de alta energia em meio às condições calmas e estáveis da sedimentação de fundo, quando as conchas de bivalves e gastrópodes deviam ser exumadas, retrabalhadas e lateralmente transportadas por curtas distâncias

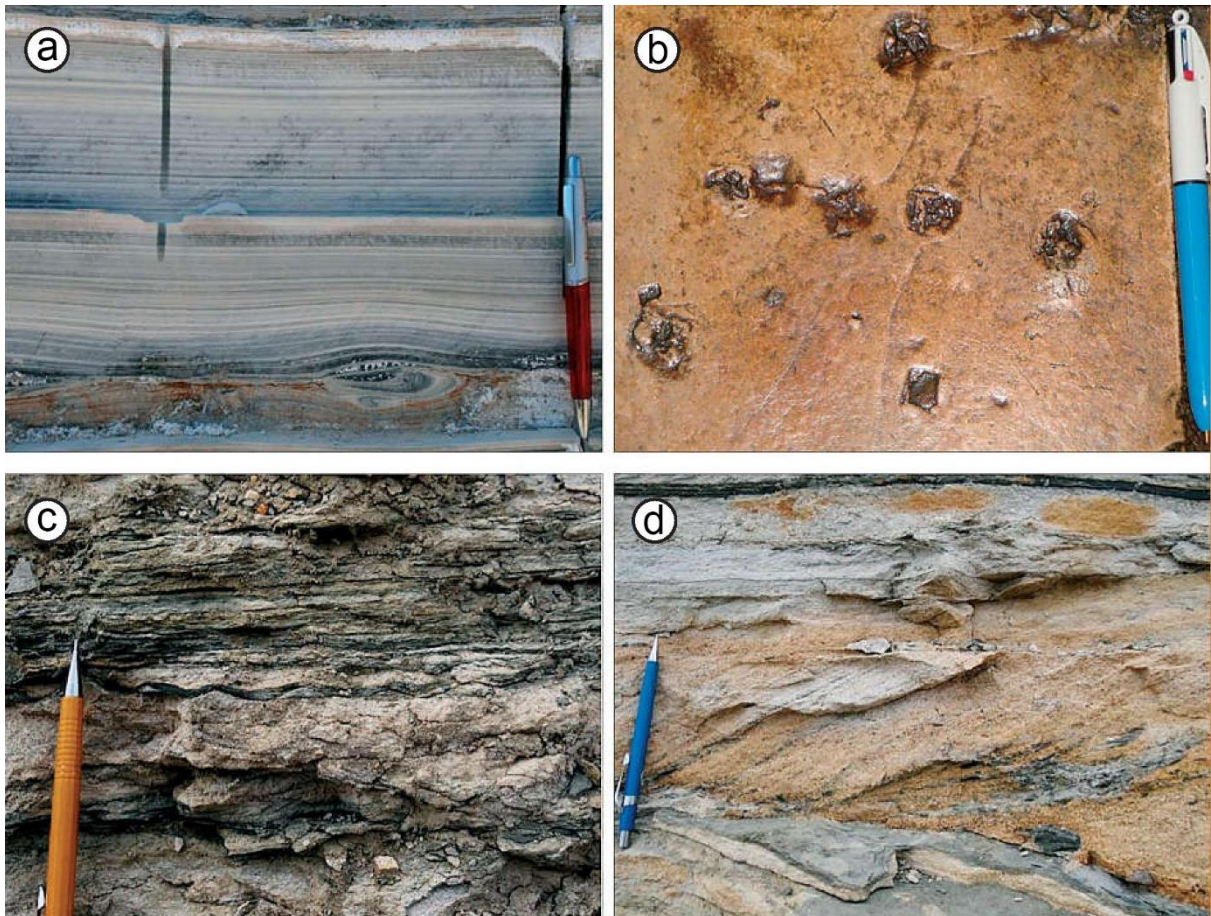


Figura 5 - Fácies típicas da Formação Crato, encontradas na frente de lavra Três Irmãos. (A) Detalhe dos laminitos com camadas milimétricas a centimétricas plano-paralelas regulares; (B) pseudomorfos (hoppers) de halita; (C) arenitos finos/siltitos com acamamento flaser e lamitos, com pequenas camadas onduladas com argila preta; (D) arenito com estratificação cruzada tangencial na base, com clastos de pelito e argila no foreset. Fonte: Assine et al. (2014)

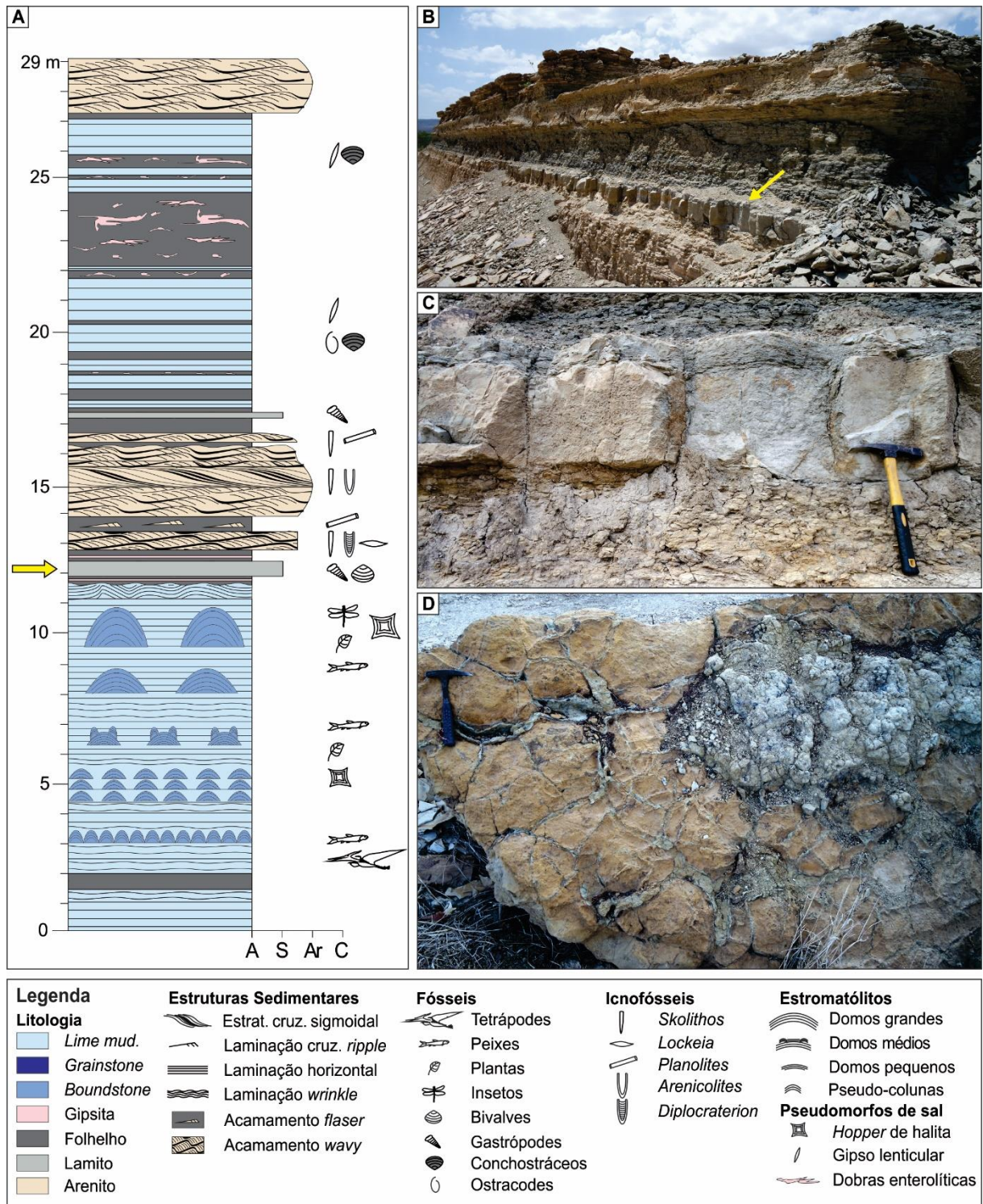


Figura 6 – (A) Seção colunar da Pedreira Três Irmãos. A camada portadora dos bivalves está indicada por uma seta; (B) vista geral da camada acima dos calcários laminados *Konservat-Lagerstätte*; (C) gretas no lamito, preenchidas com folhelhos siltosos; (D) visão planar evidenciando feições poligonais. Fonte: Acervo (Filipe Giovanini Varejão)

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Atividades de Campo

Para realização do presente estudo foram realizados dois trabalhos de campo, durante os quais foram amostrados quatro afloramentos da Formação Crato, sendo dois deles — “Batateira” e “Mina Caldas” — próximos ao município de Crato, na borda leste da Bacia, e os outros dois — “Estiva” e “Três Irmãos” — próximos ao município de Santana do Cariri, na extremidade norte da Bacia (vide Fig. 1). Além das coletas, também foram realizados levantamentos tafonômicos de detalhe, seguindo as recomendações em Kidwell et al. (1986), Brett e Baird (1986) e Holz e Simões (2002). O registro tafonômico consiste em uma base de dados com informações acerca de 396¹ espécimes das quatro localidades. Também foram levantadas seções estratigráficas de detalhe, das unidades fossilíferas visitadas, com auxílio dos geólogos Dr. Filipe G. Varejão, Mariza G. Rodrigues e Prof. Dr. Mário Assine.²

As atividades de campo, somadas à coleção preexistente no Laboratório de Paleozoologia Evolutiva (IBB/UNESP), tornaram disponíveis para estudo 219³ amostras fósseis de moluscos bivalves que se encontram armazenadas no Departamento de Zoologia. Esta ampla coleção viabilizou minuciosa análise taxonômica, a qual é apresentada nos Apêndices deste documento.

3.2 Atividades de Laboratório

Aspectos das atividades de laboratório, incluindo métodos de preparação e referências às decisões metodológicas tomadas estão expostas em detalhe nos artigos dos Apêndices A, B e C. Assim, nos itens a seguir, serão brevemente comentados apenas alguns pontos essenciais.

¹Este número refere-se ao total de amostras analisadas. Ou seja, estão abrangidas tanto amostras cujas informações tafonômicas foram somente registradas em campo, quanto amostras que foram efetivamente coletadas e transportadas ao Laboratório de Paleozoologia Evolutiva (IBB/UNESP).

²Ao leitor recomenda-se verificar a informação detalhada nos Apêndices A, B e C.

³Este número refere-se exclusivamente às amostras que foram de fato coletadas, e encontram-se disponíveis na coleção do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva (IBB/UNESP).

3.2.1 Preparação das amostras

Os espécimes foram, inicialmente, limpos a seco com o uso de pincéis. Posteriormente, as amostras mais frágeis receberam a aplicação de um agente consolidante (i.e., solução de verniz e tiner). Amostras que sofreram fragmentação durante a coleta e/ou manuseio foram coladas com cola instantânea. Todos os espécimes foram depositados na coleção do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva, sob o código DZP (i.e., Departamento de Zoologia, Coleção de Paleontologia).

Além disso, as amostras foram preparadas com ferramentas de precisão, afim de expor os fósseis em relação à matriz e possibilitar exame mais elucidativo das feições anatômicas internas e externas das conchas.

3.2.2 Moldagem dos espécimes

O processo de moldagem teve como objetivo ressaltar feições morfológicas de amostras fósseis de moluscos bivalves, tais como impressões musculares, estruturas da charneira e ornamentação. Especialmente (mas não exclusivamente) no que se refere às amostras de moldes externos, a moldagem em laboratório torna possível a geração de uma amostra de molde interno que, por sua vez, possivelmente acentua características importantes para a alocação taxonômica destes animais.

De forma simplificada, a moldagem seguiu as seguintes fases: (a) inicialmente os espécimes foram limpos a seco com o auxílio de pincéis; (b) em seguida foram aplicadas sucessivas camadas de látex diluído em água e pigmentado com tinta nanquim preta; (c) a fase anterior foi repetida, aumentando a concentração de látex a cada aplicação, até que uma espessa camada fosse formada; (d) tiras de gaze foram intercaladas com a camada espessada; (e) após a secagem completa, o molde foi retirado do fóssil, e suas bordas aparadas com tesouras.

Alternativamente, é possível utilizar-se da massa de cerâmica plástica da marca FIMO, na cor preta. Normalmente empregada em trabalhos artísticos, a impressão dessa massa contra o fóssil gera um contramolde do mesmo. Em seguida, o molde resultante deve ser levado ao forno a 110°C durante aproximadamente 30 minutos, período durante o qual o molde deverá adquirir uma consistência rígida.

3.2.3 Fotodocumentação

Precedente ao processo de fotodocumentação, realizou-se um procedimento visando o realce de feições que poderiam ser importantes para o diagnóstico taxonômico dos espécimes. Cada fóssil foi pintado com tinta nanquim preta, e posteriormente impregnado com fumaça proveniente de fita de magnésio metálico em combustão. Os moldes produzidos através da metodologia descrita no item 3.2.2 também foram submetidos a este processo. Tal procedimento destaca estruturas elevadas na concha, gerando um efeito de contraste.

Após os procedimentos acima, cada espécime foi individualmente fotografado com uma câmera DSLR Nikon, modelo D3200, equipada com uma lente AF-S VR Micro-Nikkor 105mm f/2.8G IF-ED. A fim de gerar uma imagem com ampla profundidade de campo, o uso desta lente exigiu a execução de várias fotografias de cada espécime, que, foram posteriormente mescladas em um processo de *stacking* (i.e., empilhamento de imagens), através do *software* Adobe Photoshop CC v. 20.0.5. Visto que cada exemplar fóssil pode exigir a geração de, em média, cerca de 15 a 20 imagens, e que o processo de mesclagem pode levar aproximadamente 10 minutos por amostra (a depender do processador do computador utilizado), um universo de centenas de amostras torna necessário um tempo considerável para a documentação fotográfica. Posteriormente as fotografias foram tratadas através do *software* de edição Corel PHOTO-PAINT X8 (64-bit), com a finalidade de melhorar parâmetros como saturação e contraste.

3.2.4 Ilustração e confecção de pranchas

Alguns dos espécimes foram selecionados para serem ilustrados. Parte destes foi primeiramente esboçada à mão através do uso de câmara clara. Os demais foram ilustrados diretamente no *software* de edição vetorial gráfica CorelDRAW X8 (64-bit), o qual também foi utilizado para a elaboração das pranchas utilizadas nos artigos científicos.

3.2.5 Análise taxonômica

A análise taxonômica dos organismos respaldou-se, principalmente, em Bieler et al. (2010) e Carter et al. (2011) para categorias supragenéricas. Cox et al. (1969) também foi empregado como referência básica. Finalmente, Skawina e Dzik (2011) e

Van Damme et al. (2015) foram utilizados com respeito à taxonomia dos bivalves pertencentes às famílias Unionellidae Skawina e Dzik, 2011 e Silesunionidae Skawina e Dzik, 2011.

4 RESULTADOS

Os resultados obtidos através das análises realizadas incluem a descrição taxonômica de três novas espécies advindas de uma camada chave da Formação Crato, bem como a proposição formal desta camada, segundo o Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica. Tais dados servirão de pilar para a futura elucidação de questões paleoecológicas e paleoambientais acerca do contexto deposicional da Formação Crato.

Todos os resultados estão apresentados em maior detalhe nos Apêndices A, B e C do presente documento, os quais consistem em artigos submetidos e/ou em fase de preparação, todos derivados do presente estudo. Sendo assim, neste item serão apresentadas breves exposições do conteúdo destes artigos.⁴

4.1 A Camada “Três Irmãos”, Uma Camada-Chave para Correlações Estratigráficas Regionais na Formação Crato, Bacia do Araripe, NE do Brasil

A Formação Crato (Aptiano) é uma das principais unidades litoestratigráficas pertencentes à sucessão sedimentar do Cretáceo Inferior na Bacia do Araripe, nordeste brasileiro. A unidade é conhecida pelos depósitos do tipo *Konservat-Lagerstätte* que, por sua vez, são representados por calcários laminados de origem microbial, contendo fósseis excepcionalmente preservados.

Investigações estratigráficas de detalhe (camada a camada), bem como o mapeamento dos até 90 m de espessura da Formação Crato na borda leste da bacia, viabilizaram o reconhecimento de um importante intervalo lamoso e fossilífero. Aqui, este intervalo de sedimentos finos é definido formalmente como Camada “Três Irmãos”, uma unidade regionalmente persistente, e de grande valor no contexto de correlações regionais dentro da Formação Crato.

Em sua localidade-tipo, a pedreira Três Irmãos (UTM 422,950/9,213,344), na região da cidade de Nova Olinda, estado do Ceará, esta camada de até 1,1 m de espessura, e situada imediatamente acima dos calcários *Konservat-Lagerstätte*, é caracterizada por acamamentos tabulares de lamitos intensamente bioturbados intercalados com folhelhos, arenitos finos e fácies heterolíticas. Este intervalo foi também reconhecido em diversas localidades ao

⁴Os subitens 4.1, 4.2 e 4.3, fazem referência direta aos Apêndices A, B e C, respectivamente.

longo do cinturão de afloramentos da unidade, mais especificamente em Estiva (UTM 413,948/9,210,049), Batateira (UTM 449,866/9,198,487), e Caldas (UTM 459,349/9,186,302). A espessura da camada varia entre 0,3 e 2,25 m, e o contato inferior com os calcários laminados é sempre abrupto, enquanto que o contato superior com arenitos e fácies heterolíticas é transicional.

Bivalves, pequenos gastrópodes, alguns ostrácodes e restos carbonizados de plantas, além de icnofósseis, podem ser encontrados na camada. Bivalves e gastrópodes parecem ser indicativos de condições dulciaquícolas a salobras e são mais diversos e abundantes na localidade-tipo. Em suma, a Camada “Três Irmãos” é um lamito que contém conchas fósseis, provavelmente associado à deposição em planícies lamosas que se estenderam por toda a área leste da Bacia do Araripe após a deposição dos calcários laminados ricamente fossilíferos que, por sua vez, são indicativos de condições lacustres hipersalinas. Sendo assim, a Camada “Três Irmãos” é um registro de profundas, abruptas e amplas mudanças na bacia, bem como nas paleocomunidades bentônicas associadas.

De fato, a camada representa um evento regional e isócrono de curta duração no paleoambiente local, durante o qual o tipo de sedimentação, batimetria, salinidade, oxigenação e química da água, entre outros parâmetros ambientais, foram alterados. Consequentemente, a Camada “Três Irmãos” provê excelentes dados estratigráficos, pertinentes para correlações regionais no que diz respeito à sucessão Aptiana da Formação Crato, Bacia do Araripe. Um detalhamento destes resultados, bem como discussão de suas implicações, pode ser observado no Apêndice A deste documento.

4.2 Cratonaia novaolindensis gen. et sp. nov.: Um Excepcional Bivalve (Subordem Silesunionidina) do Cretáceo Inferior da Formação Crato, Bacia do Araripe, NE do Brasil

Os depósitos carbonáticos ricamente fossilíferos da Formação Crato (Aptiano), Grupo Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, são mundialmente conhecidos como um dos principais *Konservat-Lagerstätten* cretáceos do Gondwana. No entanto, informações e descrições referentes à

fósseis advindos de outros depósitos além dos famosos laminitos da porção basal desta unidade ainda são escassos.

Aqui, bivalves da subordem Silesunionidina, ordem Unionida Gray, 1854 são descritos para a América do Sul pela primeira vez. O material estudado advém de um lamito cinza-amarelado de 0,3 a 1 m de espessura, localizado 30 cm acima dos principais calcários laminados da porção inferior da Formação Crato, na cidade de Nova Olinda, estado do Ceará, e compreende dezenas de espécimes bem-preservedos (moldes compostos, internos e externos) e que conservaram caracteres anatômicos fundamentais para descrições taxonômicas de detalhe. A análise de cicatrizes musculares, charneira e ornamentação (Apêndice B, Figs. 3-6), indicam que estes bivalves podem ser alocados em novos gênero e espécie, aqui denominados *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov.

A presença de uma série de pequenas cicatrizes musculares de elevadores pediais arranjados linearmente na parede externa da cavidade umbonal também são indicativos de que o novo táxon se assemelha grandemente a outros bivalves Mesozoicos da subordem Silesunionidina. Este é o registro mais recente da ocorrência deste grupo até o momento, visto que bivalves estreitamente relacionados (Silesunionidae e Unionellidae) foram previamente reportados somente em depósitos Triássicos da Austrália, África, Europa e, possivelmente, Índia.

Observações estratigráficas, sedimentológicas e tafonômicas de detalhe indicam ainda que o novo táxon habitava planícies lamosas de água doce. Dados e figuras com maior detalhamento podem ser observados no Apêndice B desta Dissertação.

4.3 Primeiro Registro de Trigonioideoidea (Bivalves Unionida) do Cretáceo Brasileiro (Formação Crato, Aptiano, Bacia do Araripe)

Membros da superfamília Trigonioideoidea (Ordem Unionida) da sucessão cretácea inferior na Bacia do Araripe, nordeste brasileiro, são aqui descritas em detalhe pela primeira vez. Os espécimes fósseis estudados compreendem 150

indivíduos encontrados em localidades situadas na borda leste da bacia, em depósitos da Formação Crato (Aptiano), Grupo Santana.

Bivalves da superfamília Trigonioideoidea são mormente restritos a um intervalo de lamitos tabulares intensamente bioturbados, intercalados com folhelhos, arenitos finos e fácies heterolíticas, com aproximadamente 85 cm de espessura. Os lamitos portadores de bivalves fósseis estão situados imediatamente acima dos calcários laminados ricamente fossilíferos que caracterizam os depósitos *Konservat-Lagerstätte* da Formação Crato. Análises detalhadas dos principais caracteres morfológicos (i.e., cicatrizes musculares, charneira, ornamentação) indicam que pelo menos dois novos táxons estão presentes.

Araripenaia elliptica gen. et sp. nov. (Família ?Trigonioiidae Cox, 1952) é o Trigonioideoidea mais abundante e amplamente distribuído da Formação Crato (Apêndice C, Figs. 3-6), enquanto que ?*Monginella bellaradiata* sp. nov. (Família Plicatounionidae) é restrita a somente uma localidade (Pedreira Três Irmãos, Nova Olinda) (Apêndice C, Figs. 7-8). O possível registro de *Monginella* Starobogatov, 1970 sugere a existência de afinidades entre as assembleias de Trigonioideoidea da Formação Crato e as assembleias aptianas do continente africano.

Em todas as assembleias fósseis, os espécimes são comumente preservados com as valvas articuladas (abertas ou fechadas), mas não ocorrem *in situ*. Isso sugere mínimos transporte tracional lateral e tempo de residência na interface água-sedimento. Como os outros Unionida, os Trigonioideoidea da Formação Crato podem ter tido hábitos semi-infaunais em fundos lamosos, de água doce a salobra.

Por fim, nosso registro estende a distribuição paleogeográfica de Trigonioideoidea para o nordeste do território Sul-americano. Todos os dados são apresentados e analisados em detalhe no Apêndice C.

5 DISCUSSÃO

O estudo sedimentológico/estratigráfico da Camada “Três Irmãos” (vide também VAREJÃO, 2019), bem como a descrição formal de seus bivalves associados são o foco deste estudo. Dentre as características marcantes da Camada “Três Irmãos”, destaca-se a persistente presença de bivalves fósseis, a qual, por si só, já se trata de um traço-chave para distinguir a referida camada daquelas localizadas imediatamente acima e abaixo dela. Situado acima dos depósitos lacustres da porção inferior da Formação Crato, este intervalo pode ser definido como um lamito facilmente detectável por dezenas de quilômetros (Apêndice A, Fig. 2).

Possuindo espessuras que variam entre decímetros e metros, pode-se considerar a camada como sendo pouco espessa. Os supracitados bivalves fósseis ocorrem associados a gastrópodes (ainda não formalmente descritos) e, conforme será exposto ainda nesta seção (e detalhado nos Apêndices B e C), pertencem a táxons que costumam habitar águas doces a salobras. Salienta-se que, com a exceção de algumas referências isoladas (ALLPORT, 1859; MAWSON; WOODWARD, 1907; MELO JÚNIOR; OLIVEIRA, 1939; BARBOSA, 1950; BEURLIN, 1963; MARTILL et al., 2005; MARTILL, 2007; SALES, 2005), bivalves não-marinhos são praticamente desconhecidos para o Cretáceo Inferior do Brasil.

A espessura da camada decresce em direção à margem norte da bacia. Em áreas distais, a espessura aumenta, e as fácies lamosas são sobrepostas por fácies de granulação grossa.

Os depósitos mais terrígenos acima da camada portadora de bivalves fósseis apontam para um padrão regressivo, posterior ao importante evento de transgressão que teria viabilizado o estabelecimento de depósitos marinhos acima do sistema lacustre originador do importante intervalo *Konservat-Lagerstätte*. Neste contexto, a Camada “Três Irmãos” se caracteriza como uma evidência do início de um novo ciclo transgressivo na unidade (VAREJÃO, 2019).

No concernente aos bivalves fósseis descritos, a minuciosa análise de caracteres importantes do ponto de vista taxonômico, tais como cicatrizes musculares, estruturas da charneira e escultura umbonal, permitiu a detecção de

pelo menos três novas espécies presentes na malacofauna da Formação Crato. Ressalta-se que tais espécies não parecem possuir relação alguma com os táxons reportados por Barbosa et al. (2004), Bruno e Hessel (2006) e Neta et al. (2017).

O primeiro bivalve descrito é aqui alocado nos novos gênero e espécie *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., subordem Silesunionidina (maiores detalhes podem ser encontrados no Apêndice B deste documento). A detecção da presença de cicatrizes musculares de elevadores pediais arranjadas em linhas, na parede externa do umbo em moldes internos foi fundamental para a atribuição destes espécimes à superfamília Silesunionoidea. De fato, *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. assemelha-se bastante a outros táxons da mesma superfamília, encontrados em depósitos triássicos da África, Austrália e Europa (COX, 1932; ETHERIDGE, 1888; SKAWINA; DZIK, 2011; VAN DAMME et al., 2015), especialmente no que se refere aos traços observados externamente. No entanto, significativas diferenças no arranjo das cicatrizes musculares e o pouco entendimento das estruturas da charneira e ligamentos da nova espécie, tornam desafiadora a classificação de *Cratonaia* gen. nov. a nível de família, parecendo, a princípio, estar à parte das duas famílias inseridas na superfamília Silesunionoidea (i.e., Silesunionidae e Unionellidae). Para uma discussão detalhada acerca deste imbróglcio taxonômico, recomenda-se a leitura do Apêndice B.

Por apresentarem baixo grau de fragmentação e não haver indícios de abrasão e seleção por transporte, os espécimes analisados parecem ser elementos parautóctones (sensu KIDWELL et al., 1986), fossilizados em ambiente de baixa energia. A orientação das conchas, muito provavelmente, tem relação com a intensa bioturbação que, conforme citado acima, é ubíqua na Camada “Três Irmãos”. Essa bioturbação pode ser um indicativo de ambiente com fundo lamoso oxigenado.

Outro aspecto notável observado foi o fato de que os espécimes de *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. apresentam dimensões semelhantes (aproximadamente 30 mm de comprimento), não havendo nenhum registro de conchas menores que, porventura, poderiam ser consideradas juvenis desta espécie. São levantadas algumas hipóteses para explicar este fato: (1)

indivíduos adultos e juvenis podem ter habitado ambientes distintos. Existem diversos registros de Unionoida juvenis (até 10 mm de comprimento) com hábitos de escavação mais profunda (BAUER; WÄCHTLER, 2001), não habitando assim os mesmos estratos que os indivíduos adultos; (2) os bivalves juvenis não foram preservados devido a processos seletivos de preservação (e.g., dissolução de pequenas conchas aragoníticas antes da fossilização); (3) os juvenis foram seletivamente predados por vertebrados moluscívoros — tubarões, crocodilomorfos e peixes são conhecidos predadores de bivalves durante o Mesozoico (VAN DAMME et al., 2015); e (4) os juvenis não foram notados pela equipe durante a amostragem em campo.

Baseando-se em atentas observações e evidências fósseis, pode-se dizer que todas essas quatro hipóteses são muito pouco prováveis. Conforme já explicitado (Apêndice A), as camadas exploradas foram analisadas em escala centimétrica, tornando bastante improvável que espécimes juvenis possam ter passado despercebidos. Além disso, também conforme já exposto, a presença de pequenos gastrópodes e ostracodes (Fig. 6) torna pouco plausível a hipótese de dissolução seletiva para explicar a ausência de bivalves juvenis. Ademais, o fato de ser observada pouca ou nenhuma fragmentação nos bivalves coletados pouco contribui para a hipótese dos vertebrados moluscívoros.

Dito isso, a explicação mais parcimoniosa aqui proposta é a de que os bivalves encontrados podem ser membros adultos de uma única coorte. Unionídeos costumam apresentar altas taxas de mortalidade durante a fase juvenil e, uma vez que conseguem emergir na superfície como adultos, eles, muito frequentemente, sobrevivem e crescem até a morte por senescência (BAUER; WÄCHTLER, 2001).

Ademais, a presença de *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. no Cretáceo Inferior da América do Sul é algo, por si só, de grande relevância para o registro paleontológico da superfamília Silesunionoidea. Tendo sido reportada somente em depósitos triássicos de outros continentes, esta nova espécie chama atenção para o fato de que o registro fóssil da referida superfamília ainda é deveras incompleto e pouco conhecido. Uma extensa discussão acerca de implicações paleoecológicas e paleogeográficas desta descoberta está presente no Apêndice B deste documento.

Além de *Cratonaia* gen. nov., outros dois novos táxons foram encontrados na mesma unidade. São eles *Araripenaia elliptica* gen. et. sp. nov. e ?*Monginella bellaradiata* sp. nov., aqui descritos e alocados na superfamília Trigonioideoidea. Assim como outros bivalves desta mesma superfamília, as novas espécies descobertas provavelmente possuíam hábitos semi-infaunais (ou infaunais rasos) e suspensívoros (SKAWINA, 2013; BUSCALIONI; POYATO-ARIZA, 2016). As características tafonômicas observadas para os espécies de ambas as espécies assemelham-se àquelas observadas para *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., no sentido de que as conchas são normalmente encontradas articuladas, podendo também ser classificadas como parautóctones (sensu KIDWELL et al., 1986), tendo sofrido transporte limitado. No entanto, sua significativa abundância dentro da Camada “Três Irmãos” abre espaço para uma outra explicação: não teriam sofrido nem mesmo transporte limitado, sendo genuinamente autóctones e tendo colonizado os mesmos substratos, todavia em períodos distintos.

Tal caráter populacional diácrono pode ter sido facilitado por regimes de salinidade flutuantes, variando entre ambientes marinhos e dulciaquícolas/salobros. Dito isso, a ocorrência conjunta de elementos faunais marinhos e dulciaquícolas poderia ser interpretada como condensação ambiental (*environmental condensation*), onde faunas correspondentes a diferentes cenários paleoambientais e planos temporais são preservadas no mesmo plano de acamamento. Este termo foi introduzido por Fürsich e Kauffman (1984) ao descreverem uma situação similar para o Albiano do Mar interior ocidental no Wyoming (Formação Bear River). Desta maneira, a mixórdia de faunas com adaptações fisiológicas distintas pode ser explanada por um retrabalhamento *in situ* de pequena escala, ao invés do transporte de somente parte dos elementos faunais. Neste contexto, animais ecologicamente incompatíveis podem ter habitado a mesma área, porém em regimes de salinidade divergentes, em intervalos de tempo próximos, mas distintos.

Araripenaia elliptica gen. et sp. nov. provavelmente se tratava de uma espécie endêmica para o Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, enquanto o gênero *Monginella* já teve sua presença registrada no continente africano (VAN DAMME et al., 2015). Caso a alocação taxonômica aqui proposta esteja correta,

como as características analisadas nos espécimes sugerem, este possível registro do gênero *Monginella* seria a primeira ocorrência da família Plicatounionidae para o Mesozoico da América do Sul. Se trataria ainda da única família de bivalves não-marinhos compartilhados entre o oeste do Gondwana e o noroeste Africano durante todo o Mesozoico (VAN DAMME et al., 2015). Uma breve discussão paleogeográfica acerca da importância destes dados está presente no Apêndice C deste documento. No momento, trabalhamos ainda para o reconhecimento mais preciso do gênero *Monginella*, visto que a musculatura anterior dos espécimes brasileiros não apresenta bom estado de preservação. Este gênero é caracterizado por possuir a cicatriz do músculo retrator pedial anterior distintamente separada daquela do adutor anterior.

6 CONCLUSÃO

A partir dos dados obtidos e analisados na presente pesquisa, foi possível traçar uma série de conclusões relevantes no contexto da evolução geológica da Bacia do Araripe durante o Albiano, bem como da composição de sua malacofauna.

Investigações estratigráficas pormenorizadas, somadas a um mapeamento detalhado da Formação Crato, permitiram o reconhecimento de uma nova camada-chave dentro da sucessão sedimentar da unidade, aqui referida como Camada “Três Irmãos”. Possuindo espessura centimétrica a métrica, a Camada “Três Irmãos” apresenta um conjunto de atributos litológicos e paleontológicos que tornam-na facilmente detectável em amplas áreas ao longo da faixa de afloramentos da Formação Crato. Ademais, a Camada “Três Irmãos” representa uma abrupta mudança nos processos deposicionais da Formação Crato, onde um ambiente hipersalino e predominantemente carbonático foi subitamente substituído por um ambiente preponderantemente siliciclástico, com prevalência de sedimentação fina. As características paleoambientais detectadas na camada correspondem às de uma grande laguna de água doce, com uma ampla planície lamosa, por sua vez, contendo intensa bioturbação. Em suma, os atributos litológicos e paleontológicos descritos para a Camada “Três Irmãos” fornecem-na uma significativa importância para a realização de correlações litoestratigráficas intrabasinais, sendo ela, portanto, uma importante ferramenta para estudos geológicos regionais.

Outrossim, na Camada “Três Irmãos” foram encontrados bivalves autóctones a parautóctones e, notavelmente, nenhum deles pôde ser alocado em táxons marinhos, ainda que isso tenha sido largamente feito pela escassa literatura que trata do assunto. Dentre os elementos faunísticos encontrados na unidade, inclui-se o novo gênero descrito *Cratonaia* gen. nov. Este, por sua vez, detém características morfológicas típicas da subordem Silesunionidina, e o arranjo de suas cicatrizes musculares anteriores assemelham-se às daquelas da superfamília Silesunionoidea. A alocação deste novo gênero a uma família específica dentro de Silesunionoidea permanece nebulosa, visto que as cicatrizes de músculos pediais apresentam divergências concernentes ao arranjo, tamanho e distribuição quando comparadas às daquelas das famílias

Silesunionidae e Unionellidae, ambas pertencentes à superfamília Silesunionoidea. Foi, ainda, descrita uma nova espécie, *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. que, por sua vez, muito provavelmente se tratava de uma espécie endêmica da Bacia do Araripe durante o Cretáceo Inferior.

A presença de *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. na Bacia do Araripe demonstra que bivalves da superfamília Silesunionoidea não estão restritos ao Triássico, como previamente pensado. Sua presença teria se estendido também ao Cretáceo, sendo esta ocorrência de *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. a mais recente conhecida até o momento para este grupo.

Além de *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., mais duas novas espécies foram também descritas para a Formação Crato. São elas *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. e *Monginella bellaradiata* sp. nov. Estas espécies constituem o primeiro registro de membros da superfamília Trigonioideoidea (Ordem Unionida) para o Cretáceo Inferior da América do Sul. O reconhecimento destas espécies confirma o fato de que Trigonioideoidea possuem uma distribuição geográfica bem mais ampla do que o estabelecido até então, ocorrendo também no oeste do Gondwana. Finalmente, chega-se também à conclusão de que o registro paleontológico de ambas as superfamílias (i.e., Trigonioideoidea e Silesunionoidea), é pouco conhecido e/ou incompleto. A paleobiogeografia destes táxons está distante de ser inteiramente compreendida.

Tendo isso em mente, é possível pensar em diversos possíveis caminhos para abordagens científicas futuras, como por exemplo a condução de um estudo paleoautoecológico destas novas espécies. A realização de análises morfofuncionais destes fósseis pode propiciar uma compreensão mais detalhada acerca de seus hábitos de vida, bem como de aspectos paleoecológicos e paleogeográficos da unidade. Salienta-se que aspectos paleogeográficos constituem discussão de grande importância científica para a geologia do Gondwana.

Pode-se pensar ainda em uma avaliação tafonômica de detalhe. Dada a quantidade de espécimes e informações tafonômicas obtidas ao longo do

período abrangido por este estudo, tornar-se-ia possível a geração de um robusto e confiável arcabouço de dados que poderia ser de grande auxílio à compreensão de aspectos paleoambientais e sedimentológicos associados ao depósito. A importância de um estudo abordando este tema é ainda mais potencializada dado o pouco desenvolvimento acerca do tópico.

Finalmente, pode-se pensar, a longo prazo, em novas prospecções paleontológicas em áreas que possam estar correlacionadas com a unidade descrita. Isso poderia auxiliar a preencher lacunas taxonômicas e paleobiogeográficas que ainda persistem na paleontologia das superfamílias Silesunionoidea e Trigonioideoidea.

REFERÊNCIAS

- AGASSIZ, L. **Recherches sur les poissons fossiles**. Neuchatel: Petitpierre, 1833.
- 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, 1859.
- ARAI, M. Reply to the comments of Assine et al. (Comments on paper by M. Arai "Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective"). **Brazilian Journal of Geology**, v. 46, p. 9-13, 2016.
- 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.
- ASSINE, M.L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 22, p. 289-300, 1992.
- _____. (2007). Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, p. 371-389.
- ASSINE et al. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 22, n. 1, p. 3-28, 2014.
- _____. et al. (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, n. 1, p. 3-7, 2016.
- 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.
- BARBOSA, J.A. et al. Bivalves da Formação Crato, Bacia do Araripe. **Paleontologia em Destaque**, v. 20, p. 41-42, 2004.
- BARBOSA, O. Notas sobre plantas fósseis da Formação Cícero Dantas do Cretáceo da Bahia. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 22, n. 1, p. 25-28, 1950.
- BARDOLA, T.P. **Caracterização Paleoambiental dos Carbonatos Microbiais do Membro Crato, Formação Santana, Aptiano-Albiano da Bacia do Araripe**. 2015. 147 f. Tese de Doutorado (Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- BATE, R.N. Phosphatized ostracod with appendages from the Lower Cretaceous of Brazil. **Palaeontology**, v. 15, n. 3, p. 379-393, 1972.
- BAUER, G.; WÄTCHLER, K. (Eds.). **Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida**. Berlin: Springer-Verlag, 2001.

BEURLIN, K. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 23, 1963, Recife, **Anais...** São Paulo: Universidade de São Paulo, 1963, p. 47.

_____. (1964). As espécies dos Cassiopinae, nova subfamília dos Turritellidae, no Cretáceo do Brasil. **Arquivos de Geologia**, n. 5, p. 1-44.

_____. (1966). Novos equinóides do Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 38, n. 3-4, p. 455-464.

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

BIELER, R. et al. Classification of bivalve families. **Malacologia**, v. 52, p. 113-133, 2010.

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

BRITO, I.M. Nota preliminar sobre uma nova efêmera do Cretáceo do Ceará (Insecta Ephemeroptera). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, 1987, **Anais...**, Rio de Janeiro: Museu de Ciências da Terra, p. 593-597.

BROWN, D. **Bury My Heart at Wounded Knee: An Indian History of the American West**. New York: Holt, Rinehart & Winston, 1970.

BRUNO, A.P.S.; HESSEL, M.H. Registros paleontológicos do Cretáceo Marinho na Bacia do Araripe. **Estudos Geológicos**, v. 16, p. 39-49, 2006.

BUSCALIONI, A.D.; POYATO-ARIZA, F.J. Las Hoyas: A Unique Cretaceous Ecosystem. In: KHOSLA, A.; LUCAS, S.G. (Eds.). **Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography**. New Mexico: University of New Mexico Press, 2016. v. 71, p. 51-63.

CAMPOS, D.A.; KELLNER, A.W.A. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 57, p. 453-466, 1985.

CAMPOS, D.R.B. Primeiro registro fóssil de Scorpionoidea na chapada do Araripe (Cretáceo inferior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 58, n. 1, p. 135-137, 1986.

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.

CARTER, J.G. et al. A synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca). **Paleontological Contributions**, v. 4, p. 1-47, 2011.

CARVALHO, A.R.A.; BARRETO, A.M.F. Novos materiais de *Araripemys barreto* da Formação Romualdo (Albiano – Bacia do Araripe), Pernambuco, Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 25, n. 1, p. 3-14, 2015.

CARVALHO, M.S.S.; SANTOS, M.E.C.M. Histórico das pesquisas paleontológicas na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências da UFRJ**, v. 28, p. 15-34, 2005.

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 (Geologia Regional) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista. Rio Claro.

CHEN, J. Classification and evolution of non-marine trigonioids (Bivalvia). **Advances in Science of China, Earth Sciences**, v. 2, p. 141-152, 1987.

COMISSÃO ESPECIAL DE NOMENCLATURA ESTRATIGRÁFICA – SBG. Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica: Guia de Nomenclatura Estratigráfica. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 16, n. 4, p. 370-415, 1986.

COPE, E.D. On two extinct forms of Phisostomi of the Neotropical region. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 12, p. 53-55, 1871.

COX, L.R. Lamellibranchia from the Karoo Beds of the Ruhuhu Coalfields, Tanganyika Territory. **The Quaterly Journal of the Geological Society of London**, v. 88, p. 623-633, 1932.

COX, L.R. Notes on Trigoniidae, with outlines of a classification of the family. **Malacological Society of London, Proceedings**, v. 29, n. 2-3, p. 45-70, 1952.

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

CUSTÓDIO, M.A. **Arquitetura Estratigráfica da Formação Romualdo, pós-rito da Bacia do Araripe, Brasil**. 2017. 78 f. Dissertação de Mestrado (Geociências e Meio Ambiente) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

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

D'ERASMO, G. Ittioliti Cretacei del Brasile. **Atti della Reale Accademie delle Scienze fisiche e Matematiche**. Napoli, v. 1, n. 3, p. 1-44, 1938.

DESMOULINS, C. Description d'une nouveau genre de coquille vivant, bivalve, des mers du Chile. **Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux**, v. 5, n. 26, p. 83-92, 1832.

DUARTE, L.; JAPIASSU, A.M.S. Vegetais Meso e Cenozóicos do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, p. 443, 1971.

DUNKLE, D.H. The cranial osteology of *Notelops brama* (Agassiz) and Elopoid Fish from the Cretaceous of Brazil. **Lloydia**, v. 3, n. 3, p. 157-190, 1940.

EINSTEIN, A. Why Socialism?. **Monthly Review**, v. 1, n. 1, p. 59-61, 1949.

ETHERIDGE, R. The invertebrate fauna of the Hawkesbury-Wianamatta Series. **Memoirs of the Geological Survey of New South Wales Palaeontology**, v. 1, p. 1-26, 1888.

FARINA, M. Sequência plumbífera do Araripe – mineralização sulfetada no Cretáceo sedimentar brasileiro. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, 1974, Porto Alegre. **Anais...** São Paulo: Sociedade Brasileira de Geologia, 1974. p. 61-77.

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

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.

GARDNER, G. Geological notes during a journey from the coast into the interior of the Province of Ceará, in the North of Brazil. **Edinburgh New Philosophical Journal**, v. 30, p. 75-82, 1841.

GRAY, J.E. Molluscs. **Synopsis of the contents of the British Museum**, v. 44, p. 81-92, 1842.

_____. (1854). A revision of the arrangement of the families of bivalve shells (Conchifera). **The Annals and Magazine of Natural History series 2**, v.14, n. 79, p. 408-418.

HAWK, B. **Autobiography of Ma-ka-tai-me-she-kia-kiak, or Black Hawk, embracing the traditions of his nation, various wars in which he has been engaged, and his account of the cause and general history of the Black Hawk war of 1832, his surrender, and travels through the United States.** Rock Island: J.B. Patterson, 1882.

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.

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. **Elementos Fundamentais de Tafonomia.** Porto Alegre: Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2002.

JAIN, K.P.; MILLEPIED, P. Cretaceous microplankton from Senegal Basin, NW Africa, I. Some new genera, species and combinations of dinoflagellates. **The Paleobotanist**, v. 20, p. 22-32, 1973.

JORDAN, D.S.; BRANNER, J.C. The Cretaceous fishes of Ceara, Brazil. **Smithsonian Miscellaneous Collection**, v. 5, n. 1, p. 1-29, 1908.

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

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

KÜTZING, F.T. **Species algarum**. Leipzig: F.A. Brockhaus, 1849.

LIMA, M.R. **Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil)**. 1978. 335 f. Tese de Doutorado (Paleontologia e Estratigrafia) — Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.

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

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

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.

MALDANIS, L. et al. Heart fossilization is possible and informs the evolution of cardiac outflow tract in vertebrates. **eLife**, 5e14698, 2016.

MANTELL, G.A. **A pictorial atlas of fossil remains**: consisting of coloured illustrations selected from Parkinson's "Organic remains of a former world" and Artis' "Antediluvian phytology". London: H.G. Bohn, 1850.

MARTILL, D.M. The preservation of fossil fishes in concretions from the Cretaceous of Brazil. **Palaeontology**, v. 30, 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.

MARTILL, D.M. et al. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: the Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. **Palaeontology**, v. 48, n. 6, p. 1399-1408, 2005.

_____. et al. (2007a). **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an ancient world**. New York: Cambridge University Press.

_____. et al. (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.

_____. et al. (2008). Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of northeast Brazil. **Cretaceous Research**, v. 29, n. 4, p. 649-658.

MARTILL, D.M.; WILBY, P.R. Stratigraphy. In: MARTILL, D.M. (Ed.). **Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil: Field Guides to Fossils 5**. Londres: The Paleontological Association, 1993. p. 20-50.

MARTINS-NETO, R.G. Um novo gênero de Orthoptera (Insecta, Grylloidea) da Formação Santana, Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior), Nordeste do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, 1987, **Anais...**, p. 559-609.

_____. (1988a). A new fossil insect (Homoptera, Cixiidae) from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Northeast Brasil. **Interciência**, v. 13, n. 6, p. 313-316.

_____. (1988b). A new genus and species of Cixiidae (Homoptera, Fulgoroidea) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) Araripe Basin, northeast, Brazil. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 11, n. 26, p. 7-140.

_____. (2006). 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.

MARTINS-NETO, R.G.; KELLNER, A.W.A. Primeiro registro de pena na Formação Santana (Cretáceo Inferior), bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 60, n. 1, p. 61-68, 1988.

MARTINS-NETO, R.G.; VULCANO, M.A. Neuropteros (Insecta: Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo inferior, bacia do Araripe, Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 60, n. 2, p. 189-201, 1988.

_____; _____. (1989a). Amphiesmenoptera, (Trichoptera, Lepidopetra) na Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. I – Lepidoptera (Insecta) com descrição de novas espécies. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 61, n. 4, p. 460-466.

_____; _____. (1989b). Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. II. Superfamília Myrmeleontoidea. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 33, n. 2, p. 367-402.

MAURY, C.J. Fósseis Terciários do Brasil com Descrição de Novas Formas Cretáceas. **Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil**, v. 4, p. 1-665, 1925.

_____. (1937). O Cretáceo de Sergipe. **Monografia do Serviço Geológico de Mineralógico do Brasil**, v. 11, p. 1-283.

MAWSON, J.; WOODWARD, A.S. On the Cretaceous Formation of Bahia (Brazil), and on vertebrate fossils collected therein. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 63, p. 128-142, 1907.

MELO Júnior., J.L. de; OLIVEIRA, P.E de. Novas localidades fossilíferas do Nordeste da Baía. **Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, Boletim**, n. 103, 1939.

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.

MÖLLER, H.P.C. Index Molluscorum Groenlandiae. **Naturhistorisk Tidsskrift**, v. 4, p. 76-97, 1842.

MORAES, L.J. Estudos geológicos no Estado de Pernambuco, Brasil. **Serviço Geológico Mineral do Brasil**, v. 32, p. 1-100, 1928.

MORRIS, F.K. Central Asia in Cretaceous time. **Bulletin of the Geological Society of America**, v. 47, p. 1477-1534, 1936.

NETA, A.L.C.L. et al. Descrição de bivalves fósseis da Formação Crato, Aptiano da Bacia do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DA PALEONTOLOGIA, 25, 2017, Ribeirão Preto. **Boletim de Resumos...** Ribeirão Preto: Universidade de São Paulo, 2017, p. 218.

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.M.L.; CABRERA, L. Uma nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, nordeste de Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 5, 1999, Serra Negra. **Boletim...** São Paulo: Universidade Estadual Paulista, 1999, p. 279-285.

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.

OSÉS, G.L. et al. Deciphering pyritization-kerogenization gradient for fish soft-tissue preservation. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1468, p. 1-15, 2017.

PANNEKOEK, A. **Marxism and Darwinism**. Chicago: C.H. Kerr & Co., 1912.

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.

PINTO, I.D.; PURPER, I. A new blattoid from the Cretaceous of Brazil. **Pesquisas**, v. 18, p. 31-38, 1986.

PONTE, F.C.; APPI, C.J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36, 1990, Natal. **Anais...** Natal: Sociedade Brasileira de Geologia, 1990, p. 211-226.

PRICE, L.I. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, p. 451-461, 1971.

_____. (1973). Quelônio *Amphichelydia* no Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 3, p. 84-95.

REGALI, M.S.P. A idade dos evaporitos da plataforma continental do Ceará, Brasil, e sua relação com os outros evaporitos das bacias nordestinas. **Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo**, v. 7, p. 139-143, 1989.

SALES, A.M.F. **Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação**

Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: significado estratigráfico e paleoambiental. 2005. 173 f. Tese de Doutorado (Geologia Sedimentar) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.

SANTOS, F.H. et al. Análise de fácies e petrografia de uma seção do Membro Crato em Nova Olinda (CE): contribuições à história deposicional e diagenética do neoaptiano na Bacia do Araripe. **Revista Geologia USP**, v. 17, n. 3-18, 2017.

SAYÃO, J.; KELLNER, A.W.A. Pterosaur wing with soft tissue from the Crato Member (Aptian – Albian), Santana Formation, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, p. 15-75A, 1998.

SCHWEITZER, M.H. et al. Soft tissue and cellular preservation in vertebrate skeletal elements from the Cretaceous to the present. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1607, p. 183-197, 2007.

SEILACHER, A. Begriff und Bedeutung der Fossil Lagerstätten. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, v. 1, p. 34-39, 1970.

SEILACHER, A. et al. Sedimentological, ecological and temporal patterns of Fossil-Lagerstätten. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 311, p. 5-23, 1985.

SILVA, M.A.M. Lower Cretaceous unconformity truncating evaporite-carbonate sequence, Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 16, n. 3, p. 306-310, 1986a.

_____. (1986b). Lower Cretaceous sedimentary sequences in the Araripe Basin, Northeastern Brazil: A Revision. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 16, n. 3, p. 311-319.

_____. (1988). Evaporitos do Cretáceo da Bacia do Araripe: ambientes de deposição e história diagenética. **Boletim Geológico da Petrobrás**, v. 2, n. 1, p. 53-63.

SILVA, M.D. Primeira ocorrência de *Charophyta* na Formação Santana (Cretáceo) do Grupo Araripe, Nordeste do Brasil. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA, 7, 1975, Fortaleza. **Anais...** São Paulo: Universidade de São Paulo, 1975, p. 67-73.

_____. (1978a). Ostracodes do furo SE-2 — Formação Santana (Cretáceo inferior) grupo Araripe. Área da Casa de Pedra-Ipubi, Pernambuco, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 30, Recife, **Anais...**, São Paulo: Universidade de São Paulo, p. 1002-1013.

_____. (1978b). Ostracodes da Formação Santana (Cretáceo inferior) grupo Araripe. Nordeste do Brasil. I – Novas espécies do gênero *Bisulcocyparis*. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 30, Recife, **Anais...**, São Paulo: Universidade de São Paulo, p. 1014-1022.

SILVA, M.D.; ARRUDA, G.P. Insetos (Hymenoptera) cretáceos do Grupo Araripe — Nordeste do Brasil. **Anais do Instituto de Ciências Biológicas**, v. 3, n. 1, p. 45-54, 1976.

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-SANTOS, R.. Revalidação de *Aspidorhynchus comptoni* Agassiz, do Cretáceo do Ceará, Brasil. **Notas preliminares e estudos da Divisão de Geologia e Mineralogia**, n. 29, p. 1-10, 1945.

_____. (1947). Uma redescoberta de *Dastilbe elongatus*, com algumas considerações sobre o gênero *Dastilbe*. **Notas preliminares e estudos da Divisão de Geologia e Mineralogia**, n. 42, p. 1-7.

_____. (1958). *Leptolepis diasii* novo peixe fóssil da serra do Araripe. **Notas preliminares e Estudos da Divisão de Geologia e Mineralogia**, n. 108, p. 1-15.

_____. (1960). A posição sistemática de *Enneles audax* Jordan & Branner da Chapada do Araripe, Brasil. **Monografias da Divisão de Geologia e Mineralogia**, n. 17, p. 1-25.

_____. (1970). A paleoictiofauna da Formação Santana — Holostei: Família Girodontidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 42, n. 3, p. 445-542.

_____. (1971). Nouveau genre et espèce d'Elopidae du Bassin Sédimentaire de la Chapada do Araripe. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, n. 2, p. 439-442.

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

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

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

SMALL, H.I. Geologia e Suprimento de Água Subterrânea no Piauí e Parte do Ceará. **Inspetoria de Obras Contra Secas do Recife**, v. 25, p. 1-80, 1913.

SPIX, J.B. von; MARTIUS, K.F.P. von. **Reise in Brasilien**. Augsburg: G. Jaquet, 1854.

STAROBOGATOV, Y.I. **Fauna Mollyuskov i Zoogeograficheskoe Raionirovanie Kontinental'nykh Vodoemov Zemnogo Shara [Fauna of molluscs and zoogeographic division of continental waterbodies of the globe]**. Leningrad: Nauka, 1970.

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

_____. (1976). À propos du Poisson fossile *Notelops brama* (Agassiz, L. 1841) du Crétacé Inférieur du Brésil et de sa position systematique au sein des Téléostéens primitifs. **Biologisch Jaarboek**, v. 44, p. 304-310.

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, paleogeografia 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. Excepcional preservation of soft tissues by microbial entombment: Insights into the taphonomy of the Crato *Konservat-Lagerstätte*. **PALAIOS**, v. 34, p. 331-348, 2019.

VIANA, M.S.S. **Estratigrafia e paleontologia da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. 1990. 107 f. Dissertação de Mestrado (Geologia) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.

VIANA, M.S.S.; NEUMANN, V.H.L. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE, riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: SCHOBENHAUS, C. et al. (Eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/DPRM — Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), 2002.

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, 2016.

WENZ, S. Le squelette axial et l'endosquelette caudal d'*Enneles audax*, Poisson Amiidé du Crétacé de Ceara (Brésil). **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle**, v. 490, n. 3, p. 341-348, 1977.

WELLNHOFER, P. *Araripedactylus dehmi* nov. gen., nov. sp., ein Fulgsaurier aus der Unterkreide von Brasilien. **Mitteilugen Bayer Stadt Palaontologie Histoire Geologie**, v. 17, p. 1157-1167, 1977.

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

WOODWARD, A.S. On the fossil Teleostean genus *Rhacolepsis*, Agass. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 535-542, 1887.

_____. (1890). On some Upper Cretaceous Fishes of the Family of Aspidorhynchidae. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 629-636.

APÊNDICE A^{5,6}

The “*Três Irmãos*” Bed, a key regional stratigraphic marker bed from the Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil



⁵Este apêndice é um artigo em co-autoria com F.G. Varejão, M.L. Assine, L.V. Warren, S.A. Matos, M.G. Rodrigues, F.T. Fürsich e M.G. Simões.

⁶O artigo encontra-se em estado de preparação, e será submetido ao periódico *Brazilian Journal of Geology*

Apêndice A

The Três Irmãos Bed, a key regional stratigraphic marker bed from the Crato Formation, Araripe Basin, NE Brazil

ABSTRACT

The Aptian Crato Formation is one of the main lithostratigraphic units of the Lower Cretaceous sedimentary succession of the Araripe Basin, NE Brazil. The unit is famous for its Crato *Konservat-Lagerstätte* that is mainly represented by microbially-induced, laminated limestones with exceptionally well-preserved fossils. Detailed (bed-by-bed) stratigraphic examination and mapping of the up to 90-m-thick Crato Formation in the eastern border of the basin, allowed the recognition of an important fossil-bearing muddy interval within this remarkable sedimentary unit. Herein, this fine-grained interval is formally defined as the Três Irmãos Bed, a key, regionally persistent, marker bed within the Crato Formation. In its type locality, Três Irmãos quarry (UTM 422,950 / 9,213,344), Nova Olinda county, Ceará State, the bed is an up to 0.85-m-thick interval characterized by tabular beds of intensely bioturbated mudstones that are intercalated with shales, fine-grained sandstones and heterolithic facies, right above the *Konservat-Lagerstätte* limestones. This interval was recognized in distinct localities along the outcrop belt of the unit, particularly at the Estiva (UTM 413,948 / 9,210,049), Batateira (UTM 449,866 / 9,198,487), and Caldas (UTM 459,349 / 9,186,902) localities. Bed thickness varies from 0.3 to 1.3 m, and the lower contact with the shales and the laminated limestones is always sharp, whereas the upper contact with the sandy siltstones, sandstones and heterolithic facies is transitional. Bivalves, small gastropods, rare ostracods, and carbonized plant remains, plus trace fossils are recorded in the bed. Bivalves and gastropods seem to be

indicative of freshwater to brackish conditions and are more diverse and abundant in the type locality. In summary, the Três Irmãos Bed is a shell-bearing mudstone bed, interpreted to be deposited in a freshwater muddy flat that occupied the entire eastern area of the Araripe Basin after the deposition of the fossil-rich laminated limestones, which are indicative of hypersaline lacustrine conditions. Therefore, the Três Irmãos Bed records abrupt and widespread changes in the basin and associated benthic paleocommunities as a result of regional changes in environments. Indeed, the bed is representative of a short-term isochronous regional paleoenvironmental event, when the type of sedimentation, bathymetry, water salinity, oxygenation and chemistry, among other environmental parameters, changed. Consequently, Três Irmãos Bed offers us a well-tied stratigraphic bed for regional correlation within the Aptian Crato succession of the Araripe Basin.

Keywords: bivalves, gastropods, trace fossils, epicontinental marine ingression, marker bed, Aptian.

INTRODUCTION

The Aptian Crato Formation of the Santana Group (*sensu* Assine *et al.* 2014, Neumann & Assine 2015), Araripe Basin, northeastern Brazil, is worldwide renowned for its exceptionally well-preserved fossils, which are found in lacustrine laminated limestones. These represent one of the main Cretaceous *Konservat-Lagerstätten* of the Gondwana (Maisey 1991, Martill *et al.* 2007a). Based on the absence of marine fossils (Neumann *et al.* 2003, Heimhofer *et al.* 2010) and the occurrence of clam shrimps, ostracodes and other continental fossils in some particular strata (*e.g.*, Coimbra *et al.* 2002, Neumann *et al.* 2003, Heimhofer *et al.* 2010), the Crato Formation is interpreted as a mixed carbonate-siliciclastic succession deposited in a lacustrine system.

This scenario is not entirely corroborated by sedimentological and paleontological data (*i.e.*, Bruno & Hessel 2006, Goldberg *et al.* 2019). Indeed, the recent record of microforaminifers in the top of the unit, right below the deposition of characteristic evaporite beds, attest the occurrence of a marine ingression in the unit (Goldberg *et al.* 2019). Before this, marine deposition was also verified by the presence of marine (or brackish) bivalves (Bruno & Hessel 2006) possibly in association with freshwater forms (see Beurlen 1963), suggesting that (1) the depositional history of this unit is much more complex than previous thought and (2) must be deeply reevaluated. Moreover, the exclusive occurrence of typical continental allochthonous fossils (*e.g.*, pterosaurs, angiosperms, clam shrimps) in some particular stratigraphic intervals (all associated to limestone beds), does not necessarily indicate that the whole unit was exclusively deposited under lacustrine conditions.

The recognition of intervals that are relevant for paleoenvironmental and paleogeographic purposes is of ultimate importance in the better characterization of the depositional record of the Crato Formation. Within the last years, during the detailed mapping and stratigraphic investigation of the Crato Formation in the scope of a broad

investigation of the Santana Group, we were able to (1) establish a stratigraphic-sedimentologic framework to the fossil occurrences other than those tied to the fossil-rich laminated limestones; and (2) identify intervals that are regionally relevant to paleoenvironmental interpretations and basinal correlation. Among them, the so-called Três Irmãos Bed is here formally described constituting a key *datum* for intrabasinal correlation.

GEOLOGICAL SETTING

The Araripe Basin developed by the Cretaceous fault reactivation of two major Neoproterozoic shear zones within the Borborema Province, in response to the opening of the southern and equatorial branches of the Atlantic Rift System (Matos 1992). The Aptian transitional phase of this basin is represented by the Barbalha, Crato, Ipubi and Romualdo formations that integrate the Santana Group (Assine *et al.* 2014, Neumann & Assine 2015). This was an important moment in the evolution of the Atlantic rifting due to the occurrence of the first marine connection between Central and South Atlantic waters (Koutsoukos *et al.* 1991). During this moment, the Araripe Basin was reached by an important epicontinental marine ingression that took place from the south to the north (Assine *et al.* 2016, Custódio *et al.* 2017, Fürsich *et al.* 2019).

The Aptian record of the Araripe Basin is marked by mixed carbonate-evaporite-siliciclastic depositional successions (Assine *et al.* 2014, Fig. 1B), emphasizing the Crato Formation, an up to 90-m-thick succession of interbedded limestones, shales, mudstones and sandstones interpreted as lacustrine system deposits (Heimhofer *et al.* 2010, Warren *et al.* 2017, Fig. 1). The Crato Formation holds a world-famous, fossil-rich deposit yielding exceptionally preserved continental fossils, making it one the most important Cretaceous insect-bearing *Konservat-Lagerstätten* (Hedges *et al.* 2008). Arthropods, fishes, turtles, pterosaurs, gymnosperms, and early flowering plants are the best-preserved

fossils (Martill *et al.* 2007a). Notably, true marine fossils are missing in most part of the unit, a fact used to assume a lacustrine origin to the whole unit (Coimbra *et al.* 2002, Neumann *et al.* 2003). However, the recent discovery of marine microforaminifers in the upper part of the unit, indicates that the marine ingression event (see Assine *et al.* 2016, Custódio *et al.* 2017, Fürsich *et al.* 2019) in the Araripe Basin, occurred before what was previously assumed (Goldberg *et al.* 2019).

MATERIALS AND METHODS

Recognition of the Três Irmãos Bed as key marker bed within the Crato Formation was made based on the Article B-7 of the Brazilian Stratigraphic Code of Nomenclature (see Petri *et al.* 1986, p. 373-374). Data is derived from a broad and detailed regional stratigraphic mapping of this unit tied to a high-resolution outcrop logging, plus drill hole core descriptions when available. Bed name is derived from the exposition available at the Nova Olinda limestone mining area (see below). Description of the sedimentary facies was based on the following features recorded in the deposits: geometry, texture, sedimentary structures, paleocurrents, taphonomy, body fossil content, and trace fossil associations.

During the field sampling of the Três Irmãos Bed, at least 433 individuals of mollusks (230 bivalves and 203 gastropods) were collected. These are deposited in the scientific collection of the Department of Zoology, São Paulo State University, Botucatu campus, São Paulo, Brazil. Taphonomy of the shells is briefly mentioned and the main biostratigraphic attributes and nomenclature used followed those of Kidwell *et al.* (1986), Brett & Baird (1986), Fürsich & Oschmann (1993).

RESULTS

Within the sedimentary succession of the Crato Formation, a relatively thin (~ 0.3 to 1.3 m) mollusk-bearing mudstone bed is readily recognizable immediately above the basal laminated limestone bank (see Fig. 1C and 2). The mudstone bed comprehends the base of a coarsening upward succession that grades to interbedded sandy siltstones and claystones with predominance of horizontal bioturbation. This interval is differentiated from the successions above and below based on either its distinct physical sedimentary properties and/or fossil content. The mud-dominated succession was mapped along the outcrop belt of the Crato Formation at the Nova Olinda, Crato and Barbalha counties, State of Ceará (Fig. 1), and is here formally recognized as the Três Irmãos Bed, as follows:

Formal Proposition

Category: Lithostratigraphic unit;

Hierarchy: Bed;

Derivation Name: Três Irmãos Bed or Three Brothers Bed (in a literal translation), given the fact that the best exposures of the bed are in the excavation sites of the Três Irmãos Mining Company, at the Nova Olinda County, Ceará State, NE Brazil (Fig. 3);

Type locality: The Três Irmãos quarry (UTM 422,950 / 9,213,344), Nova Olinda County (Fig. 3).

Description: At its type locality, the Três Irmãos Bed is positioned between fossil-rich laminated limestones and a heterolithic succession (see Fig. 3). The bed varies laterally in thickness between 0.3 m and up to 0.85 m. This is recorded in a mud-dominated interval characterized by up to 0.3-m-thick layers of sandy siltstones with massive aspect interbedded with very thin (up to 2 cm) laminae of claystone and gypsum. Small gastropods are common in the lower part while bivalves dominate the upper portions of

the sandy siltstone bed. Accumulations of bivalve shells, as cm-thick shell-beds, or coquinas, are not recorded. The bivalves are commonly recorded as dispersed articulated or disarticulated valves with moldic (internal, external and composite) preservation. Closed articulated bivalve shells are not *in situ* (*i.e.*, in life position). The sandy siltstones are characterized by intense bioturbation, which obliterates the original rock fabric.

Mudstones with incipient lamination are recorded directly above sandy siltstones. These are characterized by the presence of dispersed bivalve shells that are commonly articulated and predominantly preserved as splayed open valves. The entire interval presents flat base and convex-up morphology with several irregular v-shaped cracks filled by shale (neptunian dykes). Shales and heterolithic facies (linsen to wavy lamination) are recorded above the mollusk-bearing interval and are characterized by the presence of vertical trace fossils (*i.e.*, *Skolithos*, *Arenicolites* and *Diplocraterion*).

The Três Irmãos Bed at other localities: Estiva, Batateira, and Caldas

As commented above the bivalve-bearing mudstones of the Três Irmãos Bed can be mapped in distinct localities of the Araripe Basin (Figs. 1 and 2). All three sites (*i.e.*, Estiva and Batateira creek and Caldas quarry; Figs. 4-6) present the same stratigraphic, sedimentologic and paleontological attributes.

At the Estiva section (see Fig. 4), the Três Irmãos Bed is a 0.5-m-thick gray to green mudstone with butterfly-splayed bivalves right above black shales. Above, thickening upward tabular layers of sandy siltstones are interbedded with claystones. Sandy siltstones present an incipient lamination marked by possible horizontal trace fossils. Dark shales with bioturbated (*i.e.*, *Skolithos*) linsen beddings are also recorded. As usually, the bivalves are dispersed to loosely packed in the sedimentary matrix, mainly concordant (convex-up) to the bedding. Both articulate and disarticulate shells occur, but

the vast majority are splayed valves. Among the few disarticulated specimens, the right valves predominate.

The Batateira creek section has the thickest record of the Três Irmãos Bed. Locally, at its base, black shales are recorded followed by 1.1-m-thick tabular gray mudstone bed (Fig. 5). The mudstones are mainly massive, although incipient lamination produced by horizontal traces can be observed. In the basal interval, bivalves are the dominant fossils, which are disperse in the matrix and typically preserved as splayed-out individuals, with subordinate occurrence of gastropods. No significant left/right 50-50 valve ratio deviation is noted within the disarticulated valves. Yet, the isolated valves are commonly recorded in a convex-up posture. The succession thickens towards the top of the bed (see Fig. 5). Tabular and incipiently laminated layers of siltstone occur separated by thin levels of horizontally (*Lockeia* and *Planolites*) bioturbated claystones filled by sand. Above, black shales and interbedded fine-grained sandstones with through cross-bedding, ripple cross lamination and hummocky cross-stratification are recorded.

At the Caldas quarry, the Três Irmãos Bed is a 0.9-m-thick grey mudstone bed (Fig. 6). In the mudstone, clam shrimps are commonly recorded in the basal portions. Bivalves with articulated splayed-out shells are documented in the middle of the fossiliferous interval and carbonized and plant fragments are common in the upper part. Above the fossil-rich mudstone bed, the succession is dominated by intercalation of cm-scale tabular beds of sandy siltstones and thin laminae (~2 cm) of claystones. The bivalves occur as disperse elements in the mudstone and are mainly represented by articulated valves, especially splayed-out ones. The disarticulated shells are typically concordant to bedding plane, either convex-up or down. Among the disarticulated specimens the number of right and left valves is similar.

DISCUSSION

Paleontological content

As previously discussed, the presence of bivalve shells is a key feature distinguishing the studied mud-dominated marker bed from the beds immediately above and below. Notably, the occurrence of bivalves in this interval is known since the '60s, though they are still undescribed. Beurlen (1963, p.15) was one of the first authors to note that the mudstone recorded a distinct shell accumulation mainly dominated by small Unionidae bivalves in association with frequent plant remains, a condition also noted by us. Data in Beurlen (1963) was gathered from a dark mudstone of the Crato Formation cropping out in the vicinities of the city of Crato, in the so-called Romualdo Ranch where the rocks of the Santana Group are well exposed in deep gullies. However, neither the shells, nor the mudstones were illustrated or described by Beurlen (1963). Bivalves in the Crato Formation were also mentioned by Mabesoone & Tinoco (1973), mainly based on data by Beurlen.

Martill & Wilby (1993), and Martill *et al.* (2005, 2007a, b) were among the first authors to clearly state that the bivalve-bearing mudstones of the Crato Formation were stratigraphically placed immediately above the basal laminated limestones of this unit. Martill *et al.* (2005, p. 1402), also noted that the bivalves may be unionids. In a meeting abstract, Barbosa *et al.* (2004) noted that the bivalve-bearing mudstones of the Crato Formation are recorded in distinct localities of the eastern margin of the Araripe Basin, in the sedimentary succession cropping out at the Batateira river, or in mining expositions, such as the Caldas, André (= Três Irmãos) and Pedra Branca quarries, all in the State of Ceará. In all these localities, the bivalve-bearing mudstones are above the basal laminated limestone bank (Barbosa *et al.*, 2004). These authors mentioned the presence of marine bivalves, such as *Yoldia* (*Yoldia*) sp., *Barbatia* (*Cucullaearca*) sp., and *Malletia*

(*Malletia*) sp., plus the freshwater genus *Pseudohyria*. Again, the bivalves were not illustrated or described. Based on data in Barbosa *et al.* (2004), Bruno & Hessel (2006) commented on the presence of those marine and freshwater genera in the Crato Formation, suggesting that they may have lived under euryhaline conditions. On the other hand, Van Damme *et al.* (2015, p. 189), stated that the record of ‘unionid bivalves’ in the upper part of the Early Cretaceous Crato Formation by previous authors is probably erroneous, highlighting that no data has ever been published with their taxonomic description.

Gastropods are very common in the Três Irmãos Bed, especially in its type section and in the Batateira creek. The shells are preserved mainly as tiny (2.9 - 12.3 mm) internal and external molds. Fragmentation is uncommon and the specimens are dispersed, generally showing compaction-related deformation. Conispiral, turritiform/fusiform and high-spined shells strongly predominate, planispiral shells, in turn, are very rare. The presence of gastropods in the Crato Formation was recognized in the literature only by Santos *et al.* (2017), when they were identified as hydrobiids. Indeed, the outline of the commonest morphotypes found in the Três Irmãos Bed resembles the shells of gastropods of that family, which are characteristically colonize freshwater and brackish water environments (Kabat & Hersher 1993). Other conispiral morphotypes show axial ornamentation, typical of some rissoid gastropods. Most of the Rissoidae species are marine, just few species colonize brackish waters (Ponder 1984). The poor preservation of the specimens hampers the precise taxonomic identification of the Crato gastropods.

The formal description of the bivalves and gastropods recorded in the Três Irmãos Bed is out of the scope of this contribution but, from our observations, the most common bivalves recorded in this bed cannot be confidently assigned to true marine groups. None of the available bivalve specimens in our collection has a typical taxodont hinge, as in

Yoldia or *Barbatia*. Therefore, they cannot be easily referred to these genera. On the contrary, the three most common bivalve species found in the Três Irmãos Bed have the typical elliptical to subovate outline, and ornamentation, found in non-marine Unionida bivalves (Fig. 7).

Paleoenvironmental and stratigraphic significance

The lacustrine deposits of the lower part of the Crato Formation are covered by a mollusk-bearing mudstone interval that can be easily tracked for tens of kilometers (Fig. 2). This thin (dm- to m-thick) interval contains marine/brackish bivalves (Bruno and Hessel, 2006, p. 36) and gastropods (Santos *et al.* 2017), associated to non-marine freshwater forms (Unionida, see Martill 2005, Bruno & Hessel 2006), suggesting variable salinity in the system. In this scenario the freshwater forms may have lived under a freshwater muddy flat.

The thickness of the bivalve-bearing bed decreases towards the northern basin margin. In the distal settings, the thickness of this marker bed increases, and the mud facies are overlain by coarse-grained facies registering a coarsening-upward succession. Shales, heterolithic facies, and sigmoid cross-bedded sandstones with mud drapes are recorded above the mollusk-bearing mudstones, and are characteristic of tidally-influenced sedimentation. In this manner, the Três Irmãos Bed registers the final moments of a transgressive cycle that culminated into an epicontinental marine ingression in the Crato Formation.

FINAL REMARKS

Detailed stratigraphic study and mapping of the Crato Formation of the Araripe Basin allowed us to recognize a set of lithological and paleontological attributes that characterizes the so-called Três Irmãos Bed. This ca. 1-m-thick siliciclastic-dominated

interval can be recognized and mapped in vast areas of the outcrop belt of the Crato Formation. Both geological and paleontological information suggest that the bed would have been deposited in freshwater muddy flats with variable salinity. The Três Irmãos Bed marks abrupt changes in sedimentation, when the hypersaline carbonate-dominated system was suddenly replaced by a siliclastic, fine-grained one. Among the most common fossils in the bed, none of the bivalves can be confidently assigned to marine groups, and they probably belong to non-marine Unionida families. Taphonomic information indicate that these bivalves are parautochthonous to autochthonous elements in the mudstones of the Três Irmãos Bed.

Recognition of the Três Irmãos Bed is very useful in intrabasinal lithostratigraphic correlations (Fig. 2), and those are an important geological tool in surface, regional studies. In this context, the lower limit of the Três Irmãos Bed is particularly useful as a *datum* given its sharp basal contact with the underlying laminated limestones of the Crato Formation (Fig. 2).

ACKNOWLEDGMENTS

Financial support to this work was provided by the São Paulo State Research Foundation (FAPESP 2016/13214-7; 2017/22036-8; 2017/20803-1; 2018/01750-7). Partial financial support was also offered by CNPq (401039/2014-5), and Petrobras (2014/00519-9). This work was made with institutional support of the São Paulo State University. M.L. Assine, M.G. Simões and L.V. Warren are fellows of CNPq.

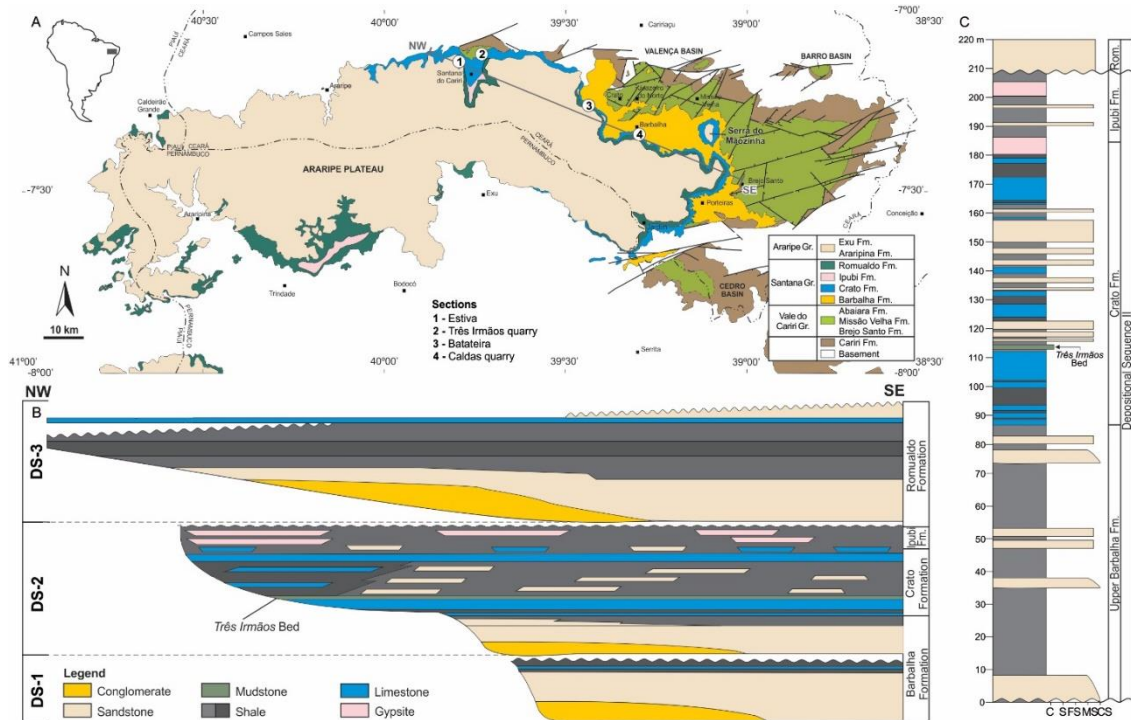
REFERENCES

- Assine, M.L., Perinotto, J.A. de 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. *Bol. Geociencias 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 J. Geol.* 46, 3–7.
- Barbosa, J.A., Hessel, M.H., Neumann, V.H. 2004. Bivalves da Formação Crato, Bacia do Araripe. *Paleontologia em Destaque*, Porto Alegre, 20(49): 41-42.
- Beurlen, K. G. 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. In: Congresso Brasileiro de Geologia, Anais. Sociedade Brasileira de Geologia, Recife, p. 47.
- Brett, C.E., Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaaios* 1:207-227.
- Bruno, A.P.S., Hessel, M.H. 2006. Registros paleontológicos do Cretáceo marinho da Bacia do Araripe. *Estudos Geológicos* 16, 30-49.
- Coimbra, J.C., Arai, M., Carreño, A.L. 2002. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. *Geobios* 35, 687–698.
- 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. *Sediment. Geol.* 359, 1–15.
<https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2017.07.010>
- Fürsich, F.T., Oschmann, W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society of London*, 150:169-185.
[doi:10.1144/gsjgs.150.1.0169](https://doi.org/10.1144/gsjgs.150.1.0169)

- 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.
- Goldberg, K., Preamor, 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.
- Heads, S.W., Martill, D.M., Loveridge, R.F. 2008. Palaeoentomological Paradise: the Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Bull. R. Entomol. Soc.* 32, 91–98.
- Heimhofer, U., Ariztegui, D., Lenniger, M., Hesselbo, S.P., Martill, D.M., Rios-Netto, A.M. 2010. Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, North-eastern Brazil). *Sedimentology* 57, 677–694.
- Kabat, A.R., Hershler, R. 1993. The prosobranch snail family Hydrobiidae (Gastropoda: Rissooidea): review of classification and supraspecific taxa. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 547: 1–94.
- Kidwell, S.M.; Fürsich, F.T., Aigner, T. 1986. Conceptual framework for the analysis of fossil concentrations. *Palaaios* 1, 228–238.
- Koutsoukos, E.A.M., Mello, M.R., Azambuja Filho, N.C., Hart, M.B., Maxwell, J.R. 1991. The Upper Aptian-Albian Succession of the Sergipe Basin, Brazil: An Integrated Paleoenvironmental Assessment. *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.* 75, 479–498.
- Mabesoone, J.M., Tinoco, I.M. 1973. Paleocology of Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 14 (2), 97–118.

- Maisey, J.H. 1991. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. T.F.G. Publications 459 p.
- Martill, D.M., Wilby, P. 1993. Stratigraphy. In: Martill DM (Ed), Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. The Palaeontological Association, p. 20-50.
- Martill, D.M.; Robert, F.L.; 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*, v. 48, n. 6, p. 1399-1408.
- Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R.F. 2007a. The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World. Cambridge University Press, 625p.
- Martill, D.M., Loveridge, R., Heimhofer, U. 2007b. Halite pseudomorphs in the Crato Formation (Early Cretaceous, Late Aptian–Early Albian), Araripe Basin, northeast Brazil: further evidence for hypersalinity. *Cretac. Res.* 28, 613–620.
- Matos, R.M.D. 1992. The Northeast Brazilian Rift System. *Tectonics* 11, 766–791.
<https://doi.org/10.1029/91TC03092>
- Neumann, V.H., Borrego, A.G., Cabrera, L., Dino, R. 2003. Organic matter composition and distribution through the Aptian–Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Int. J. Coal Geol.* 54, 21–40.
- Neumann, V.H., Assine, M.L. 2015. Stratigraphic Proposal to the Post-Rift I Tectonic-Sedimentary Sequence of Araripe Basin, Northeastern Brazil, Strati 2015 – 2nd International Congress on Stratigraphy. *Berichte des Institutes für Erdwissenschaften der Universität Graz*, p. 274.
- Petri S., Coimbra A.M., Amaral G., Ponçano W.L. 1986. Guia de nomenclatura estratigráfica. *Revista Brasileira de Geociências*, 16(4): 376-415.
- Ponder, W.F. 1984. A review of the Genera of the Rissoidae (Mollusca: Mesogastropoda: Rissoacea). *Records of the Australian Museum, Suppl.* 4: 1–221.

- Santos, F.H., Azevedo, J.M., Junior, D.R.N., Souza, A.C.B, Mendes, M., Bezerra, I., Limaverde, S. 2017. Análise de fácies e petrografia de uma seção do Membro Crato em Nova Olinda (CE): contribuições à história deposicional e diagenética do neoptiano na Bacia do Araripe. *Revista do Instituto de Geociências – USP* 17, 3–18.
- Van Damme, D., Bogan, A.E., Dierick, M. 2015. A revision of the Mesozoic naiads (Unionoida) of Africa and the biogeographic implications. *Earth-Science Reviews* 147, 141–200.
- Warren, L.V., Varejão, F.G., Quaglio, F., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Poiré, D.G., Catto, B., Assine, M.L. 2017. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Facies* 63, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s10347-016-0484-6>



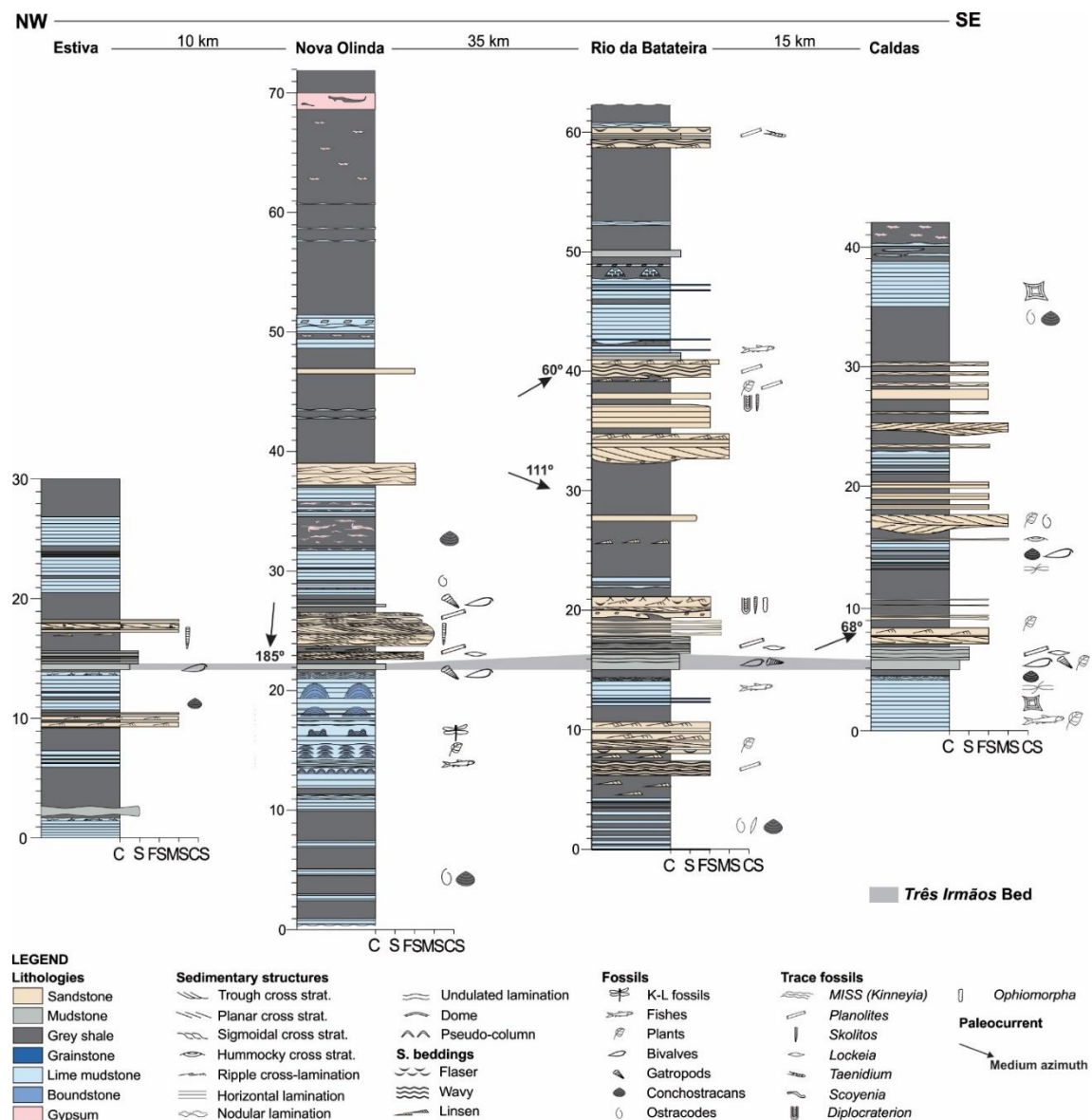


Figure 2. Main columnar sections of the Crato Formation highlighting the occurrence of the Três Irmãos Bed.

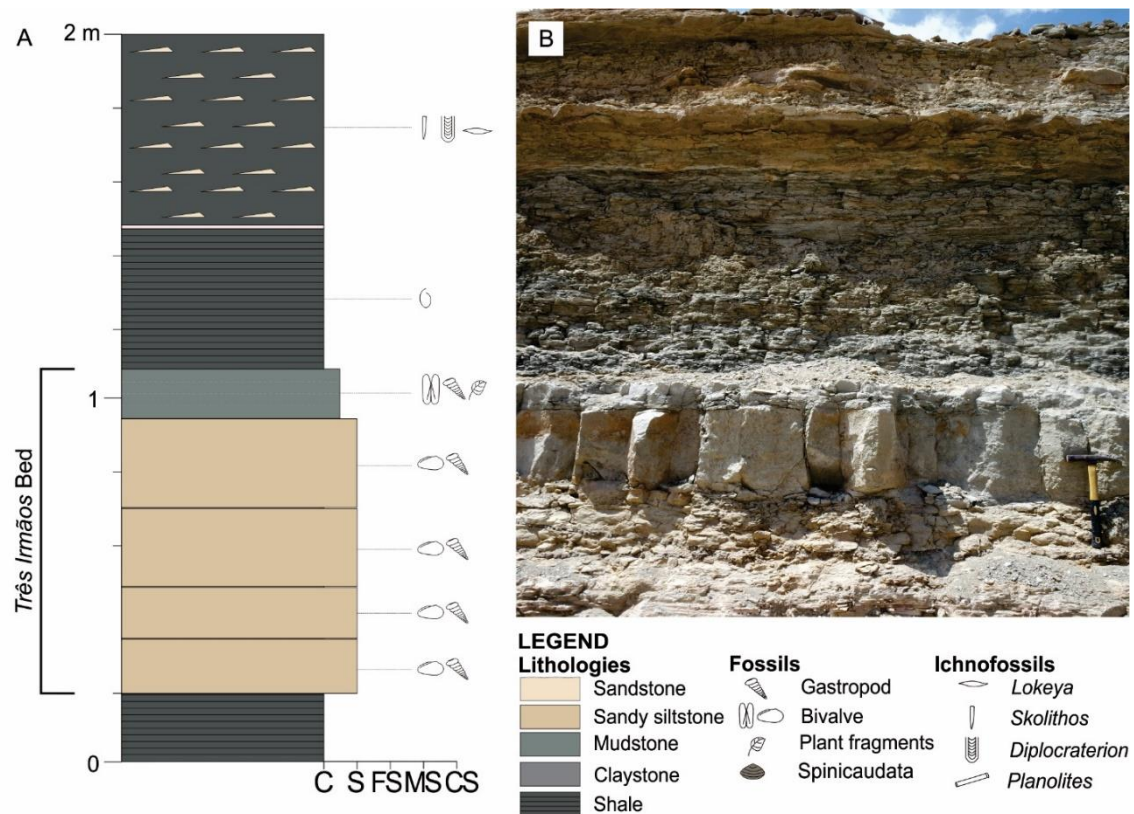


Figure 3. Detail of the Três Irmãos Bed in its type section (Três Irmãos quarry, Nova Olinda county, Ceará State, Brazil).

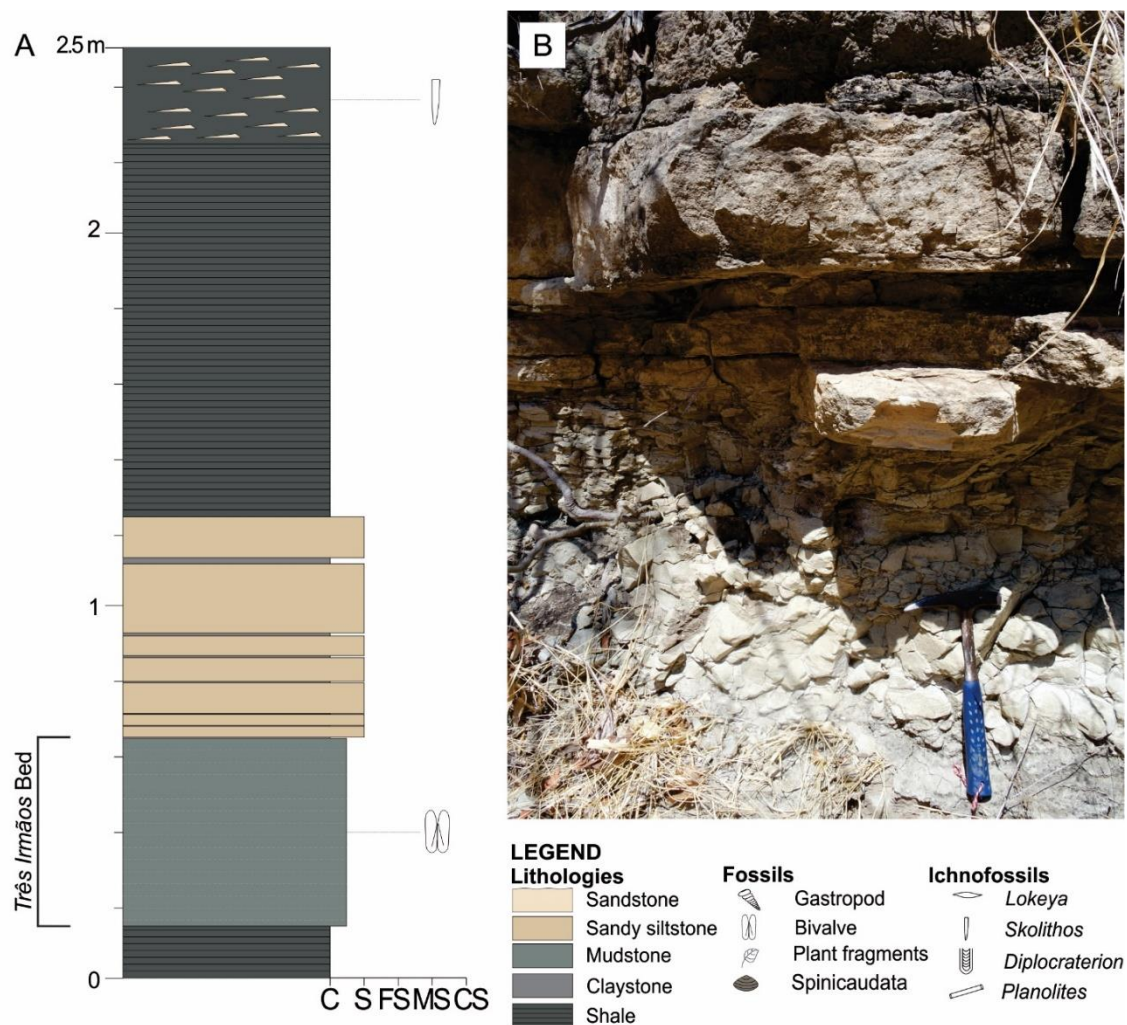


Figure 4. Detail of the Três Irmãos Bed in the Estiva creek section. (A) Columnar section showing the main fossils and ichnofossils stratigraphic position; (B) General view of the marker bed.

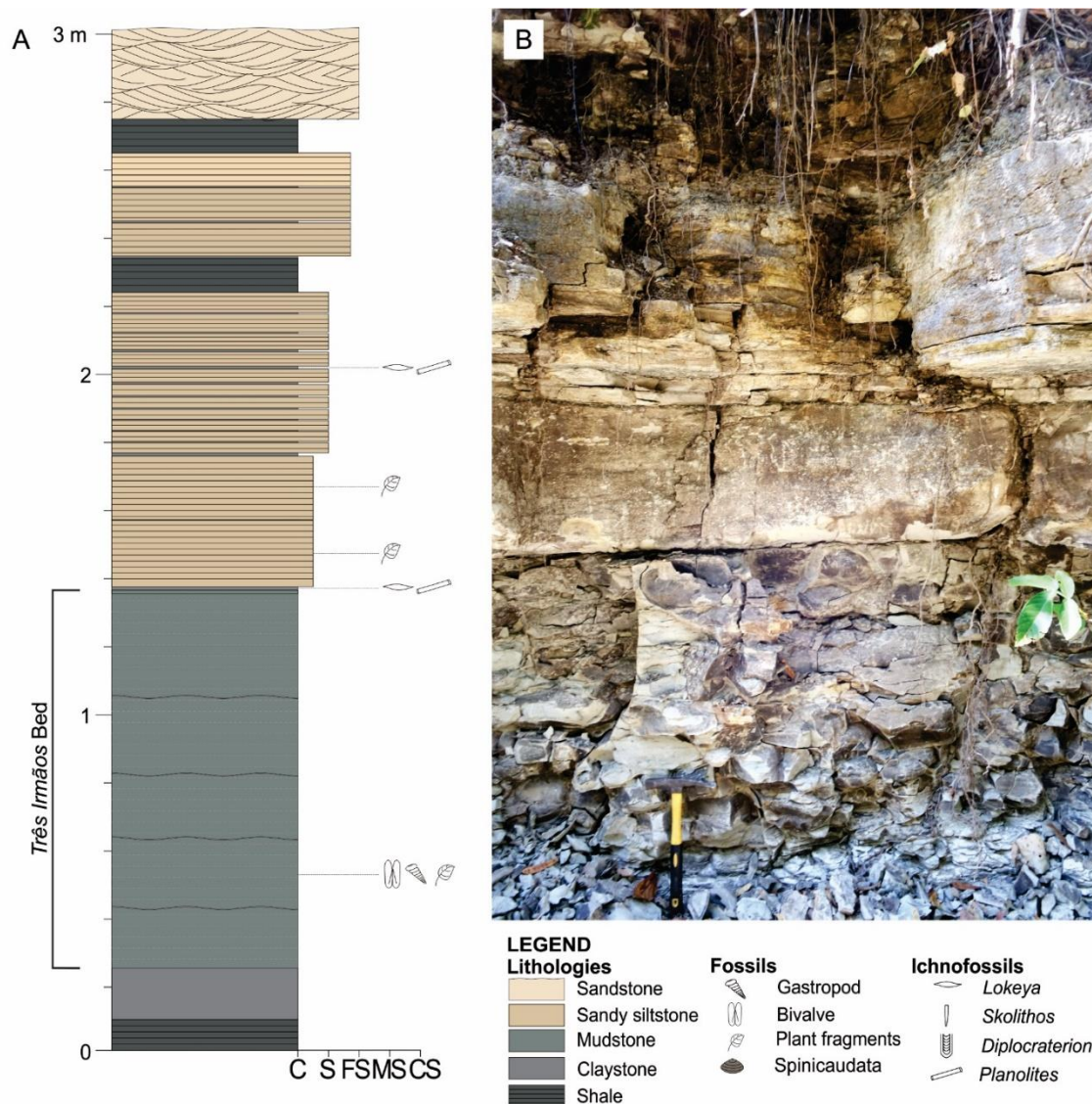


Figure 5. Detail of the Três Irmãos Bed in the Batateira creek section. (A) Columnar section showing the main fossils and ichnofossils stratigraphic position; (B) General view of the marker bed.

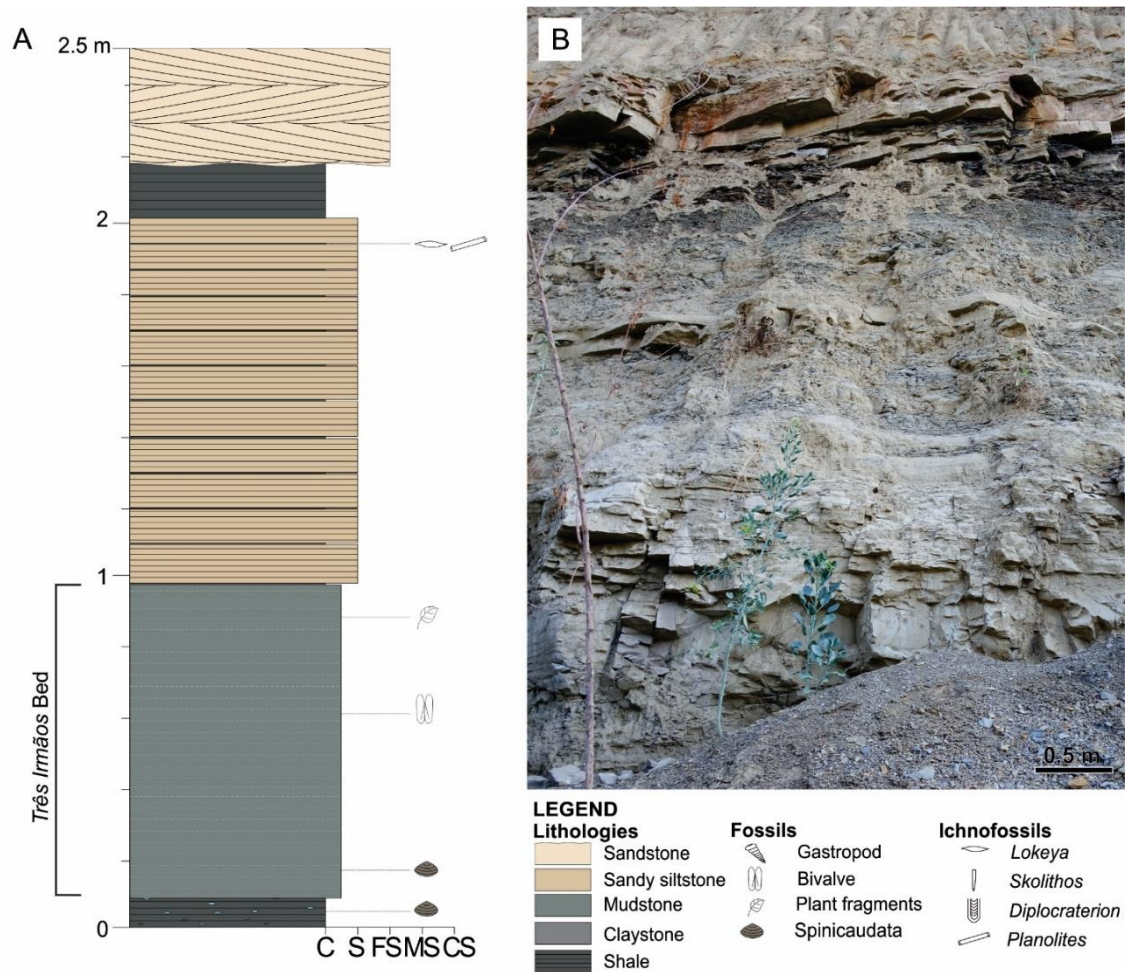


Figure 6. Detail of the Três Irmãos Bed in the Caldas quarry. (A) Columnar section showing the main fossils and ichnofossils stratigraphic position; (B) General view of the marker bed.

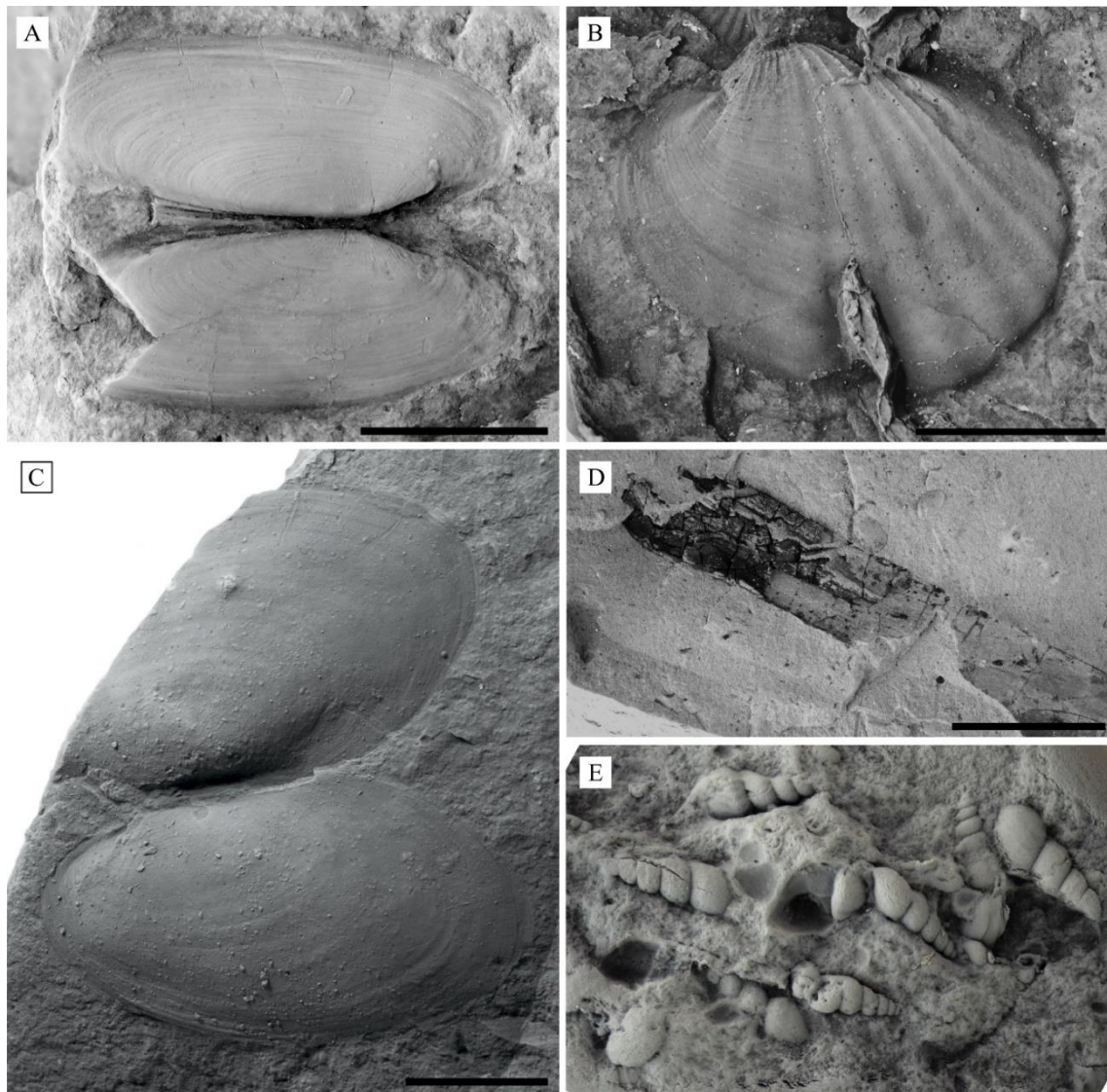


Figure 7. Characteristic fossils from the Três Irmãos Bed, including probably Unionida bivalves (A-C), carbonized plant remains (D), and possibly hydrobid gastropods (E).

APÊNDICE B^{7,8}

***Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (Unionida: Silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications on the early evolution of freshwater mussels**



⁷Este apêndice é um artigo contando com as colaborações de Filipe G. Varejão, Suzana A. Matos, Franz T. Fürsich, Aleksandra Skawina, Simon Schneider, Lucas V. Warren, Mario L. Assine e Marcello G. Simões.

⁸O artigo encontra-se submetido para a revista *Cretaceous Research*.

Apêndice B

***Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (Unionida: Silesunionoidea) from the Aptian of Brazil (Araripe Basin), and its implications on the early evolution of freshwater mussels**

ABSTRACT

The fossil-rich carbonate deposits of the Aptian Crato Formation, Araripe Basin, Brazil, are one of the main Cretaceous Konservat-Lagerstätten of Gondwana, and have come to fame globally. However, information on fossils from deposits other than the famous laminites of the basal part of the unit is scarce. Herein, we describe the first bivalves of the suborder Silesunionidina Skawina and Dzik, 2011 in the order Unionida Gray, 1854 from South America. The specimens were collected from a 0.3-1 m thick grey to yellow mudstone interval located 0.3 m above the laminated limestones of the lower part of the Crato Formation at Nova Olinda, State of Ceará. They comprise exquisite composite, internal and external moulds, preserving key anatomical characters. Based on the analysis of muscle scars, hinge and ornamentation, these bivalves are assigned to a new genus and species, *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., herein. The presence of a series of small pedal elevator scars linearly arranged on the external wall of the umbonal cavity indicates that this is a member of the suborder Silesunionidina. *Cratonaia novaolindensis* is the by far youngest representative of this group. Closely related bivalves were previously reported from Triassic deposits of Australia, Africa, Europe and potentially India. Detailed stratigraphic, sedimentological and taphonomic observations indicate that the new taxon thrived in a freshwater lake. The occurrence of Silesunionoidea in the Early Cretaceous of South America indicates that the condition

of the musculature in Mesozoic freshwater mussels needs to be established to confidently assign them at family level.

KEYWORDS

Crato Formation; taphonomy; taxonomy; systematics; palaeobiogeography; South America.

1. INTRODUCTION

The Aptian Crato Formation of the Santana Group is famous for its exceptionally preserved biota, which mainly occur in laminated limestones forming the basal part of the unit. These strata crop out at the northern, southern and eastern margins of the Araripe Plateau, a large and isolated flat-topped geomorphic structure forming a prominent landmark in the Araripe Basin, northeastern Brazil (Fig. 1).

The presence of “unionoid bivalves” in mudstones of the Crato Formation had been indicated by Beurlen (1963), Mabesoone and Tinoco (1973), Martill et al. (2005, 2007) and Sales (2005). These freshwater bivalves, assigned to the *Unionida* Gray, 1854, which is the sister group of the marine *Trigoniida* Dall, 1889 (Giribet and Wheeler, 2002; Graf and Cummings, 2006; Hoeh et al., 1998; Huang et al., 2019; Lopes-Lima et al., 2017), are one of the rare accounts of benthic macrofossils that do not come from the fossil-rich laminated limestones of the basal part of this unit (Martill et al., 2005, 2007; Varejão, 2019). However, despite their evolutionary and paleobiogeographic relevance, no descriptions or illustrations of these “unionoid bivalves” were published. Moreover, based on literature data, Bruno and Hessel (2006) referred the Crato Formation bivalves to marine families, such as *Arcidae* Lamarck, 1809, *Malletidae* Adams and Adams, 1858, and *Yoldiidae* Dall, 1908. As a result, Van Damme et al. (2015, p. 189) considered the record of freshwater mussels from the Crato Formation as probably erroneous.

In this context, it should be stressed that until now, no *Unionida* had been described in detail from Early Cretaceous deposits of northeastern Brazil. As well-observed by Van Damme et al. (2015, p. 188), Mesozoic freshwater mussels from Brazil are mainly known from the Late Cretaceous *Marília* (Maastrichtian) and *Adamantina* (Turonian to Santonian or Campanian to Maastrichtian) formations of the

Bauru Group, southeastern Brazil (Ghilardi et al., 2007, 2011a, b; Ghilardi and Maranhão, 2010; Mezzalira, 1974; Mezzalira and Simone, 1997, 1999; Simone and Mezzalira, 1993, 1994, 1997). Only members of the families Mulleriidae Deshayes, 1832 (subfamily Mycetopodinae Gray, 1840), Hyriidae Swainson, 1840 and Sancticarolitidae Simone and Mezzalira, 1997 have been identified from Mesozoic strata of Brazil. Notably, none of these families were found in Mesozoic or Cenozoic strata of Africa (Van Damme et al., 2015).

The main purpose of the present contribution is to provide a detailed description of *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., the first bivalve from the Crato Formation assigned to the Unionida, corroborating previous assumptions regarding the presence of freshwater mussels in Early Cretaceous deposits of the Araripe Basin (Beurlen, 1963; Mabesoone and Tinoco, 1973; Martill et al., 2005, 2007; Sales, 2005). The new taxon is assigned to the suborder Silesunionidina, and is the first representative of this clade reported from South America. The evolutionary, palaeoenvironmental and palaeogeographic significance of this find are outlined and discussed.

2. GEOLOGICAL CONTEXT

The Araripe Basin is an intracontinental rift basin in northeastern Brazil, and originated from the reactivation of the Patos and Pernambuco lineaments during the opening of the South Atlantic Ocean (Matos, 1992; Valença et al., 2003). The Aptian evaporitic transitional phase sensu Chang et al. (1988) is characterised by the deposition of the Barbalha, Crato, Ipubi and Romualdo formations of the Santana Group, which are arranged in three transgressive-regressive depositional sequences (Assine et al., 2014; Fig. 1). During transgressive intervals, short-lived marine ingressions reached the Araripe Basin from the southeast, using excavated fluvial valleys developed in the

Recôncavo-Tucano-Jatobá rift system as a seaway (Assine et al., 2016; Custódio et al., 2017; Freitas et al., 2017; Varejão et al., 2016).

The Crato Formation is an up to 90-m-thick mixed carbonate-siliciclastic succession of microbially laminated limestones, stromatolites, siltstones, shales and sandstones, and is best exposed in the eastern part of the Araripe Basin (Assine et al., 2014; Catto et al., 2016; Neumann et al., 2003; Warren et al., 2017). The unit contains a world-class Cretaceous Konservat-Lagerstätte (Martill et al., 2007; Varejão et al., 2019), characterized by non-marine fossil assemblages (Mabesoone and Tinoco, 1973; Davis and Martill, 1999; Martill, et al., 2007). These are preserved in an approximately 10-m-thick succession of laminated microbial limestones in the lower part of the unit (Fig. 2), interpreted to be deposited in a hypersaline lake system (Heimhofer et al., 2010; Warren et al., 2017; Varejão et al., 2019).

In addition to marine-influenced deposits, which were recently described from the Romualdo Formation (Custódio et al., 2017; Prado et al., 2018; Fürsich et al., 2019), restricted marine connections have also been proposed for the Crato Formation (Martill et al., 2007; Varejão, 2019), suggesting that the depositional history of this unit is more complex than previously thought. In a critical literature review, Bruno and Hessel (2006) indicated the presence of *Yoldia*, *Barbatia* and *Malletia* in the Crato Formation, and also brought the occurrence of *Pseudohyria* MacNeil, 1935 to attention. Unfortunately, these bivalves were not described or properly illustrated, and no repositories were indicated. The bivalves were recorded from an approximately 1-m-thick mudstone bed positioned directly above the fossil-rich laminated limestone of the basal part of the Crato Formation. Besides the supposedly marine bivalves (Bruno and Hessel, 2006), the mudstone bed also contains Unionida (see also Martill et al., 2007)

and hydrobiid gastropods (Santos et al., 2017), suggesting an environment of fluctuating salinity.

3. MATERIAL AND METHODS

The Unionida from the Crato Formation were collected at the Três Irmãos quarry, Nova Olinda county, State of Ceará (Figs. 1, 2), and comprise 39 specimens, mainly representing composite moulds. The facies of the bivalve-bearing interval was analysed in detail (mm scale), with regard to lithology, sedimentary structures and bed contacts (Fig. 2).

The specimens are stored in the Palaeontological Collection of the Department of Zoology, São Paulo State University, Botucatu Campus, São Paulo, Brazil, and were archived under the prefix DZP- (see below). Table 1 shows the measurements of the studied specimens, most of them representing individuals with complete valves and well-preserved muscle scars. Height and length were measured only on the best-preserved specimens. Morphometric data of taxa other than *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. were extracted from the literature (McMichael, 1957; Skawina and Dzik, 2011; Van Damme et al., 2015). All studied specimens were freed from rock matrix using standard laboratory techniques (Feldmann et al., 1989), employing precision mechanical tools. Latex and plasticine (FIMO brand) were used for casting. All figured specimens were coated with magnesium oxide to enhance contrast and emphasize internal and external anatomical characters (i.e., muscle scars, hinge and ornamentation). The specimens were photographed using a Nikon digital camera (D3200), equipped with a macro-lens (105 mm), producing a series of images at different focal planes, which were merged using the focus stacking feature in Adobe

Photoshop CC software. Schematic drawings were performed in Corel Draw X8 software.

5. RESULTS

5.1. Taphonomy and stratigraphic position of the bivalve-bearing strata

The studied specimens were collected from greenish to yellow-coloured mudstones of the Crato Formation, cropping out in the Três Irmãos quarry. The mudstone bed occurs 0.3 m above the laminated limestones forming the Crato Konservat-Lagerstätte, and overlies a thin shale intercalation (Fig. 2). The bivalve-bearing bed varies laterally in thickness, from 0.3 to 0.85 m. The bed is typically of massive appearance, due to intense bioturbation, but at least three layers, separated by very thin, up to 2 cm thick claystone laminae, are present. The entire bed contains loosely packed bivalves and gastropods. Small unidentified gastropods are common in the lower part, while bivalves dominate the upper portion of the bed. The bivalves are commonly recorded as articulated or disarticulated valves and preserved as moulds (internal, external and composite). The specimens are dispersed to loosely packed in the matrix and are usually complete. Fragmentation, if present, occurred during removal from the sedimentary matrix. The bivalves occur variably convex-up, convex-down or oblique to bedding. Of the 39 individuals collected, eight are closed articulated valves, seven are in butterfly position, and 24 represent single valves (12 left and 12 right valves), probably from distinct individuals. Closed articulated bivalve shells are not preserved in situ, i.e. in life position, and were distorted by sediment compaction. Most of the disarticulated specimens exhibit post-depositional fractures, especially along the ventral margin. The widespread features caused by compaction suggest that the shells were originally fairly thin. Uncompacted or slightly compacted shells range from 18.4 to 39.9 mm in length, but most of the specimens

(n = 18) are ~32.6 mm long (Table 1). The unionid bivalves were recorded from heavily bioturbated mudstones (Fig. 2).

Cratonaia novaolindensis gen. et sp. nov. is associated with other bivalves resembling Trigonioidea, which are currently under study. Apart from the bivalves, the most common fossils co-occurring with *Cratonaia* gen. nov. are gastropods, mainly referred to Hydrobiidae Stimpson, 1865 (Santos et al., 2017). Conchostracans (Spinicaudata Linder, 1945), which are rather common in other intervals of the Crato Formation, were not recorded from the bed yielding *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., but unidentified ostracods are present.

Above the bivalve-rich mudstones, decimetre-thick beds of shales occur, which grade into fine- to medium-grained ripple-laminated sandstones. Medium- to coarse-grained trough cross-stratified sandstones, organised in up to 0.5 m-high sigmoidal bars, and laterally continuous for dozens of metres, are also common. These sigmoidal bars are bounded by mud drapes. Heterolithic deposits dominate the upper part of the unit, where greenish to grey-coloured shales with lenticular bedding occur interbedded with fine-grained sandstones, showing flaser to wavy bedding (Varejão, 2019; Fig. 2).

5.2. Systematic Palaeontology

The diagnostic characters for the classification of the superfamily Silesunionoidea Skawina and Dzik, 2011 (order Unionida, suborder Silesunionidina), as used herein, were defined by Skawina and Dzik (2011) and Van Damme et al. (2015). The diagnosis of these bivalves is mainly based upon the presence and arrangement of a series of pedal elevator muscle scars in the umbonal cavity. Yet, within the Silesunionoidea, the ornamentation of juvenile shells is also distinctive. The hinge of the Silesunionoidea is

still poorly studied (but see Dzik and Sulej, 2007 for a general overview), mainly due to the limited information yielded by the fossils.

The following abbreviations are employed in the illustrations: aa – anterior adductor, pl – pallial line, ap – anterior protractor, apr – anterior pedal retractor, ppr – posterior pedal retractor, pe – pedal elevators, pa – posterior adductor, mct - median cardinal tooth, act - anterior cardinal tooth.

Class Bivalvia Linnaeus, 1758

Order Unionida Gray, 1854

Suborder Silesunionidina Skawina and Dzik, 2011

Superfamily Silesunionoidea Skawina and Dzik, 2011

Family uncertain

Genus *Cratonaia* gen. nov.

Type species: *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov.

Etymology: The genus name combines the name of the Crato Formation (i.e. the geological unit where the type species was found) with the latinised ending *naia*, commonly used for freshwater mussels, referring to the water nymphs of ancient Greek mythology, the Naiades.

Diagnosis: As for the type species.

Cratonaia novaolindensis sp. nov.

Figs. 3-7A

Type material: Holotype, DZP-19822, right valve. Paratypes, two left valves, DZP-19836b and DZP-19835a.

Other specimens: DZP-19828, DZP-19829, DZP-19817a, DZP-19825, DZP-19826, DZP-19856b.

Measurements: see Table 1.

Type locality: Nova Olinda City, Três Irmãos quarry, 3 km from the main entrance to the city, Nova Olinda-Santana do Cariri road, State of Ceará, northeastern Brazil.

Type horizon: Massive mudstones, 0.3 m above the basal fossil-rich laminated limestone unit of the Crato Formation.

Etymology: The species name refers to the type locality of the fossils, near Nova Olinda City, State of Ceará, northeastern Brazil.

Diagnosis: Elliptical silesunionoid bivalve shells with a series of minute pedal elevator scars linearly arranged along the dorsal margin of the umbonal cavity, associated with a narrow internal ridge (corresponding to a narrow sulcus in internal moulds). Anterior adductor muscle scar large and deeply impressed, bordered posteriorly by a strong buttress; anterior pedal retractor muscle scar large, attached to the posterodorsal corner of the anterior adductor muscle scar; anterior pedal protractor muscle scar distinctly separated from the anterior adductor muscle scar; pallial line very distinct and continuous (not dotted). Hinge of right valve with two cardinal teeth, the anterior one well-developed,

triangular, the posterior one narrow, elongated and posteroventrally directed. Juvenile shell ornamented with commarginal ribs.

Description: Elongated, elliptical shell attaining a maximum length of 40 mm (Figs. 3-8, Table 1). Umbones low, prosogyrate and located at about 1/4–1/5 of the length of the shell from its anterior end. Hinge of the right valve with two prominent, forwardly inclined teeth: the anterior one is triangular and the posterior one is narrow; these correspond to well-developed sockets in the left valve; other teeth unknown (Fig. 5). Anterior adductor muscle scar is deeply impressed and bordered by a strong buttress; large anterior pedal retractor muscle scar attached to the anterior adductor muscle scar and placed slightly posterodorsally; isolated pedal protractor scar situated ventrally and slightly posteriorly of the anterior adductor muscle scar. Posterior adductor muscle scar large, oval, weakly impressed and slightly larger than the anterior one; small posterior pedal retractor muscle scar fused with the dorsal margin of the posterior adductor muscle scar (Figs. 3, 4). Pallial line poorly preserved, probably without sinus. A series of small pedal elevator muscle scars linearly arranged along the dorsal margin of the umbonal cavity. These muscles are associated with a narrow internal ridge (= a narrow sulcus in internal moulds) (Figs. 3, 4). Ornament of relatively fine commarginal growth lines; juvenile ornamentation consisting of more prominent commarginal ribs (Fig. 6).

Remarks: The umbonal musculature of *Cratonaia* gen. nov. clearly assigns the new taxon to the Unionida. With the linear series of pedal elevator muscle scars at the dorsal margin of the umbonal cavity, *Cratonaia* closely resembles members of the Mid Triassic (Anisian) *Unionella*–*Protovirgus* group (Unionellidae). However, in this group the pedal elevator scars are larger and very variable in number (Skawina and Dzik,

2011, p. 872, fig. 5). For example, in *Protovirgus dunstani* (Etheridge, 1888), the pedal elevator muscle scars are deeply impressed and larger than those in *Cratonaia* gen. nov. In *Unionella bowralensis* Etheridge, 1888, the pedal elevator muscle scars are also more numerous (Skawina and Dzik, 2011, p. 872). In *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., these muscle scars are less numerous, much smaller and delicate, and located on a short, narrow ridge (Figs. 3, 4, 7). Detailed comparisons of the hinge structure of these genera are difficult given the poor preservation of this character in the Australian fossils described by Etheridge (1888). Finally, the size of the new species is similar to that shown by other Silesunionoidea (Fig. 8), with the exception of *Tihkia? silesiaca* Skawina and Dzik, 2011, which is typically much larger than all other Silesunionoidea (80 mm and larger).

6. DISCUSSION

6.1. *Cratonaia* gen. nov. as a member of Silesunionoidea

Despite a considerable degree of morphological convergence, several shell characters in the Unionida, including the hinge structure, muscle scars and umbonal sculpture, are considered as important diagnostic features (Skawina and Dzik, 2011; Van Damme et al., 2015). Based on these, the new taxon described here is assigned to the superfamily Silesunionoidea. This is a paraphyletic group within the Unionida, characterised by filibranch-type gills and seemingly free-living larvae (Skawina and Dzik, 2011), which occupies a transitional position between the marine ancestral Trigoniida and the Unionidina Gray, 1854 (Skawina and Dzik, 2011; Van Damme et al., 2015). Given its umbonal musculature, the new taxon clearly belongs to the Silesunionoidea, and closely resembles other bivalves of this superfamily from the Triassic of Africa, Australia and Europe. Externally, *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. is similar to members of both the Unionellidae and Silesunionidae. However,

due to the slightly different arrangement of the muscle scars and the poor knowledge of its hinge and ligament, the family position of *Cratonaia* gen. nov. remains uncertain.

Assignment of *Cratonaia* gen. nov. to Silesunionidae is excluded, because the latter have the minute pedal elevator muscle scars distributed mostly at the anterior side of the umbonal cavity, with a large amount of intraspecific variation regarding this feature. This character is well illustrated in Skawina and Dzik (2011, p. 874, fig. 9). However, the position and shape of the anterior pedal protractor muscle scar in *Cratonaia novaolindensis* gen. et. sp. nov. is similar to that in *Silesunio parvus* Skawina and Dzik, 2011 (Fig. 7).

The presence of a linear series of pedal elevator muscle scars at the dorsal margin of the umbonal cavity indicates that *Cratonaia* gen. nov. closely resembles Unionellidae (see Skawina and Dzik, 2011, p. 877). However, the arrangement of the anterior pedal protractor muscle scar is distinct from that in Unionellidae. Therefore, the taxonomic position of *Cratonaia* gen. nov. within the Silesunionoidea must remain uncertain in absence of more detailed information on hinge and other characters.

6.2. *Cratonaia* gen. nov. as a member of Unionoidea Rafinesque, 1820

As argued above, *Cratonaia* gen. nov. is assigned to the Silesunionoidea. However, some additional comments on its affinities are necessary. In *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., the shape, size, and arrangement of the anterior muscle scars, including the adductor and the pedal retractor muscle scars, closely resemble those in Unionidae Rafinesque, 1820 (e.g., *Alasmidonta* Say, 1818) or Margaritiferidae Henderson, 1929. In particular, the anterior pedal retractor muscle scar touches the postero-dorsal side of the anterior adductor muscle scar (Fig. 9), a condition shared with members of Unionidae and Margaritiferidae. However, the hinge in *Cratonaia* gen. nov.

is distinct. In Margaritiferidae the condition of lateral teeth varies from vestigial to well-defined; vertical sculpture is present on the entire laterals or on their posterior portion (Lopes-Lima et al. 2018). Pseudocardinal teeth in margaritiferids vary from peg like to thick and massive in both valves (Lopes-Lima et al., 2018). In *Cratonaia* gen. nov., no lateral teeth are developed.

6.3. *Cratonaia* gen. nov. as a member of Trigonioidea Cox 1952

There is no consensus whether Trigonioidea is a branch of Unionida or Trigoniida (see Carter et al., 2011). As shown by Sha (1992), the umbonal musculature of *Trigonioides (T.) heilongjiangensis* Sha and Gu, 1984 (in Gu et al., 1984) is similarly arranged (possibly more towards the anterior slope of the umbo) as in *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. However, the anterior pedal retractor muscle scar in Trigonioidea is distinctly separated from the anterior adductor muscle scar (see Sha, 2007); this is not the case in *Cratonaia*. Furthermore, the shells of trigonioidean bivalves are typically ornamented with a very characteristic V-shaped sculpture. The exception are the shells of primitive Nakamuranaiadidae Guo, 1981, in which the external ornamentation is dominantly commarginal. The external ornamentation of *Cratonaia* is generally commarginal, including a distinct juvenile stage with well-defined commarginal ribs (Fig. 6), as in other Silesunionoidea and generally various Unionida. The most obvious character distinguishing Trigonioidea from *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (Fig. 5) is the hinge. All facets of the teeth in *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. are smooth, while enclosing facets of hinge teeth in Trigonioidea are covered with prominent striation.

6.4. *Cratonaia* gen. nov. versus *Malletia* Desmoulins, 1832.

Bruno and Hessel (2006, p. 37, fig. 3) figured a bivalve assigned to the genus *Malletia*, which looks highly similar to the specimens described as *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. herein; unfortunately, no morphologic description of *Malletia* was provided. *Cratonaia novaolindensis* gen et sp. nov. has several morphological characters that are distinct from those in *Malletia*, including the (i) hinge teeth, (ii) ornamentation, and (iii) position of the umbones. *Malletia* has a taxodont hinge (i.e. numerous small similarly shaped teeth) while *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. has a reduced palaeo-heterodont hinge consisting of pseudocardinals only (Fig. 5). In *Cratonaia novaolindensis* gen et sp. nov., the juvenile shell differs from the adult part in its pronounced ornamentation (Fig. 6), a condition typical of the Unionida. Finally, the umbones in *Malletia* are more or less central, while in *Cratonaia novaolindensis* gen et sp. nov. they are shifted considerably towards the anterior.

6.5. Taphonomy

A detailed assessment of the up to 30-m-thick succession of the Crato Formation in the Três Irmãos quarry (Fig. 2) places the 0.3- to 1-m-thick mudstone bed containing the bivalves 0.3 m above the basal, fossil-rich laminated limestone unit (Fig. 2). The high number of articulated closed and splayed shells suggests that the bivalves were not dislodged from their original habitat and were rapidly buried. The absence of fragmentation, abrasion and sorting, the close to random orientation of the specimens and the intense bioturbation of the bivalve-bearing mudstones further indicate that intrastratal biological activity was the most likely process leading to shell displacement. The shells are thus interpreted as parautochthonous *sensu* Kidwell et al. (1986). The high level of bioturbation in the bivalve-bearing mudstone also suggests that *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. colonised oxygenated, fine-grained substrates.

As mentioned above, 39 specimens of *Cratonaia novaolindensis* gen et sp. nov. are available for study. Reliable size measurements are available for 18 individuals; the remaining specimens were fragmented during sampling and preparation. Despite this limited data set, some observations regarding the size of the individuals of *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. are worth mentioning. All measured specimens fall into one size class, being approximately 30 mm in length (Fig. 10). No juvenile specimens (<10 mm) were recorded. Potentially, the lack of small specimens may have various reasons: (i) the juvenile bivalves were not preserved due to selective preservation processes (i.e. the dissolution of tiny aragonitic shells prior fossilization); (ii) the juveniles were selectively predated by molluscivorous vertebrates (i.e., *Hybodus* Agassiz, 1837 sharks, crocodilomorphs or lungfish are known to predate on freshwater bivalves at least in the Mesozoic; Van Damme *et al.*, 2015); (iii) juveniles were overlooked during field sampling and/or preparation.

Based on field observations and fossil evidence, all these options are very unlikely. The bivalve-bearing mudstone was exhaustively sampled (cm by cm) in the field and minutely screened in the laboratory, but no small (<10 mm) *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. shells were recorded. However, ostracods and small gastropod shells were recovered from the same samples. Preferential dissolution of small (juvenile) *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., as well as a sampling bias are thus considered implausible. Intense predation of juveniles by durophagous fish is also very unlikely, since comminuted, fragmentary shells typical of crushing predation are absent. Most likely, the absence of juveniles is a pristine signal, and the collected bivalves belong to a single cohort. Extant Unionida exhibit a high mortality rate during their larval and juvenile stages, while their mortality rate after settling at the sediment surface is generally low (Bauer and Wächtler, 2001). The survivorship curve presented

by Bauer (2001, fig. 9.1) for *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) clearly supports these observations. In our example, it seems most likely that the bivalve population resulted from a single colonisation event. The specimens are obviously no longer juveniles, but probably died before reproduction.

6.6. Palaeoecology and Palaeoenvironment

The sedimentary succession above the Konservat-Lagerstätte limestones of the lower Crato Formation probably records several short-lived transitional stages (Fig. 2). Directly above the carbonates, a 0.3 m thick succession of shales and gypsites evidences an increase of terrigenous input, but still saline conditions. During the deposition of the bivalve bearing, heavily bioturbated mudstone bed, the lake likely had an outflow removing the salt, and changed to well-oxygenated freshwater conditions, permitting the molluscs to thrive. Another intermediate, more restricted stage of shale and gypsite deposition followed. The occurrence of heterolithic, cyclic deposits including fluid mud (up to 1-cm-thick, unbioturbated and unlaminated mud layers; Loghitano et al., 2012) and tidal bundles (sigmoidal bars with mud drapes) in the succession above is typical of tide-dominated deposition systems (Dalrymple and Choi, 2007). Moreover, the stacking pattern characterises progradational tidal channels in a shallowing upward tidal flat (Longhitano et al., 2012).

The typical lacustrine sedimentary facies of the bivalve-bearing mudstone bed suggests that *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. most likely colonised a short-lived freshwater lake. This is in good agreement with the ecological requirements of the bivalve fauna. Silesunionoidea have so far only been recorded from freshwater environments (Skawina and Dzik, 2011; Van Damme et al., 2015). The co-occurring potential Trigonioideoidea (possibly also belonging to the Unionida, according to Carter

et al., 2011, p. 12-13) are generally interpreted as freshwater lake inhabitants, and occasionally as residents of rivers or brackish water lakes (Tamura, 1975; Sha and Fürsich, 1993; Sha, 2007). Delvene and Munt (2011) also described Early Cretaceous Trigonioidea from freshwater and brackish water deposits in Spain.

6.7. Palaeo(bio)geography

The confined geographic and stratigraphic occurrence of *Cratonaia* gen. nov. within the intracontinental Araripe Basin and the absence of other Silesunionoidea in coeval Early Cretaceous successions of NE Brazil is puzzling. *Cratonaia* gen. nov. is a freshwater bivalve that existed in the Araripe Basin only during a short-lived transitional phase from the restricted, hypersaline, carbonate-dominated lake to a tidally influenced basin (Varejão, 2019). Accordingly, the bivalves must have come from outside and were certainly not endemic to the Araripe Basin.

As shown by the detailed study of Skawina and Dzik (2011), Silesunionoidea probably had gills similar to their marine trigonodid/trigoniid ancestors, but occupied non-marine habitats typical of unionids (see also Van Damme et al., 2015). Whereas the juvenile shell morphology of Silesunionoidea indicates an early post-larval development comparable to that of modern unionids, no evidence for an ectoparasitic larval stage involving fish as hosts is available (Skawina and Dzik, 2011). However, parasitic larvae are rarely found fossilised, and the oldest undisputed glochidia are reported from the Miocene (Gross and Piller, 2019). Therefore, the pathways taken by *Cratonaia* gen. nov. to colonise the Araripe Basin are difficult to reconstruct.

The Early Cretaceous sedimentary succession preserved in the Reconcavo-Tucano-Jatobá rift system basins (Fig. 11) may offer some clues regarding a potential route taken by the freshwater bivalves into the Araripe Basin. The Barbalha, Crato and

Romualdo formations of the Santana Group were also recorded from the Jatobá Basin (Neuman and Rocha, 2014). Part of this succession, in particular an approximately 15 m-thick interval of grey shales, sandstones and laminated limestone beds, including the Konservat-Lagerstätte interval of the lower Crato Formation, is also preserved in the Tucano Basin (Varejão et al., 2016; Varejão, 2019). However, the correlation of the sedimentary succession above this lacustrine interval is difficult (Varejão, 2019), and the existence of a coeval freshwater lake stage in basins adjacent to the Araripe Basin is not confirmed.

So far, the occurrence of *Cratonaia* gen. nov in the Araripe Basin is restricted to a single bed at a single locality, and ended with the palaeoenvironmental changes that turned the freshwater lake into a tidal setting, represented by the overlying deposits of the Crato Formation (Varejão, 2019). Consequently, *Cratonaia* gen. nov. probably became extinct in the entire Araripe Basin prior to the deposition of the overlain Ipubi and Romualdo Formations.

6.8. Implications for Freshwater Mussel Systematics

The superfamily Silesunionoidea currently comprises two families. Silesunionidae are known from Triassic deposits of Europe, Africa, and potentially India, while Unionellidae occur in Triassic strata of Australia (Skawina and Dzik, 2011; Van Damme et al., 2015). Aptian *Cratonaia* gen. nov. is by far the youngest genus of the superfamily, and represents the first record of this group from post-Triassic deposits. Furthermore, it extends the range of the Silesunionidae to South America, demonstrating that their fossil record is highly incomplete. This has considerable implications on the systematic assignment of Mesozoic freshwater mussels in general.

Given that Silesunionoidea are now recorded from major parts of Gondwana and Eurasia, their occurrence on the remaining continents (North America, Asia, Antarctica) cannot be excluded, and is rather to be expected. Moreover, they may occur in any Triassic, Jurassic as well as Early Cretaceous freshwater strata, and thus had a prolonged interval of parallel evolution with the Unionoidea. This does not affect the general evolutionary scenario proposed by Skawina and Dzik (2011), but is evidence of a more diversified Mesozoic freshwater bivalve fauna than previously thought.

The apparent absence of Silesunionoidea from large parts of the Mesozoic fossil record may be explained in two ways. On one hand, the preservation potential of freshwater bivalves is generally low, and consequently their fossil record is poor (see Dunhill et al., 2014, and discussion in Araujo et al., 2017). On the other hand, exquisite preservation is needed to assess the condition of the musculature of these bivalves, which is crucial to distinguish Silesunionoidea and Unionoidea, and, in a second step, Silesunionidae and Unionellidae (Skawina and Dzik, 2011), or for example Unionidae and Margaritiferidae (rooted in Late Triassic *Shifangella* according to Lopes-Lima et al., 2018). In most cases, fossil freshwater mussels are not adequately preserved to provide this information. Mesozoic taxa, if preserved as shells, rarely retain their original aragonitic mineralogy, but are generally recrystallized to calcite, whereby minute details are often lost. Furthermore, mechanical removal of matrix sediment often proves difficult in such specimens, especially within the umbonal cavity, obstructing the observation of pedal elevator muscle scars. As outlined by Skawina and Dzik (2011) and in the present study, the diagnostic characters of the Silesunionoidea are probably most obvious in well-preserved internal moulds. However, many internal moulds of freshwater bivalves did not cast the shells precisely enough to retain this information.

Last but not least, it is quite possible that scientists have not paid enough attention to the condition of muscle attachment scars in fossil freshwater bivalves in the past. The considerable variability and taxonomic significance of these characters have mainly been brought to light by Skawina and Dzik (2011), but most species and genera of fossil freshwater mussels were described before. A critical re-assessment of these taxa with regard to their family and superfamily assignment is necessary. It may well turn out that Silesunionoidea were far more abundant throughout the Mesozoic, and their fossil record may be better than we currently know. However, in all cases where the status of the musculature cannot be assessed, we will have to refer genera and species of Mesozoic freshwater mussels to Unionida *incerte sedis* from now on, and can only speculate on their closer affinities.

7. CONCLUSIONS

- a. The bivalve *Cratonaia* gen. nov. from the Crato Formation shows morphological characters typical of the Silesunionidina. The anterior muscle scars closely resemble those of Silesunionoidea, including Silesunionidae and Unionellidae.
- b. Whereas the pedal elevator muscle scars attached to the dorsal margin of the umbonal cavity suggest close affinities with the Unionellidae, the shape and location of the anterior pedal retractor and pedal protractor muscle scars are similar to those in Silesunionidae. The size and shape of the anterior adductor muscle scar, and the arrangement of the anterior pedal retractor muscle scar, which is fused with the posterodorsal margin of the anterior adductor muscle scar, differ distinctly from the condition in typical members of the Silesunionidae and Unionellidae. Hence, family level placement of the new genus within the Silesunionoidea is not clear.

- c. Morphological analysis of the new species combined with literature data (Skawina and Dzik, 2011; Van Damme et al., 2015) indicates that the arrangement of muscle scars is key to the differentiation of genera within the Silesunionoidea.
- d. Given the poor preservation of several species of Silesunionoidea from Australia (*P. dunstani*, *U. bowralensis*), Africa [*Tihkia? karrooensis* (Cox, 1932)] and Europe (*T.? silesiaca*), their relationships with *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. are unclear.
- e. *Cratonaia* gen. nov. was probably an immigrant to the Araripe Basin during the Early Cretaceous.
- f. Silesunionoid bivalves are not restricted to the Triassic, but extended into the early Cretaceous, and *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. is the youngest member of this group so far. This suggests that the fossil record of Silesunionoidea is highly incomplete and/or still poorly known. However, Silesunionoidea and Unionoidea must have had a long phase of parallel evolution.
- g. External shell morphology is insufficient to assign Mesozoic freshwater mussels at family or superfamily level. Information on the condition and position of muscular attachment is required for confident systematic assignment. Inadequately preserved taxa must be listed as *incerte sedis* within Unionida.

8. ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the editors (Eduardo Koutsoukos and John Jagt) and an anonymous reviewer for their comments, suggestions and corrections that improved the final version of this contribution. Michelle Shiers (CASP, Cambridge, UK) kindly checked the English. Financial support was provided by FAPESP, 16/13214-7, 17/22036-8, and 17/20803-1. Partial financial support was also offered by CNPq (401039/2014-5, 304800/2017-1), and PETROBRAS (2014/00519-9). This work was

made with institutional support of the São Paulo State University. M.L. Assine, M.G. Simões and L.V. Warren are fellows of CNPq, and S.A. Matos, V.R. Silva, and F.G. Varejão are fellows of FAPESP.

9. REFERENCES

- Adams, H., Adams, A., 1858. The Genera of Recent Mollusca, Arranged According to their Organization. Van Voorst, London.
- Agassiz, L., 1833-1843. Recherches sur les Poissons fossiles I, II, III. Petitpierre, Neuchatel.
- 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, 289–307.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A.J., Neumann, V.H., Custódio, M.A., Varejão, F.G., Mescolotti, P.C., 2014. Sequências Depositionais do Andar Alagoas (Aptiano superior) 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, 3–7.
- Bauer, G., 2001. Factors affecting naiad occurrence and abundance. In: Bauer G, Wächtler K (Eds.) *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Bauer, G., Wächtler, K. (Eds.), 2001. *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

- Beurlen, K. G., 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. In: Congresso Brasileiro de Geologia, Anais. Sociedade Brasileira de Geologia, Recife, p. 47.
- Bruno, A.P. dos S., Hessel, M.H., 2006. Registros paleontológicos do Cretáceo marinho na Bacia do Araripe. *Estudos Geológicos* 16, 30–49.
- Carter, J.G., Altaba, C.R., Anderson, L.C., Araujo, R., Biakov, A.S., Bogan, A.E., Campbell, D.C., Campbell, M., Chen, J., Cope, J.C.W., Delvene, G., Dijkstra, H.H., Fang, Z., Gardner, R.N., Gavrilova, V.A., Goncharova, I.A., Harries, P.J., Hartman, J.H.H., Hautmann, M., Hoeh, W.R., Hylleberg, Jiang, B., Johnston, P., Kirkendale, L., Kleeman, K., Koppka, J., Kříž, J., Machado, D., Malchus, N., Márquez-Aliaga, A., Masse, J., McRoberts, C.A., Middelfart, P.U., Mitchell, S., Nevesskaja, L.A., Özer, S., Pojeta Jr., J., Polubotko, I.V., Pons, J.M., Popov, S., Sánchez, T., Sartori, A.F., Scott, R.W., Sey, I.I., Signorelli, J.H., Silantiev, V.V., Skelton, P.W., Steuber, T., Waterhouse, J.B., Wingard, G.L., Yancey, T., 2011. A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca). *Paleontological Contributions* 4, 1-47.
- Catto, B., Jahnert, R.J., Warren, L.V., Varejão, F.G., Assine, M.L., 2016. The microbial nature of laminated limestones: Lessons from the Upper Aptian, Araripe Basin, Brazil. *Sedimentary Geology* 341, 304–315.
- Chang, H.K., Kowsmann, R.O., Figueiredo, A.M.F., 1988. New concepts on the development of east Brazilian marginal basins. *Episodes* 11, 194–202.
- Cox, L.R., 1932. Lamellibranchia from the Karroo beds of the Ruhuhu Coalfields, Tanganyika Territory. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 88, 623–633.
- Cox, L.R., 1952. Notes on Trigoniidae, with outlines of a classification of the family. *Malacological Society of London, Proceedings* 29, 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., 1889. On the hinge of pelecypods and its development, with an attempt toward a better subdivision of the group. *American Journal of Science and Arts* 38, 445–462.
- 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 the Brachiopoda. *Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Bulletin* 43, 205–487.
- Dalrymple, R.W., Choi, K., 2007. Morphologic and facies trends through the fluvial marine transition in tide-dominated depositional systems: a schematic framework for environmental and sequence-stratigraphic interpretation. *Earth-Science Reviews* 81, 135–174.
- Davis, S.P., Martill, D.M., 1999. The gonorynchiform fish *Dastilbe* from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontology* 42, 715–740.
- Delvene, G., Munt, M., 2011. New Trigonioideoidea (Bivalvia; Unionoida) from the Early Cretaceous of Spain. *Palaeontology* 54, 631–638.

- Deshayes, D.P., 1830-1832. *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers*, published in parts vol. 2. Agasse, Paris.
- Desmoulins, C., 1832. Description d'un nouveau genre de coquille vivant, bivalve, des mers du Chili. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 5, 83–92.
- Dunhill, A.M., Benton, M.J., Twitchett, R.J., Newell, A.J., 2014. Testing the fossil record: Sampling proxies and scaling in the British Triassic–Jurassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 404, 1–11.
- Dzik, J., Sulej, T., 2007. A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. *Palaeontologia Polonica* 64, 3–27.
- Etheridge Jr., R., 1888. The invertebrate fauna of the Hawkesbury-Wianamatta Series. *Memoirs of the Geological Survey of New South Wales Palaeontology* 1, 1–26.
- Feldmann, R.M., Chapman, R.E., Hannibal, J.T. (Eds.), 1989. *Paleotechniques*. The Paleontological Society and the University of Tennessee, Knoxville.
- 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 Recôncavo-Tucano-Jatobá Rift System and its tectonic and paleogeographic significance. *Journal of South American Earth Sciences* 80, 460–481.
- 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.
- Ghilardi, R., Maranhão, M., 2010. Anatomia interna de alguns moluscos bivalves fósseis do grupo Baurú (Cretáceo Superior, Bacia Baurú), Brasil: implicações palaeológicas. *Terr@Plural* 4, 113–119.

- Ghilardi, R.P., Dagosta, F., Simone, L.R., 2007. *Itaimbea* sp. nov., uma nova espécie de Iridinidae fóssil (Bivalvia: Etherioidea), do Grupo Baurú (Bacia Baurú, Cretáceo Superior), Monte Alto, São Paulo, Brasil. Congresso Brasileiro de Paleontologia 20, 170.
- Ghilardi, R.P., Dagosta, F., Alves, K., Campos, A., 2011a. Tafonomia de moluscos fósseis do Grupo Baurú (Cretáceo Superior, Bacia Baurú), na região do município de Monte Alto, São Paulo, Brasil. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais 6, 197–206.
- Ghilardi, R.P., Rodrigues, S., Simone, L.R., Carbonaro, F., Nava, W., 2011b. Moluscos fósseis do Grupo Baurú. In: Carvalho, I., Srivastava, N., Strohschoen, O., Lana, C. (Eds.), Palaeontologia: Cenários da Vida. Interciência 4, 239–250.
- Giribet, G., Wheeler, W., 2002. On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data. Invertebrate Biology 121, 271–324.
- Graf, D.L., Cummings, K.S., 2006. Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonioidea + Unionoidea): what we know and what we wish we knew about freshwater mussel evolution. Zoological Journal of the Linnean Society 148, 343–394.
- Gray, J., 1840. Shells of molluscos animals. In: Synopsis of the contents of the British Museum. G. Woodfall and Son, London, 86-89 + 105–152.
- Gray, J., 1854. A revision of the arrangement of the families of bivalve shells (Conchifera). The Annals and Magazine of Natural History (series 2) 14, 408–418.
- Gross, M., Piller, W.E., 2019. Fossil glochidia (Bivalvia: Unionida: Hyriidae) from the middle Miocene of western Amazonia (Peru). Journal of Systematic Palaeontology 17, 897–908.

- Gu, Z., Chen, J., Sha, J., 1984. Preliminary study on Jurassic and Cretaceous bivalves of eastern Heilongjiang province in China. In: Chen, D. (Ed.), Fossils from the Middle-upper Jurassic and Lower Cretaceous in Eastern Heilongjiang Province, China. Heilongjiang Publishing House, Harbin, 49–220.
- Guo, F.-X., 1981. Bivalves from the Jingxing Formation (Cretaceous) in western Yunnan with notes on the origin of the trigonioids in Asia. In: 12th Annual Conference of the Paleontological Society of China, Selected Papers. Science Press, Beijing, p. 61–79.
- Hashimoto, A.T., Appi, C.J., Soldan, A.L., Cerqueira, J.R., 1987. O Neo-Alagoas nas Bacias do Ceará, Araripe e Potiguar (Brasil): caracterização estratigráfica e paleoambiental. *Revista Brasileira de Geociências* 12, 118–122.
- Heimhofer, U., Ariztegui, D., Lenniger, M., Hesselbo, S.P., Martill, D.M., Rios-Netto, A.M., 2010. Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, North-eastern Brazil). *Sedimentology* 57, 677–694.
- Henderson, J., 1929. Non-marine Mollusca of Oregon and Washington. *The University of Colorado Studies* 17, 47–190.
- Hoeh, W.R., Black, M.B., Gustafson, R., Bogan, A.E., Lutz, R.A., Vrijenhoek, R.C., 1998. Testing alternative hypotheses of Neotrigonia (Bivalvia: Trigonioida) phylogenetic relationships using Cytochrome C Oxidase Subunit I DNA sequences. *Malacologia* 40 (1-2), 267–278.
- Huang, X., Su, J., Ouyang, J., Ouyang, S., Zhou, C., Wu, X., 2019. Towards a global phylogeny of freshwater mussels (Bivalvia: Unionida): Species delimitation of Chinese taxa, mitochondrial phylogenomics, and diversification patterns. *Molecular phylogenetics and evolution* 130, 45–59.

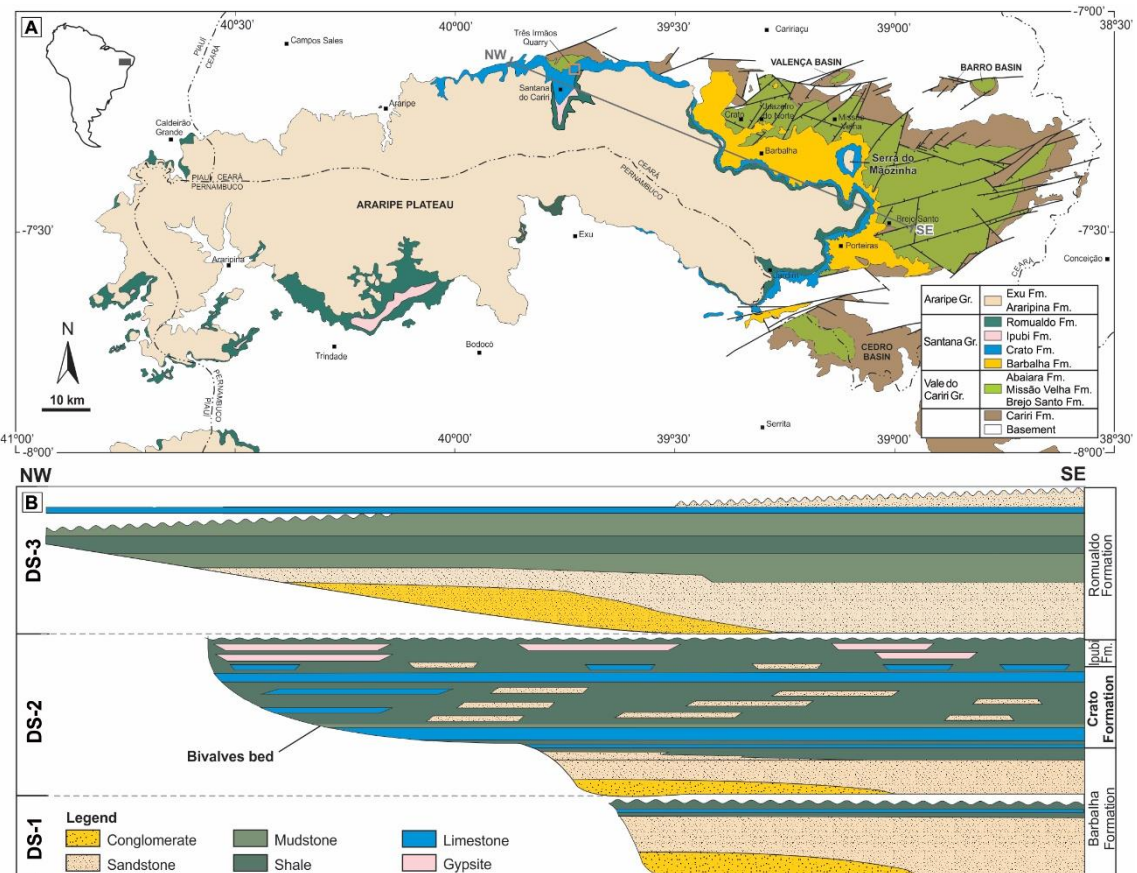
- Kidwell, S.M., Fürsich, F. T., Aigner, T., 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of shell concentration. *Palaios* 1, 228–238.
- Lamarck, J.B.P.A. de M. de, 1809. Philosophie Zoologique, ou Exposition des Considérations Relative à l'Histoire Naturelle des Animaux; à la Diversité de Leur Organisation et des Facultés qu'ils en Obtiennent; aux Causes Physiques qui Maintiennent en Eux la Vie et Donnent lieu aux Mouvements qu'ils Exécutent; enfin, à celles qui Produisent, les Unes le Sentiment, et les Autres l'Intelligence de Ceux qui en sont Doués vol. 1. Chez Dentu [et] l'Auteur, Paris.
- Linder, F., 1945. Affinities within Brachiopoda with some notes on some dubious fossils. *Arkiv Zoologi* 37A, 1–28.
- Linnaeus, C., 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata.* Holmiae, Stockholm.
- Longhitano, S.G., Mellere, D., Steel, R.J., Ainsworth, R.B., 2012. Tidal depositional systems in the rock record: A review and new insights. *Sedimentary Geology* 279, 2–22.
- Lopes-Lima, M., Froufe, E., Do, V.T., Ghamizi, M., Mock, K.E., Kebapçı, U., Klishko, O., Kovitvadhi, S., Kovitvadhi, U., Paulo, O.S., Pfeiffer III, J.M., Raley, M., Riccardi, N., Şereflişan, H., Sousa, R., Teixeira, A., Varandas, S., Wu, X., Zanatta, D.T., Zieritz, A., Bogan, A.E., 2017. Phylogeny of the most species rich freshwater bivalve family (Bivalvia: Unionida: Unionidae): Defining modern subfamilies and tribes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 106, 174–191.
- Lopes-Lima, M., Bolotov, I.N., Do, V.T., Aldridge, D.C., Fonseca, M.M., Gan, H.M., Gofarov, M.Y., Kondakov, A.V., Prié, V., Sousa, R., Varandas, S., V. Vikhrev, V.I., Teixeira, A., Wu, R-W, Wu, X., Zieritz, A., Frouf, E., Bogan, A.E., 2018.

- Expansion and systematics redefinition of the most threatened freshwater mussel family, the Margaritiferidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127, 98–118.
- Mabesoone, J.M., Tinoco, I.M., 1973. Paleoecology of Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 14, 97–118.
- McNeil, F.S., 1935. *Pseudohyria gobiensis* MacNeil. In: Morris, F.K. (Ed.), *Central Asia in Cretaceous time*. *Bulletin of the Geological Society of America* 47, 1514–1515.
- Matos, R.M.D., 1992. The northeast Brazilian rift system. *Tectonics* 11, 766–791.
- Martill, D.M., Loveridge, R.F., de 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, 1399–1408.
- 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.
- McMichael, D.F. 1957. A Review of the Fossil Freshwater Mussels (Mollusca, Pelecypoda) of Australasia. *The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 81, 222–244.
- 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., 1997. A posição sistemática de alguns bivalves Unionoidea do Grupo Baurú (Cretáceo superior) do Brasil. *Geociências* 2, 63–65.
- Mezzalira, S., Simone, L., 1999. Duas novas espécies de *Castalia* (Mollusca, Bivalvia, Unionoidea) no Cretáceo do Grupo Baurú, São Paulo, Brasil. *Geociências* 4, 58–60.

- 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.
- Neumann, V.H., and Rocha, D.E.G.A. (2014) Stratigraphy of the Post-Rift Sequences of the Jatobá Basin, Northeastern Brazil. In: Rocha, R., Pais, J., Kullberg, J.C., Finney, S. (Eds.), *STRATI 2013*. Springer International Publishing, Cham, (Eds), 553–557.
- Prado, L.A.C., Fambrini, G.L., Barreto, A.M.F., 2018. Taphonomy of macroinvertebrates and Albian marine ingression as recorded by the Romualdo Formation (Cretaceous, Araripe Basin, Brazil). *Brazilian Journal of Geology* 48, 519–531.
- Rafinesque, C.S., 1820. *Annals of nature or annual synopsis of new genera and species of animals, plants, &c. discovered in North America*. First annual number, for 1820. Lexington (Smith).
- 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. Ph.D. thesis, University of São Paulo.
- Santos, F.H., Azevedo, J.M., Nascimento Junior, D.R., Souza, A.C.B, Mendes, M., Bezerra, I., Limaverde, S., 2017. Análise de fácies e petrografia de uma seção do Membro Crato em Nova Olinda (CE): contribuições à história deposicional e diagenética do neoaptiano na Bacia do Araripe. *Revista Geologia USP* 17, 3–18.
- Say, T., 1818. Description of a new genus of freshwater bivalve shells. *Journal of the Academy of Natural Sciences* 1, 459–460.

- Sha, J., 1992. Ontogenetic variations of the Early Cretaceous non-marine bivalve *Trigonioides (T.) heilongjiangensis* and the concept of fossil species. *Paläontologische Zeitschrift* 66, 241–264.
- Sha, J. 2007. Cretaceous trigonioidid (non-marine Bivalvia) assemblages and biostratigraphy in Asia with special remarks on the classification of Trigonioidacea. *Journal of Asian Earth Sciences* 29, 62–83.
- Sha, J., Fürsich, F.T., 1993. Bivalve faunas of eastern Heilongjiang, northeastern China. I. Non-marine Bivalvia of the Xiachengzi Formation (Lower Cretaceous). *Beringeria* 8, 139–187.
- Simone, L., Mezzalira, S., 1993. Vestígios de partes moles em um bivalve fóssil (Unionoida, Mycetopodidae) do Grupo Baurú (Cretáceo Superior), São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 65, 155–159.
- Simone, L., Mezzalira, S., 1994. Fossil molluscs of Brazil. *Boletim do Instituto Geológico* 11, 1–202.
- Simone, L., Mezzalira, S., 1997. The systematic position of some Unionoida bivalves from Bauru Group (Upper Cretaceous) of Brazil. *Geociências* 2, 63–65.
- 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.
- Stanley, S.M., 1970. Relation of shell form to life habitats of the Bivalvia (Mollusca). *Memoir of the Geological Society of America* 125, 1–296.
- Stimpson, W., 1865. Researches upon the Hydrobiinae and allied forms. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 201, 1–59.
- Swainson, W., 1840. A Treatise on Malacology or the Natural Classification of Shells and Shell-fish. Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, London.

- Tamura, M., 1975. New occurrence of *Trigonioides (Kumamotoa) mifunensis* Tamura and a note on *Pterotrigonia sakakurai* (Yehara) from Goshonoura Island, Kumamoto prefecture, Japan. *Memoirs of the Faculty of Education, Kumamoto University* 24, 53–58.
- Valença, L.M.M., Neumann, V.H., Mabesoone, J.M., 2003. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geologica Acta* 1, 261–275.
- Van Damme, D., Bogan, A.E., 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., 2019. Abordagem multi-indicadores do sistema misto carbonático-siliciclástico da Formação Crato: evolução sedimentar, paleogeografia e tectônica. Ph.D. thesis, São Paulo State University.
- 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., 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*, doi: 10.2110/palo.2019.041
- Warren, L.V., Varejão, F.G., Quaglio, F., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Poiré, D.G., Catto, B., Assine, M.L., 2017. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Facies* 63, 1–19.



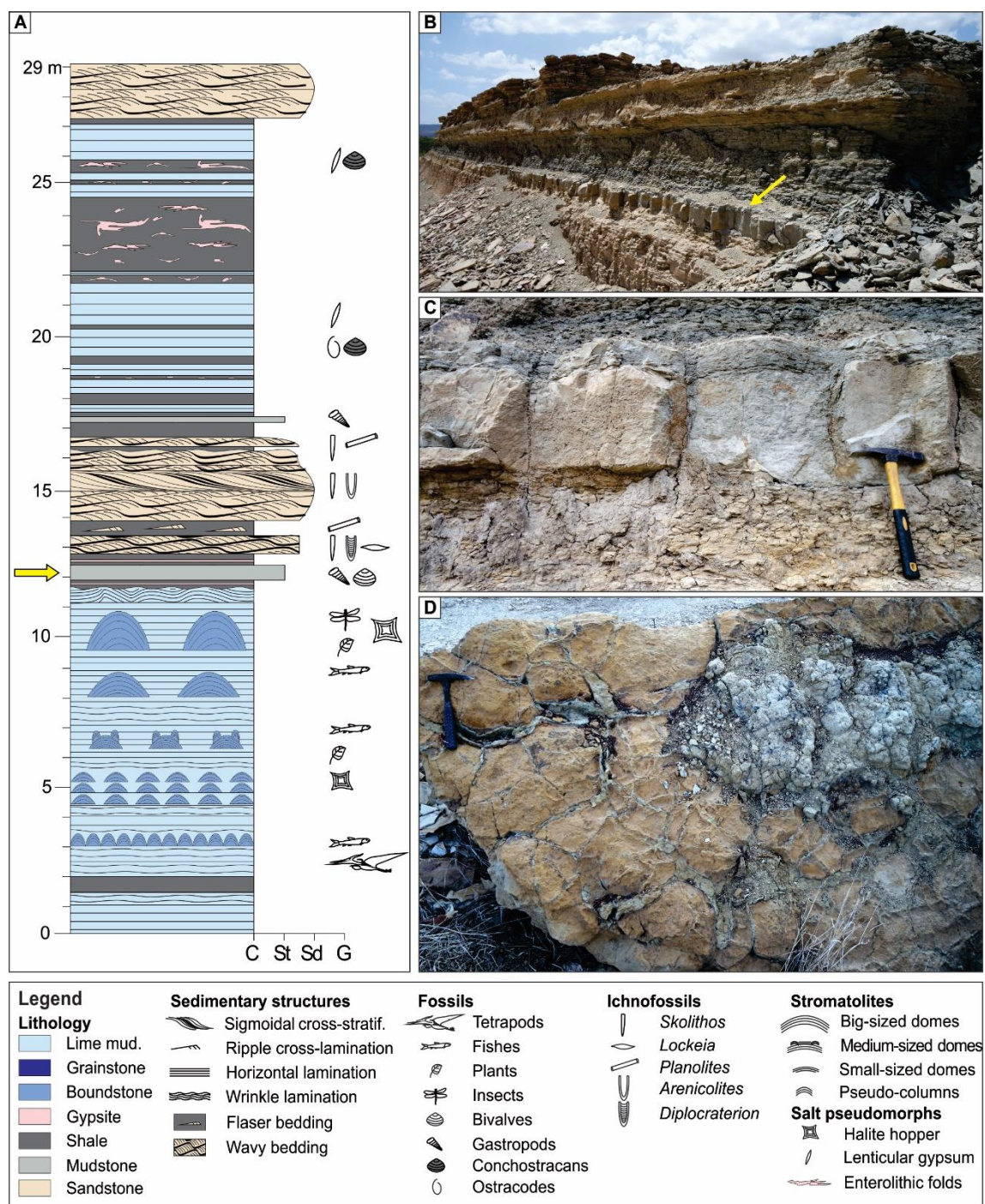


Fig. 2. A. Columnar section of the Três Irmãos quarry. The bivalve-bearing mudstone is arrowed. B. General view of the bivalve-rich mudstone (indicated) bed above the laminated limestones. C. Detail of the bivalve-bearing mudstone and overlying silty shales. D. Plan-view of the fossil-rich mudstone.

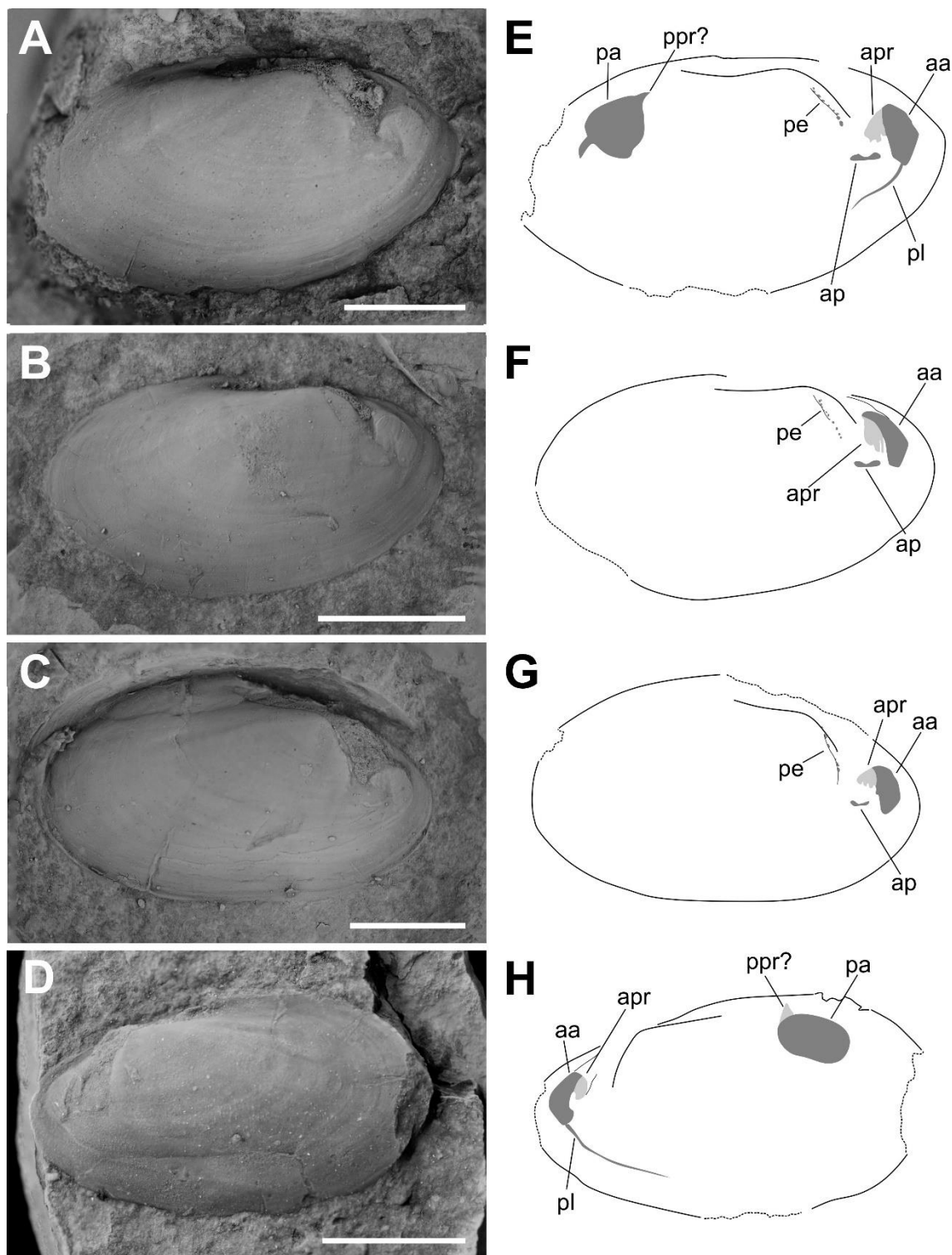


Fig. 3. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., Crato Formation (Aptian), general morphology and muscle scars. A-C. Internal moulds, right valve, showing the anterior muscle scars (DZP-19826, 19822, 19817a, respectively). D. Internal mould of left valve; note the posterior adductor muscle scar (DZP-19836b). E-H. Drawings showing details of the muscle scars, same specimens. Explanation: aa – anterior adductor, pl – pallial line, ap – anterior pedal protractor, apr – anterior pedal retractor, ppr – posterior pedal retractor, pe – pedal elevators, pr – pedal retractor and pa – posterior adductor. Scale: 10 mm.

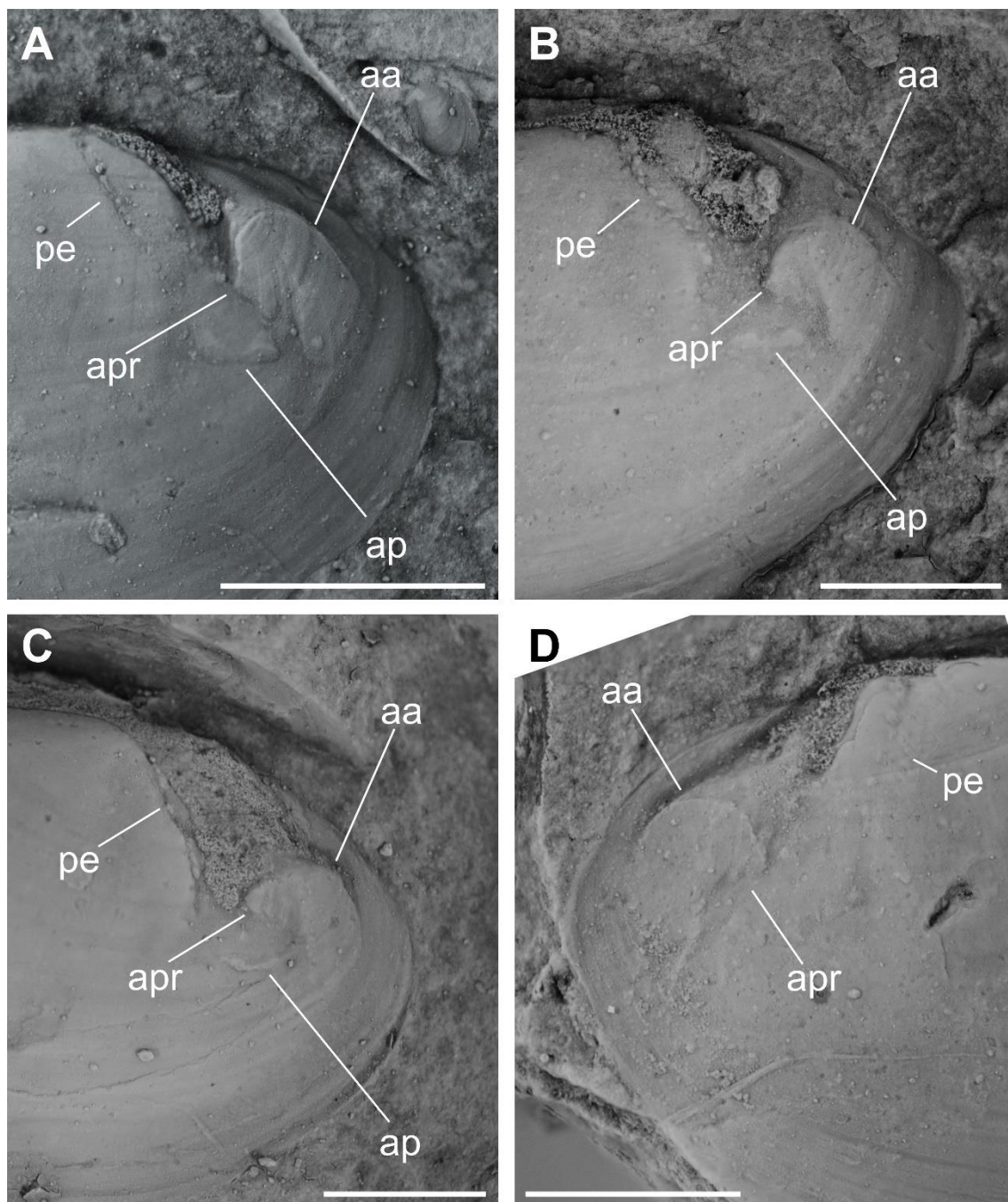


Fig. 4. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., Crato Formation, Aptian, showing the position and form of the muscle scars. A-C. Internal mould, right valve (DZP-19822, 19828, 19817a, 19836b). D. Internal mould, left valve (DZP-19825). Explanation: aa – anterior adductor, apr – anterior pedal retractor, ap – anterior protractor pp – pedal protractor, pe – pedal elevators. Scale: 5 mm.

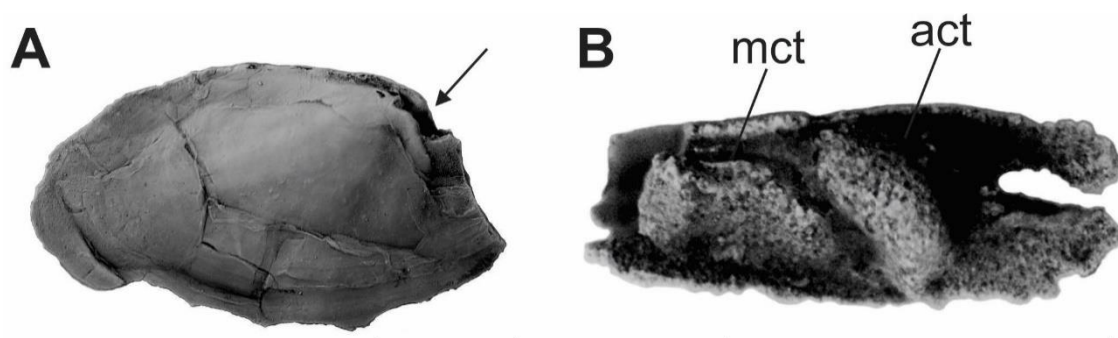


Fig. 5. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., Crato Formation, Aptian, showing details of the hinge. A. Internal mould of closed articulated valves, showing the position of the cardinal tooth (arrow) (DZP.19829a). B. Counterpart of the hinge of specimen DZP-19829; note both the median cardinal tooth (mct) and anterior cardinal tooth (act). Scale: A = 10 mm, B = 5 mm.

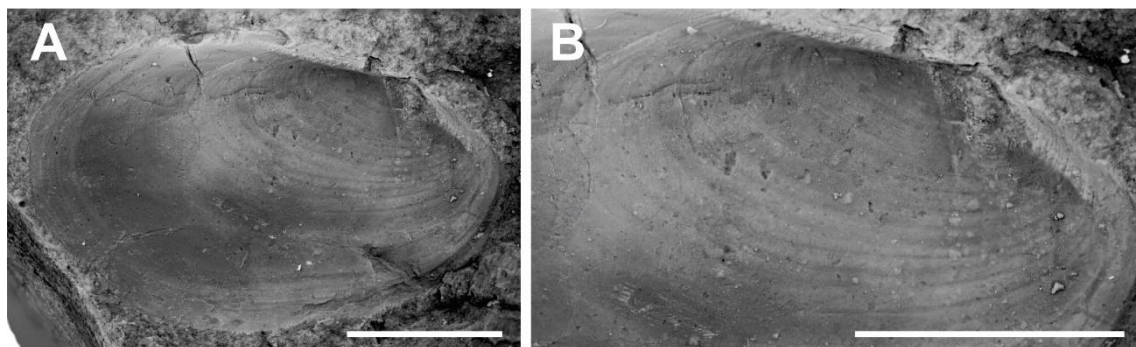


Fig. 6. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., Crato Formation (Aptian), external ornamentation. A. Shell ornament of relatively fine, commarginal growth lines, DZP-19835a. B. Detail of the same specimen showing the more conspicuous commarginal ribs of the umbonal area. Note that the commarginal ornamentation is less marked in the later ontogenetic stages. Scale: A = 10 mm, B = 5 mm.

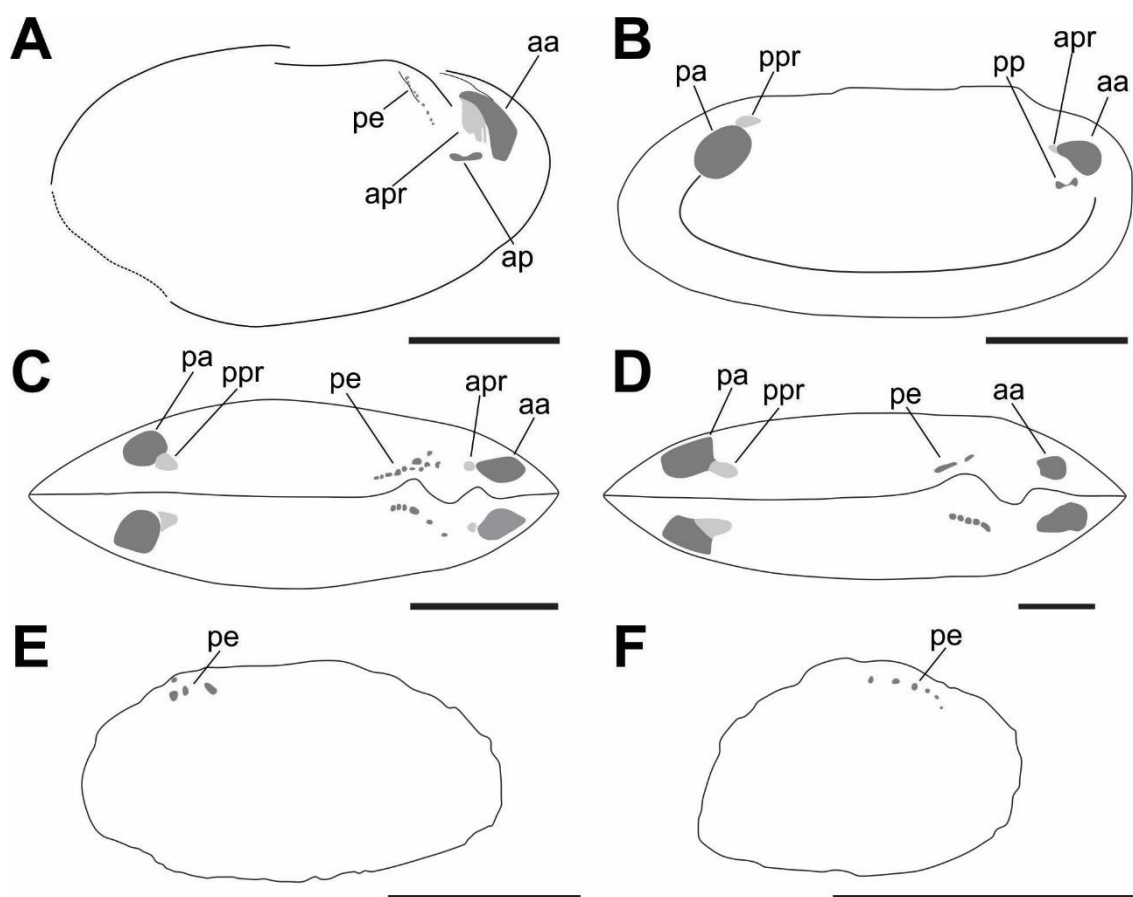


Fig. 7. Drawings of the internal anatomy of shells of Silesunionina. A. *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. with tiny muscles linearly arranged along the umbonal area. B. *Silesunio parvus* from the Triassic of Poland. C. Dorsal view of *Silesunio parvus*, showing its linearly arranged pedal elevators. D. Dorsal view of ?*Tihkia silesiaca* also from the Triassic of Poland. E. *Protovirgus dunstani* (Etheridge, 1888) from the Triassic of Australia. F. *Unionella bowralensis* Etheridge, 1888 from the Triassic of Australia. Abbreviations: aa – anterior adductor, ap – anterior protractor, pe – pedal elevators, apr – anterior pedal retractor, pa – posterior adductor, ppr – posterior pedal retractor. Scale = 10 mm.

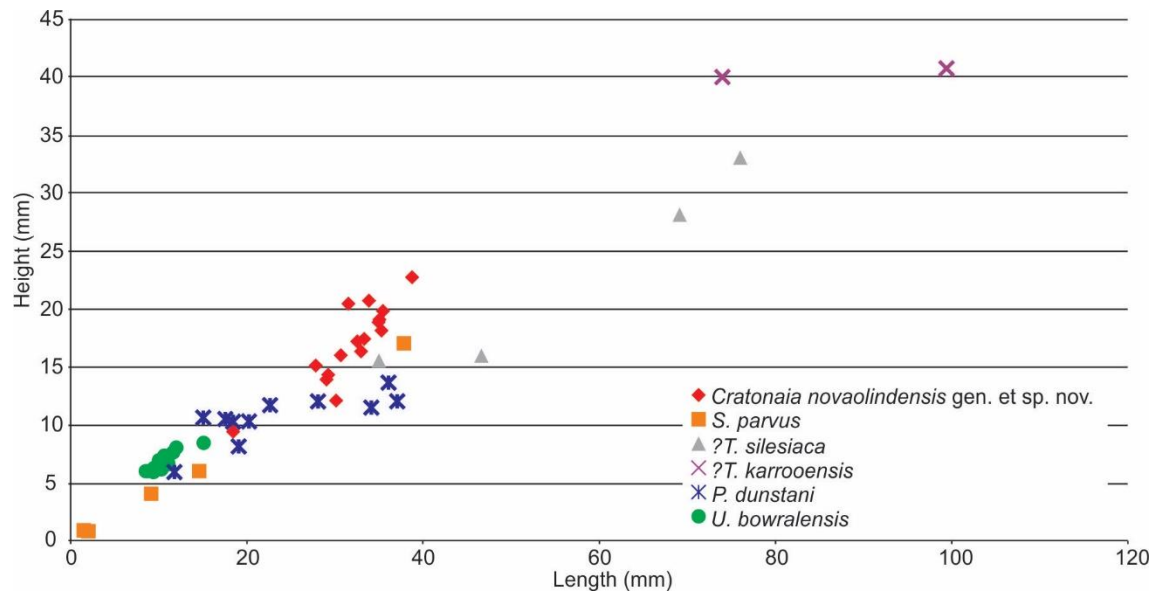


Fig. 8. Scatterplot showing the size of various species of Silesunionidina. Measurements for species other than *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. are from literature data (McMichael, 1957; Skawina and Dzik, 2011; Van Damme et al., 2015).

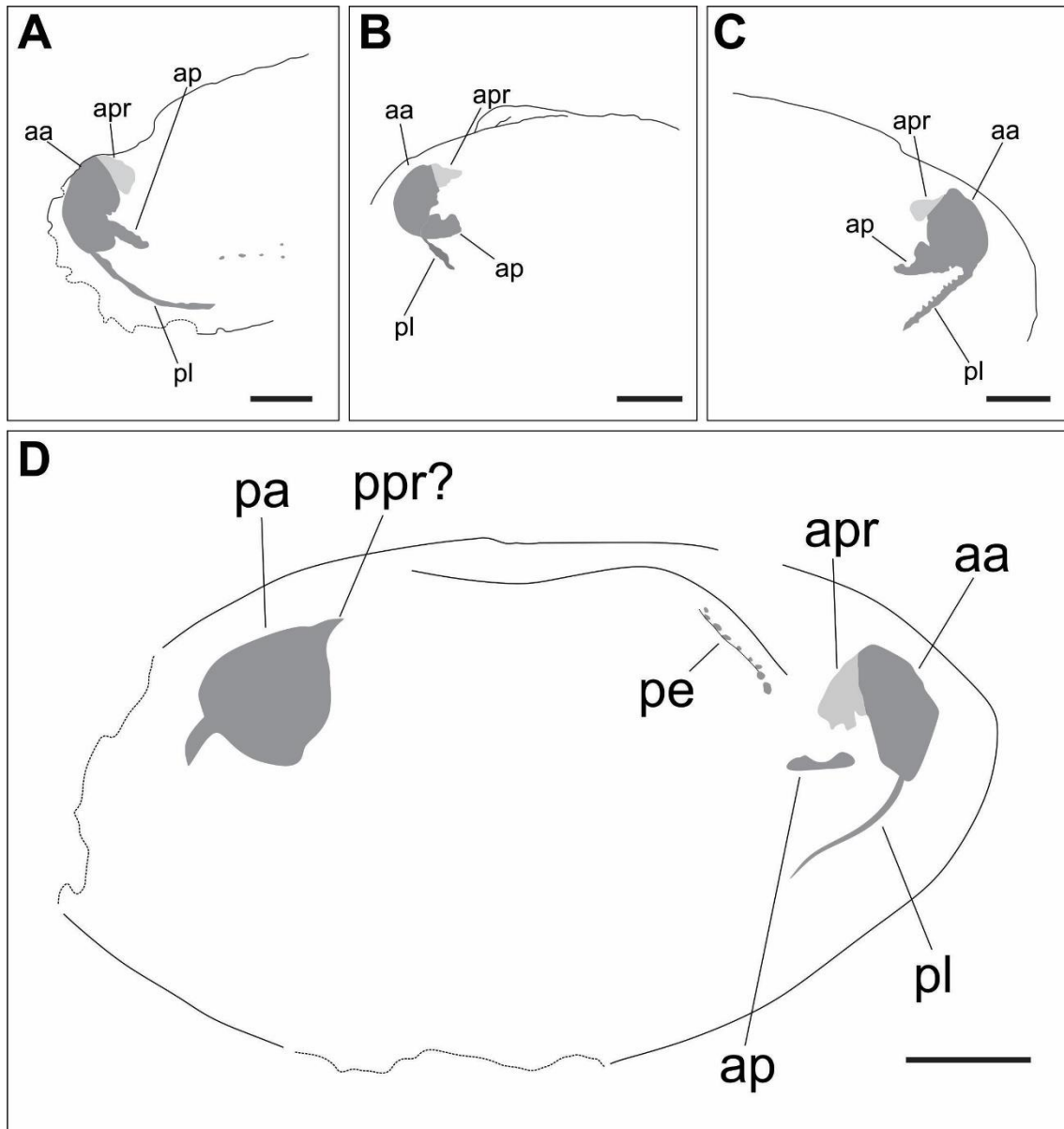


Fig. 9. Drawings of the muscle scars in *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. and margaritiferid, and unionid bivalves. A and C. Muscle scars in *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758). B. Muscle scars in *Alasmidonta undulata*, right valve. D. Muscle scars in *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. Scale = 10 mm.

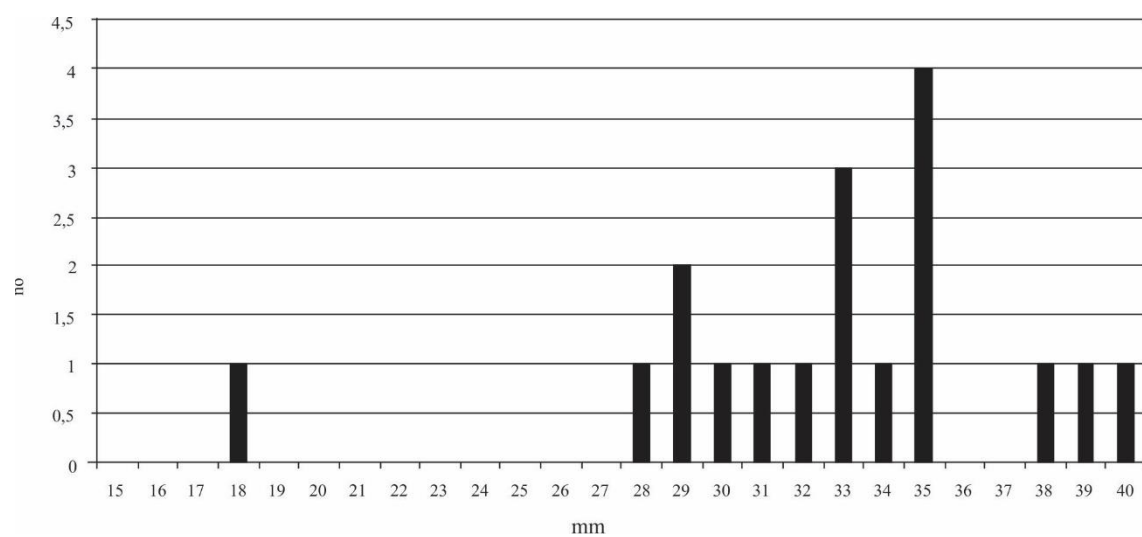
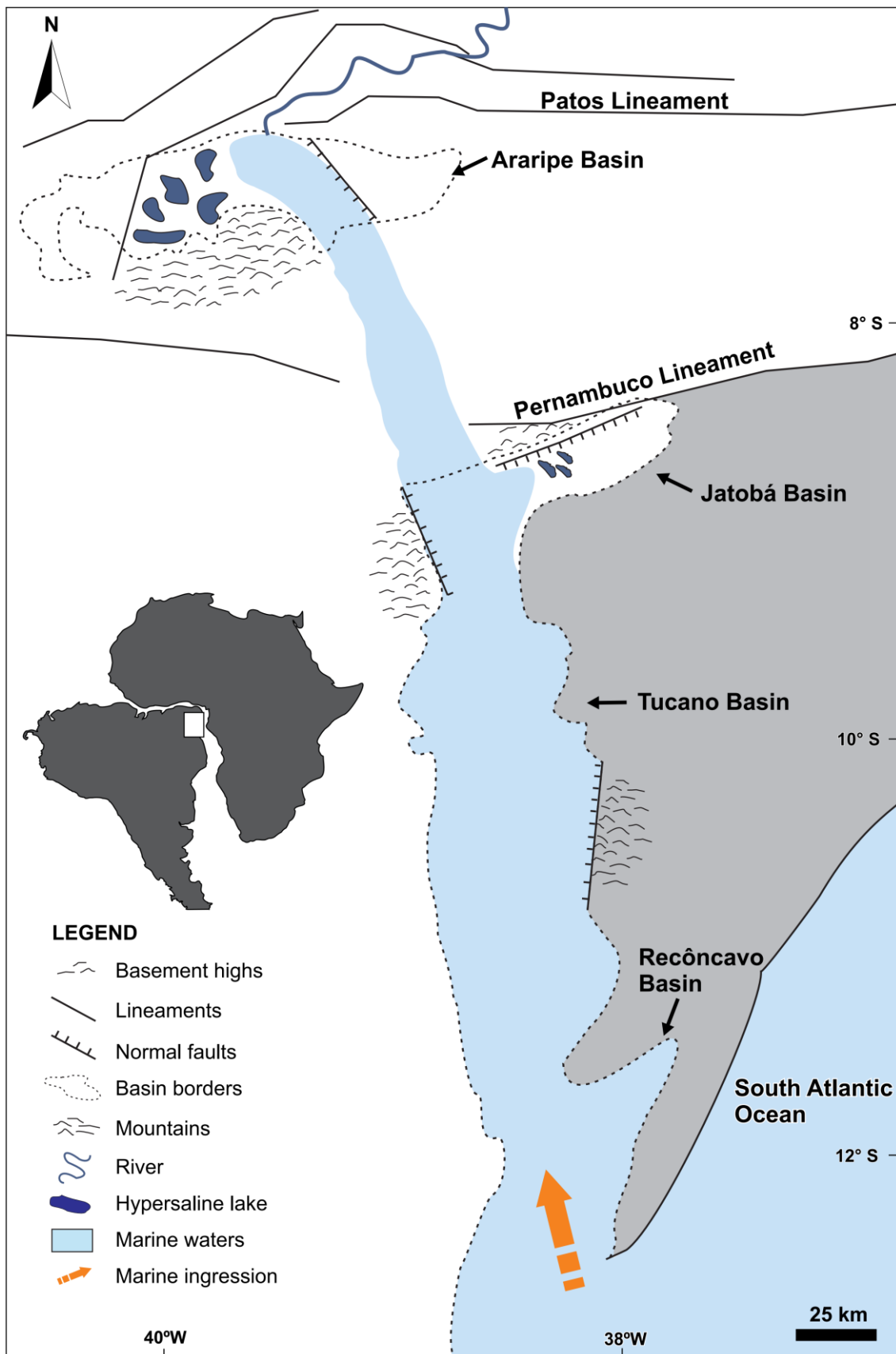


Fig. 10. Size (length) frequency distribution of *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov. (n = 18)

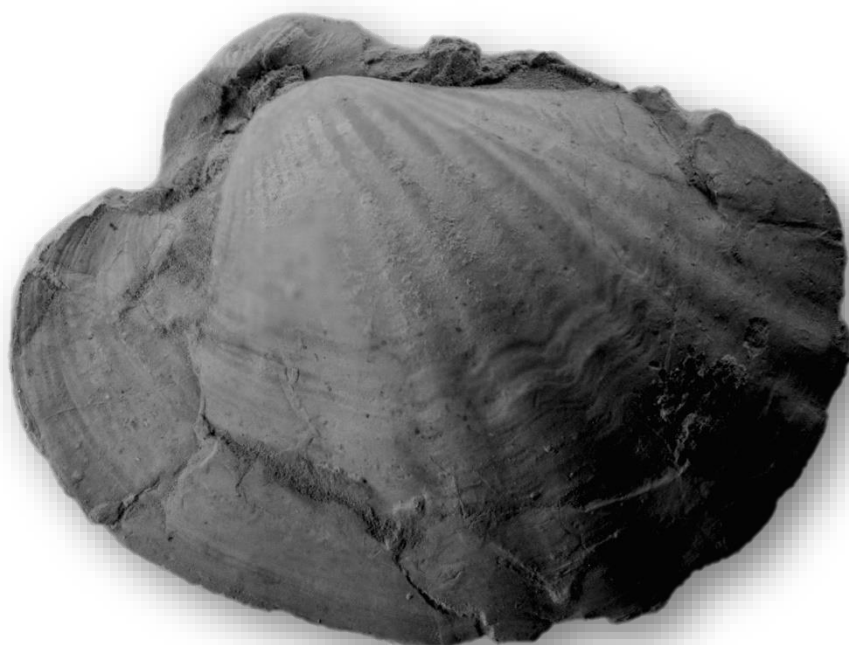


Specimen	Length	Height	Width	Elongation (L/H)	Obesity (H/W)
19817A	35.0	19.1	----	1.83	----
19818	35.4	19.8	5.0	1.79	7.08
19819A	33.3	17.4	3.8	1.91	8.76
19820	29.2	14.3	5.2	2.04	5.62
19821	----	24.4	8.8	----	----
19822	27.8	15.1	4.6	1.84	6.04
19823	38.2	----	----	----	----
19824	30.6	16.0	5.2	1.91	5.88
19825	----	----	----	----	----
19826	32.5	17.2	5.2	1.89	6.25
19827	----	18.7	6.8	----	----
19828	----	19.5	6.4	----	----
19829A	33.8	20.7	3.2	1.63	10.56
19832	38.7	22.7	----	1.70	----
19833	----	14.8	2.0	----	----
19834	32.9	16.3	----	2.02	----
19835A	31.5	20.4	3.8	1.54	8.29
19836A	34.9	18.9	7.0	1.85	4.99
19837	18.4	9.4	----	1.96	----
19838	----	17.9	5.4	----	----
19839	----	----	2.9	----	----
19840	----	----	3.8	----	----
19841	----	----	3.4	----	----
19842	----	----	5.6	----	----
19843A	----	16.8	4.4	----	----
19874	29.0	13.9	8.0	2.09	3.63
19880	----	----	3.2	----	----
19884A	35.3	18.1	4.0	1.95	8.83
19885A	----	16.8	5.4	----	----
19886A	----	18.1	4.6	----	----
20347	30.1	12.1	----	2.49	----
20348	39.9	----	----	----	----

Table 1. Measurements of *Cratonaia novaolindensis* gen. et sp. nov., Crato Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. Dimensions and shell indexes (L/H, H/W) based on Stanley (1970).

APÊNDICE C^{9,10}

First record of Trigonoidids (Unionida bivalves) from the Brazilian Cretaceous (Aptian Crato Formation, Araripe Basin)



⁹Este apêndice é um artigo que conta com a colaboração de Filipe G. Varejão, Suzana A. Matos, Mariza G. Rodrigues, Franz T. Fürsich, Aleksandra Skawina, Lucas V. Warren, Mario L. Assine e Marcello G. Simões.

¹⁰O artigo foi submetido à revista *Geobios*.

Apêndice C

First record of trigonoidids (Unionida bivalves) from the Brazilian Cretaceous (Aptian Crato Formation, Araripe Basin)

Abstract

Members of the superfamily Trigonioidea Cox, 1952 (Order Unionida Gray, 1854) in the Lower Cretaceous succession of the Araripe Basin, NE Brazil, are here described in detail for the first time. The fossil specimens, recorded from the Aptian Crato Formation, Santana Group, comprise 172 individuals found in sites at the eastern border of the basin. Trigonoid bivalves are mainly restricted to a 30- to 130-cm-thick interval of intensely bioturbated, tabular bivalve-bearing mudstones that overlie the fossil-rich laminated limestones (the Crato *Konservat-Lagerstätte*). Detailed analysis of the main morphological shell characters (i.e., muscle scars, hinge, ornamentation) indicates that at least two new taxa are present. *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. (?Family Trigonoididae Cox, 1952) is the most abundant and widely distributed trigonoid of the Crato Formation, whereas ?*Monginella bellaradiata* sp. nov. (Family Plicatounionidae Chen Jin-hua, 1987) has been found only in one fossil site (Três Irmãos quarry, Nova Olinda). The possible record of *Monginella* Starobogatov, 1970 suggests affinities among the Crato trigonoid assemblages and those of the Aptian fossil assemblages of the African continent. In all fossil assemblages, the specimens are commonly preserved with articulated valves (closed or splayed), but they do not occur *in situ*. This suggests minimum tractive lateral transport and residence time at the sediment/water interface. Like other Unionida bivalves, the Crato trigonoids may have lived semi-infaunally on muddy bottoms, under freshwater to brackish water conditions. Finally, our record extends the palaeogeographic distribution of trigonoids in the northeastern South American territory.

Keywords

Trigonioidoidea; Bivalvia; Non-marine; Lower Cretaceous; Santana Group; Brazil

1. Introduction

The paraphyletic superfamily Trigonioideoidea Cox, 1952, encompasses a group of non-marine (fresh- to brackish water), facultatively mobile, infaunal suspension feeding bivalves whose taxonomic position is still under dispute (Van Damme et al., 2015, p. 147) and, according to Carter et al. (2011, p. 12), can either belong to the Order Unionida Gray, 1854 or to the Order Trigoniida Dall, 1889. The trigonioideoideans are widely distributed in the Asian continent, mainly in southeast Asia, Siberia, Japan, and South Korea (Sha, 1990, 1993, 2007, 2010, Tumpeesuwan et al., 2010).

The Trigonioideoidea bivalves are also known in Europe from the Barremian (Early Cretaceous) Wessex Formation, Wealden Group, on the Isle of Wight, southern England (Barker and Munt, 1993, Barker et al., 1997). They have also been recorded in Upper Jurassic-Lower Cretaceous fluvial-palustral deposits in Spain, including occurrences from the Villar del Arzobispo Formation (Upper Jurassic-Lower Cretaceous), Upper Barremian Huérguina Formation, from the Aptian of the Cameros Basin, and from the Albian Escucha Formation (Delvene and Munt, 2010, Delvene et al., 2011, 2013). Members of Trigonioiidae Cox, 1952 (*Nippononaia* sp.) have also been recorded in Cretaceous deposits of Germany (Fischer, 1992). In addition, trigonioideoidean bivalves are known from Mesozoic deposits of Africa, forming Cretaceous bivalve assemblages dominated by forms from Asia (Van Damme et al., 2015).

In contrast, trigonioideoideans are thought to be absent in Cretaceous deposits of western Gondwana. Actually, Bruno and Hessel (2006) have mentioned (but not described) the presence of *Pseudohyria* Morris, 1936 in deposits of the Crato Formation. In this context, herein we describe, for the first time, bivalves belonging to the Trigonioideoidea (Unionida) from Aptian deposits of the Araripe Basin, Brazil. The aim of this study is to (a) describe in detail the non-marine bivalves (Trigonioideoidea, Unionida) of the Crato Formation, Santana

Group; (b) erect the new genus and species *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov., and (3) tentatively assign a new species to the genus *Monginella* Starobogatov, 1970. The significance of these findings for the biogeographic relationship of the bivalve fauna from the Crato Formation is also briefly discussed.

2. Regional geological settings

The Araripe Basin (Fig. 1) has the most complete and significant sedimentary succession of the interior basins of Northeast Brazil (Assine, 2007). The basin developed in response to the Cretaceous fault reactivation of faults associated with two major Neoproterozoic shear zones during events connected to the opening of the southern and equatorial branches of the South Atlantic Rift System (Matos, 1992). The Aptian Santana Group encompasses a mixed siliciclastic-carbonate sedimentary succession including, from base to top the Barbalha, Crato, Ipubi, and Romualdo formations (Assine et al., 2014, Neumann and Assine, 2015) (Fig. 1). The Aptian was a key moment in the evolution of the Atlantic rifting due to the occurrence of the first marine connection between Central and South Atlantic waters (Koutsoukos et al., 1991), with important implications for the sedimentation history of the Araripe Basin (Assine et al., 2016, Custódio et al., 2017, Fürsich et al., 2019, Goldberg et al., 2019, Varejão et al., 2019a).

The Crato Formation is an up to 90-m-thick succession of interbedded limestones, shales, mudstones and sandstones interpreted as lacustrine deposits (Neumann et al., 2003; Fig. 1). It yields a rich, world-famous, exceptionally preserved continental biota, making it one of the most important Cretaceous *Konservat-Lagerstätten* (Martill et al., 2007, Heads et al., 2008, Varejão et al., 2019b). Arthropods, fishes, turtles, pterosaurs, gymnosperms, and early flowering plants are the best-preserved fossils (Martill et al., 2007).

Within the sedimentary succession of the Crato Formation, a relatively thin (30- to 130-cm-thick) mollusc-bearing mudstone bed (referred as the Três Irmãos Bed by Varejão, 2019) is readily recognizable immediately above the top of the Crato *Konservat-Lagerstätte* laminated limestones (Varejão et al, 2019b) (Fig.2). The Três Irmãos Bed forms the base of a coarsening-upward succession that grades from claystones to sandy siltstones with mainly horizontal burrows. This interval differs from the layers above and below by its distinct physical sedimentary features and/or fossil content and can be easily traced for tens of kilometres (Fig.2). According to the literature, the Três Irmãos Bed contains marine/brackish bivalves (Bruno and Hessel, 2006) and gastropods (Santos et al., 2017), associated with freshwater forms (Unionida; Martill et al., 2005, Bruno and Hessel 2006, Silva , 2019), suggesting an environment with fluctuating salinity where the non-marine molluscs may have lived on a muddy substrate of coastal lakes (Varejão, 2019).

3. Material and methods

In total, 172 specimens of trigonioidoidean bivalves were investigated in this contribution. The described bivalve collection encompasses specimens already available in the Scientific Collections of the Department of Zoology of the Institute of Biosciences, São Paulo State University as well as newly collected fossils gathered during field campaigns in the Araripe Basin between 2015 and 2018. An initial small collection of these bivalves was kindly made available to our laboratory by Eva Batista Caldas, a former palaeontologist of the Department of Geology, Federal University of Ceará, Ceará State, in the early 1990's. The fossil material collected by us comes from four localities of the Crato Formation: the Três Irmãos quarry in Nova Olinda (UTM 24M 422,950E / 9,213,344S), Estiva (UTM 24M 413,948E / 9,210,049S), Batateira River (UTM 24M 449,866E / 9,198,487S) and Caldas

(UTM 24M 459,349E / 9,186,902S) (Figs. 1, 2). The bivalves collected by E.B. Caldas come from the Batateira River fossil site.

The studied bivalves form two main preservational groups: (a) composite moulds (*sensu* McAlester, 1962) of articulated specimens, and (b) single valves. The composite moulds include both closed and splayed open valves (butterfly position). McAlester (1962) proposed that the original shell composition favouring this type of fossil preservation is aragonitic or predominantly aragonitic, which is the case of Trigonioidea (Skawina, 2013; Delvene et al., 2013). Specimens belonging to this group are relatively well-preserved, some showing signs of muscle scars and hinge details. In particular, the specimens preserved in butterfly position allowed us to describe details of the hinge of the species. In contrast, some of the single right and left valves (composite, internal or external moulds) preserve details of the hinge and external ornamentation.

Most of specimens studied required preparation to some degree in order to better expose them from the sedimentary matrix, which was done using precision mechanical tools. After that, castings were prepared with latex and plasticine (FIMO brand). All illustrated specimens were coated with magnesium oxide to enhance shell characters and were subsequently photographed in as much detail as possible. This was done by using a Nikon digital camera (D3200), with a macro-lens (105 mm). Following this, individual digital images with distinct focal planes were merged by means of the focus stacking technique in Adobe Photoshop CC software. Drawings were prepared with Corel Draw X8 software.

Classification of the studied bivalves in taxonomic categories above the superfamily level followed Carter et al. (2011). The systematic classification of the superfamily Trigonioidea followed in part Sha and Fürsich (1993), Sha (2007), and Van Damme et al. (2015). As recommended by Delvene et al. (2011), strong consideration was given to the divaricate ornamentation of some of our specimens, especially because the typical anterior

musculature of the group (i.e., a separate anterior pedal retractor muscle scar to the anterior adductor muscle scar) is not well preserved in individuals of the newly erected genus.

However, it must be stressed that despite the vast occurrences of Trigonioidea in Mesozoic deposits, most of our basic knowledge of their shell morphology comes from their occurrences in Asia (Sha, 1990, 1993, 2007, 2010, Fang et al., 2009). Finally, all specimens studied are housed in the Palaeontological collections of the Department of Zoology, São Paulo State University, Botucatu Campus, São Paulo, Brazil, and were coded as DZP-.

4. Systematic palaeontology

Class Bivalvia Linnaeus, 1758

Megaorder Unionata Gray, 1854

Order ?Unionida Gray, 1854

Superfamily Trigonioidea Cox, 1952

?Family Trigonoididae Cox, 1952

Genus *Araripenaia* gen. nov.

Type species: *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov.

Derivation of the name: The genus name refers to the sedimentary basin (Araripe Basin), in which the type species occurs, and *naia*, after the water nymph in the Greek mythology.

Diagnosis: As for the type species.

Araripenaia elliptica gen. et sp. nov.

Fig. 3, Fig. 4, Fig. 5, Fig. 6

Derivation of the name: Species named after the characteristic elliptical outline of the shell.

Type Material: Holotype, DZP-1043, composite mould, conjugated valves. Paratypes, DZP-19850B, 19914, 20336, composite moulds, splayed valves; DZP-19873, external mould, splayed valves; and DZP-19859, external mould, splayed valves.

Measurements: Table 1.

Type locality: Nova Olinda county, Três Irmãos quarry, 3 km from the main entrance to the city, Nova Olinda-Santana do Cariri road, State of Ceará, northeastern Brazil.

Type horizon: Bivalve-bearing mudstones, 30 cm above the top of the fossiliferous laminated limestone interval of the Crato Formation.

Diagnosis: Transversely elliptical Trigonioideoidea shell with distinct inverted V-shaped threads (or delicate ribs) in the anterior area of the valve. Radial threads dominate over commarginal growth lines in the umbonal area. Hinge of right valve with a long lamellar tooth running parallel to the dorsal margin; hinge of left valve with two long lamellar teeth. Posterior teeth smooth or feebly crenulated. Each valve with a short lamellar, non-crenulated tooth at the anterior margin. Juvenile shell with a distinct escutcheon.

Description: Shell thin, medium-sized (16,8 to 32,8 mm long and 6 to 15,7 mm high), inequilateral and equivalved. Valves slightly compressed laterally. Shell outline transversely

elliptical; dorsal margin almost straight to weakly curved; anterior margin very convex; ventral margin gently convex; posterior margin truncated (Figs. 3, 5). Shell margins non-crenulated. With faint, rounded posterior umbonal ridge, posterior slope straight and narrow (Figs. 3, 5). Umbones very low, slightly opisthogyrus, placed at about two-fifths of shell length from the anterior extremity; no lunule, but juvenile shells with a distinct narrow escutcheon (Fig. 6(E)). Ligament external, opisthodetic. Shell ornamented with (a) thin radial ribs or radial threads, (b) inverted V-shaped ribs, and (c) commarginal growth lines (Figs. 3, 6). Thin radial ribs well visible in the posterior and central area of the shell (Figs. 3, 6). Inverted V-shaped ribs limited to the anterior area of the shell (Fig. 4). V-shaped angle $>62^\circ$. Irregularly spaced, commarginal growth lines conspicuous at shell flanks and margins; radial threads dominating over commarginal growth lines in the umbonal area (Figs. 3, 6). Small (mm-sized) pustules can be present at posterior and anterior margins of the shell (Fig. 6(A, D)). Hinge teeth with a single, long, apparently smooth or feebly crenulated, lamellar tooth in the right valve; two long lamellar teeth in the left valve and two small, apparently non-crenulated ridge-like anterior teeth in each valve (Fig. 5). Muscle scars and pallial line unknown.

Remarks: Despite the large number of available specimens of *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. in none of them the muscle scars and pallial line is preserved. Since in moulds of other bivalves co-occurring with *A. elliptica* muscle scars and pallial line are well-preserved, the musculature of *A. elliptica* was probably only weakly impressed in the shells. Consequently, a detailed comparison with other Asian and African trigonoidids, in which the muscle scars are well-preserved, is not possible.

The hinge of *Araripenaia elliptica* with two lamellar anterior teeth and two long lamellar posterior teeth in the left and one in the right valve closely resembles the hinge of Asian the

trigonioidids *Cyotrigonioides* Guo, 1981, and *Danlengiconcha* Liu (in Cai and Liu, 1978). Yet, as for the less derived trigonioidids, a sub-median tooth is lacking in the hinge of the Brazilian species. The shell outline of *A. elliptica* also resembles that of *Danlengiconcha elongata* Liu (in Cai and Liu, 1978), but the Chinese species has a distinct posterior carina. The external ornamentation of *A. elliptica* with thin radial ribs or radial threads is similar to that in the posterior area of shells of *Danlengiconcha elongata*. However, in *A. elliptica* distinct inverted V-shaped threads are present in the anterior area of the shell. Such ribs are also present in shells of *Koreanaia* Sha in Sha and Fürsich (1993), but their teeth are crenulated (Sha, 2007). The teeth in the Brazilian species are smooth or just feebly crenulated.

Family Plicatounionidae Chen, 1987

Genus ***Monginella*** Starobogatov, 1970

Type species: *Monginella flattersensis* (Mongin, 1963)

?*Monginella bellaradiata* sp. nov.

Fig. 7, Fig. 8

Derivation of the name: Species name after the external ornamentation (radial ribs), plus *bella* (i.e., nominative feminine singular of the Latin adjective “bellus”, which means “beautiful”).

Type Material: Holotype, DZP-20350A, composite mould, closed articulated valves. Paratypes, DZP-19795, right valve, composite mould; DZP-19890A, left valve, external mould; DZP-19897, left valve, composite mould.

Measurements: Table 2.

Type locality: Nova Olinda county, Três Irmãos quarry, 3 km from the main entrance to the city, Nova Olinda-Santana do Cariri road, State of Ceará, northeastern Brazil.

Type horizon: Bivalve-bearing mudstones, 30 cm above the top fossiliferous, laminated limestone interval of the Crato Formation.

Diagnosis: Medium-sized, inflated, subovate shell with antero- and postero-dorsal margins almost straight to weakly incurved. External ornamentation with 6-7 thick radial ribs on the posterior side of the shell. Ribs very distinct and feebly crenulated in the umbonal area and less distinct when nearing the ventral margin. Chevron-shaped or inverted V-shaped ribs absent. Shell margins smooth. Right valve with small, crenulated ridge-like anterior cardinal tooth. Anterior adductor muscle scar large, elongated, deeply impressed and ventrally bordered by a well-developed buttress.

Description: Specimens medium-sized (20,8-50,3 mm long and 6,4-53,5 mm high), inequilateral and equivalve (Fig. 7). Valves slightly inflated with maximal convexity situated *ca.* 10 mm behind the beak. Shell outline subovate; anterior margin rounded, grading smoothly into antero-dorsal and antero-ventral margins (Fig. 7). Posterior margin rounded. Antero- and postero-dorsal margins almost straight to weakly incurved. Ventral margin broadly rounded, non-crenulated. Umbones high, prominent, projecting above the hinge line, opisthogyrous, and placed at about two-fifths of shell length from the anterior extremity. Ligament external, opisthodetic; lunule and escutcheon absent. External shell ornamentation varying during ontogenetic stages. Small individuals (<20 mm in length) ornamented with up

to 16 radial ribs covering the whole shell. Ribs are feebly crenulated in the umbonal area. Large individuals (>50 mm in length) with 6-7 well-marked radial ribs on the posterior flank of the shell (Fig. 7). These ribs are very distinct near the beaks but become less distinct when nearing the ventral margin. Anterior flank of shell devoid of radial ribs (Fig. 7). Irregularly spaced growth lines in large individuals better developed at the flank than anteriorly and posteriorly of it. Growth lines wavy, convex towards the umbo on the radial ribs and concave on the interspaces between ribs (Fig. 7(A, D)). Chevron-shaped or inverted V-shaped ribs absent in all ontogenetic stages. Anterior hinge of right valve with a crenulated ridge-like anterior cardinal tooth (Fig. 8); posterior part of hinge unknown. Anterior adductor scar large and elongated, bordered by a well-developed ventral ridge (= buttress) (Fig. 7). Anterior pedal retractor muscle scar small, triangular, deeply impressed and separated from the anterior adductor scar. Other muscle scars and pallial line unknown.

Remarks: ?*Monginella bellaradiata* sp. nov. closely resembles some Mesozoic plicatounionids from Africa, especially species of the genus *Monginella* Starobogatov, 1970. The radial ornamentation of the Brazilian species with a few (6-7) ribs in individuals up to 50.3 mm in length is very similar to that of *Monginella flattersensis* (Mongin, 1963) and ?*Monginella radieri* (Goumard, 1956) from the northern Africa assemblages (Van Damme et al. 2015). The form, size and location of the anterior adductor scar of ?*M. bellaradiata* is also similar to that of *Monginella flattersensis* (Mongin, 1963), as illustrated in Van Damme et al. (2015, p. 146). Yet, the anterior musculature of ?*M. bellaradiata*, including the form of the adductor muscle scars and location of the anterior pedal retractor scars, resembles the anterior musculature of *Nippononaia* (*Subnippononaia*) *fordi* Barker, Munt and Radley, 1997 from the Lower Cretaceous of England (Barker et al., 1997, p. 958). Yet, in all species mentioned above the anterior adductor muscle scar is ventrally bordered by a strong buttress. The hinge teeth of ?*M.*

bellaradiata are only partially preserved in all specimens examined, but a crenulated ridge-like anterior cardinal tooth is observed in the right valve, thus resembling the anterior teeth in *Monginella flattersensis* (Mongin, 1963), and *Adrarunio deserticus* (Mongin, 1968). However, the ornamentation of our species distinctly differs from that of this nakamuranaiadid species.

The radially ribbed shells of some Pseudohyriidae Kobayashi (1968) resemble to some degree ?*M. bellaradiata*. Nevertheless, the posterior area of pseudohyriid shells carries chevron-shaped or inverted V-shaped ribs and have a strongly crenulated ventral margin, which is not the case in ?*M. bellaradiata*.

Finally, in all studied Brazilian specimens of ?*M. bellaradiata* the protractor muscle scar, pallial line and posterior muscle scars are poorly preserved or absent. Still the hinge is not well-preserved too. Consequently, until better preserved specimens are available the assignment of these specimens to *Monginella* must be viewed with caution.

5. Discussion

Except for a few scattered references (Allport, 1859, Mawson and Woodward, 1907, Melo Junior and Oliveira, 1939, Barbosa, 1950, Beurlen, 1963, Martill et al., 2005, 2007; Sales, 2005, Bruno and Hessel, 2006), Lower Cretaceous non-marine bivalve faunas are virtually unknown in Brazil. The very recent record of non-marine bivalves from the same mollusc-bearing mudstones of the Crato Formation (Silva, 2019) called our attention for the possible presence of other fresh- to brackish water species in this bed. This is puzzling, since literature data (Bruno and Hessel, 2006) suggest that the fauna was mainly represented by marine to brackish forms, including *Yoldia* Möller, 1842, *Malletia* Desmoulins, 1832, *Barbatia* Gray, 1842, apart from *Pseudohyria*, the only true freshwater bivalve mentioned). However, these bivalves were never described or figured in detail. In this context, the non-marine bivalves of the Crato Formation were described above and tentatively assigned to the superfamily Trigonioidoidea. Like other bivalves of this superfamily (Buscalioni and Poyato-

Ariza, 2016), *Araripenaia* gen. nov., and ?*Monginella bellaradiata* sp. nov. probably were semi-infaunal or shallow infaunal suspension feeding bivalves.

Since shells of the two bivalve species are commonly articulated in the bivalve-bearing mudstone, they could be interpreted as parautochthonous (*sensu* Kidwell et al., 1986) elements in this bed, having undergone limited transport. Their relatively great abundance in the bivalve-bearing mudstone (i.e., the Três Irmãos Bed in Varejão, 2019), however, makes a different explanation more plausible: Rather than having undergone limited transport, the non-marine and the marine faunal elements may both be autochthonous, colonizing the same substrate but at different times. This could have been facilitated by salinity regimes that fluctuated from marine to freshwater/brackish. Thus, the co-occurrence of marine and freshwater faunal elements could be interpreted as environmental condensation, whereby faunas corresponding to different environmental settings and time planes have been projected into a single stratigraphic level. The term has been introduced by Fürsich and Kauffman (1984) for a similar co-occurrence of marine and freshwater molluscs in the Albian of the Western Interior Seaway. There, the mixing of well-preserved gastropods and bivalves with different physiological adaptations and therefore ecologically incompatible has been explained by small-scale within-habitat reworking rather than by transport of some of the faunal elements, all of which inhabited the same area but during different salinity regimes.

The fossil-rich bed occurs in a major stratigraphic interval of the Crato Formation, characterized by an 030- to 130-cm-thick interval of tabular beds of thoroughly bioturbated mudstones that compose a siliciclastic succession overlying the laminated limestones containing the famous *Konservat-Lagerstätte* of the formation (Martill et al., 2007, Varejão et al., 2019). Apparently, within the up to 90-m-thick Crato Formation, ideal conditions for the development of a non-marine naiad bivalve fauna and/or for its preservation were limited to the basal part of this unit (Varejão, 2019). Therefore, the occurrence of this molluscan

fauna is relevant for our understandings of the palaeoecology and palaeobiogeography of the Lower Cretaceous sedimentary succession of the Araripe Basin. These aspects clearly deserve to be studied in more detail, but this is beyond the scope of this taxonomic study of parts of the molluscan fauna.

Araripenaia elliptica was probably endemic to the Araripe Basin during the Lower Cretaceous, whereas specimens of *Monginella* are known from Africa (Van Damme et al., 2015). If its taxonomic identification is correct, as is suggested by its shell characters, this is the first occurrence of a member of the family Plicatounionidae in South American Mesozoic deposits. Even more relevant, this is the only non-marine bivalve family shared between West Gondwana and NW African terrains during the whole Mesozoic (Van Damme et al., 2015, p. 188, table 3). Indeed, *Monginella flattersensis*, a species that resembles ?*Monginella bellaradiata* is known from reddish-greenish shales of the Barremian-Aptian Djoua Group at Fort Flatters, Algeria, NW Africa (Van Damme et al., 2015, p. 153, table 1). The other elements shared with NW Africa are members of the suborder Silesunionidina Skawina and Dzik, 2011, recorded recently from the same bivalve-bearing bed (Silva, 2019). This is interesting, since the Aptian time interval bears strong evidence for the first marine connection between Central and South Atlantic waters (Koutsoukos et al., 1991; Assine et al., 2016; Varejão et al., 2019c) and the consequent loss of continental links between both continents.

Mongin (1963, 1968) documented clear connections between the Mesozoic naiad fauna of Africa and Eurasia. These connections became even more pronounced after the detailed revision of the African non-marine bivalves made by Van Damme et al. (2015), which also demonstrated that no clear relationship existed between the West Gondwana and NW African molluscan faunas. As noted by these authors, “the African Early Cretaceous community is composed of Asian/Eurasian taxa, the endemics excepted” (Van Damme et al., 2015). The

possible presence of a plicatunionid bivalve in the Araripe Basin, a bivalve family reaching its most widespread distribution during the Upper Cretaceous (Van Damme et al., 2015), indicates that a Eurasian affinity of part of the fauna may have existed. However, this issue must be kept open until better preserved Brazilian specimens are available to study.

6. Conclusions

In this study, we document the first record of a member of the superfamily Trigonioidea (Order Unionida) from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin and compare it to known taxa from Europe, Asia, North America, and Africa. This new discovery confirms that the Trigonioidea are more widespread than previously thought, also occurring in Lower Cretaceous deposits of western Gondwana. The palaeoenvironment, in which these bivalves lived, corresponds to freshwater coastal lakes with a widespread mud flat showing intense bioturbation and large amounts of phytoclastic material (Varejão, 2019).

Finally, our data and the newly described bivalves in Silva (2019) from the Aptian Crato Formation conclusively support the notion that the fossil record of both the Trigonioidea and Silesionioidea Skawina and Dzik, 2011 is still poorly documented in Gondwana. Thus, despite the recent advances in the space and time distribution of these bivalves (Van Damme et al., 2015), our knowledge of their palaeobiogeographic history is far from complete.

Acknowledgements

We would like to thank Eva Batista Caldas (Department of Geology, Federal University of Ceará) for donating a small collection of Crato Formation bivalves for initial study. In the early phase of this research, discussions on the taxonomic issues of the fauna were held with Wagih Hannaa (Germany) and Dário G. Lazo (Argentina), which we thank. Financial support to this project was provided by FAPESP, 16/13214-7, 17/22036-8, and 17/20803-1. Partial financial support was also offered by CNPq (401039/2014-5, 304800/2017-1), and Petrobras

(2014/00519-9). This work was made with institutional support of the São Paulo State University. M.L. Assine, M.G. Simões and L.V. Warren are fellows of CNPq, and S.A. Matos, V.R. Silva, and F.G. Varejão are fellows of FAPESP.

References

- Allport, S., 1859. On the discovery of some fossil remains near Bahia in South America. *Quarterly Journal of the Geological Society* 16, 263–266.
- Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 15, 371–389.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A.J., Neumann, V.H., Custódio, M.A., Varejão, F.G., Mescolotti, P.C., 2014. Sequências Depositionais do Andar Alagoas (Aptiano superior) 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, 3–7.
- Barbosa, O., 1950. Notas sobre plantas fósseis da Formação Cícero Dantas do Cretáceo da Bahia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22, 25–28.
- Barker, M.J., Munt, M.C., 1993. *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, 15, 44–46.
- Barker, M.J., Munt, M.C. and Radley, J. D., 1997. The first recorded Trigonoioidoidean bivalve from Europe. *Palaeontology* 40, 955–963.
- Beurlen, K.G., 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. *Congresso Brasileiro de Geologia, Anais*, p. 47.
- Bruno, A.P. dos S., Hessel, M.H., 2006. Registros paleontológicos do Cretáceo marinho na Bacia do Araripe. *Estudos Geológicos* 16, 30–49.

- Buscalioni, A.D., Poyato-Ariza, F.J., 2016. Las Hoyas: A unique Cretaceous ecosystem, in: Khosla, A., Lucas, S.G (Eds.), *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 71, 51–63.
- Cai S., Liu, X., 1978. Non-marine Lamellibranchiata, in: Chengdu Institute of Geology and Mineral Resources (Ed.), *Paleontological Atlas of southwestern China*. Volume of Sichuan Province, Pt. 2. Geological Publishing House, Beijing. pp. 365–403.
- Carter, J.G., Altaba, C.R., Anderson, L.C., Araujo, R., Biakov, A.S., Bogan, A.E., Campbell, D.C., Campbell, M., Chen, J., Cope, J.C.W., Delvene, G., Dijkstra, H.H., Fang, Z., Gardner, R.N., Gavrilova, V.A., Goncharova, I.A., Harries, P.J., Hartman, J.H.H., Hautmann, M., Hoeh, W.R., Hylleberg, Jiang, B., Johnston, P., Kirkendale, L., Kleeman, K., Koppka, J., Kříž, J., Machado, D., Malchus, N., Márquez-Aliaga, A., Masse, J., McRoberts, C.A., Middelfart, P.U., Mitchell, S., Nevesskaja, L.A., Özer, S., Pojeta Jr., J., Polubotko, I.V., Pons, J.M., Popov, S., Sánchez, T., Sartori, A.F., Scott, R.W., Sey, I.I., Signorelli, J.H., Silantiev, V.V., Skelton, P.W., Steuber, T., Waterhouse, J.B., Wingard, G.L., Yancey, T., 2011. A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca). *Paleontological Contributions* 4, 1–47.
- Chen, J., 1987. Classification and evolution of non-marine trigonioids (Bivalvia). *Advances in Science of China, Earth Sciences* 2, 141–152.
- Cox, L.R., 1952. Notes on Trigoniidae, with outlines of a classification of the family. *Malacological Society of London, Proceedings* 29, 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., 1889. On the hinge of pelecypods and its development, with an attempt toward a better subdivision of the group. *American Journal of Science and Arts* 38, 445–462.
- Delvene, G., Munt, M., 2010. New Trigonioideoidea (Bivalvia: Unionoida) from the Early Cretaceous of Spain. *Palaeontology* 54, 631–638.
- Delvene, G., Munt, M., Sender, L.M., 2011. *Iberanaia iberica*: The first record of the Trigonioideoidea Bivalvia: Unionoida from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain. *Cretaceous Research* 32, 591–596.
- Delvene, G., Munt, M., Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L., 2013. Late Jurassic-Early Cretaceous freshwater bivalves from *Turiasaurus riodevensis* bearing strata of Teruel (Spain). *Spanish Journal of Palaeontology* 28, 161–172.
- Desmoulins, C., 1832. Description d'un nouveau genre de coquille vivant, bivalve, des mers du Chile. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 5, 83–92.
- Fang, Z., Chen, J., Chen, C., Sha, J., Lan, X., Wen, S., 2009. Supraspecific taxa of the Bivalvia first named, described, and published in China (1927-2007). *The University of Kansas Paleontological Contributions* 17, 1–157.
- Fischer, R., 1992. Fossilien aus der Tongrube Sachsenhagen. *Arbeitskreis Paläontologie Hannover* 20, 33–53.
- Fürsich, F.T., Kauffman, E.G., 1984. Palaeoecology of marginal marine sedimentary cycles in the Albian Bear River Formation of southwestern Wyoming. *Palaeontology* 27, 501–536.
- 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.

- 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.
- Gray, J., 1842. Molluscs. Synopsis of the contents of the British Museum 44, 81–92.
- Gray, J., 1854. A revision of the arrangement of the families of bivalve shells (Conchifera). *The Annals and Magazine of Natural History* (series 2) 14, 408–418.
- Goumard, J., 1956. Nouvelle espèce d'*Unio* plissé du Crétacé supérieur du Soudan français: *Plicatounio radieri* nov. sp. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* (séries 2) 28, 248–254.
- Guo, F., 1981. Antactinodiotidae, a new family of early Devonian Bivalvia. *Bulletin de la Société géologique et minéralogique* 13, 37–43.
- Heds, S.W., Martill, D., Loveridge, R.F., 2008. Palaeontomological paradise: the Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Bulletin of the Royal Entomological Society* 32, 91–117.
- Kidwell, S.M., Fürsich, F. T., Aigner, T., 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of shell concentration. *Palaios* 1, 228–238.
- Kobayashi, T., 1968. The Cretaceous non-marine pelecypods from the Nam Phung Dam Site in the northeastern part of the Khorat Plateau, Thailand. With a note on the Trigonoididae. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia* 4, 109–138.
- Kotsoukos, E.A.M., Mello, M.R., Azambuja Filho, N.C., Hart, M.B., Maxwell, J.R., 1991. The Upper Aptian-Albian Succession of the Sergipe Basin, Brazil: An Integrated Paleoenvironmental Assessment. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 75, 479–498.

- Linnaeus, C., 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*. Holmiae, Stockholm.
- Matos, R.M.D., 1992. The northeast Brazilian rift system. *Tectonics* 11, 766–791.
- Martill, D.M., Loveridge, R.F., de 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, 1399–1408.
- 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.
- 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* 63, 128–142.
- McAlester, A.L., 1962. Upper Devonian pelecypods of the New York Chemung stage. *Peabody Museum of Natural History Bulletin* 16, 1–88.
- Melo Jr., J.L., Oliveira, P.E., 1939. Novas localidades fossilíferas do nordeste da Baía. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Boletim* 103, 1–85.
- Möller, H.P.C., 1842. Index Molluscorum Groenlandiae. *Naturhistorik Tidsskrift* 4, 76–97.
- Mongin, D., 1963. Une Naïade géante (Lamellibranche limnique) dans le ‘Continental Intercalaire’ du Niger (Sahara méridional). *Bulletin de la Société Géologique de France* 5, 61–62.
- Mongin, D., 1968. Descriptions paléontologiques des espèces. In: Mongin, D., Lapparent, A.F. (Eds.), *Étude paléontologique de lamellibranches limniques récoltés dans le Crétacé inférieur du Niger (Afrique)*. *Bulletin de la Société Géologique de France* 7, 149–155.

- Morris, F.K., 1936. Central Asia in Cretaceous time. *Bulletin of the Geological Society of America* 47, 1477–1534.
- Neumann, V.H., Assine, M.L., 2015. Stratigraphic proposal to the post-rift I tectonic-sedimentary sequence of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. Second International Congress on Stratigraphy. International Commission on Stratigraphy, 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.
- Sales, A.M.F., 2005. Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de macroinvertebrados do Membro Romualdo (Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: significado estratigráfico e paleoambiental. Ph.D. thesis, University of São Paulo (unpubl.).
- Sha, J.G., 1990. *Plicatounio* from Hekou formation of Hekou Basin, Ninghua, Fujian, with discussion on classification of Plicatounionidae. *Acta Palaeontologica Sinica* 29, 472–489 (in Chinese).
- Sha, J.G., 1993. *Trigonioides* from Hekou formation of Hekou Basin, Ninghua Prefecture, Fujian Province, with special remarks on the classification of Trigonioididae. *Acta Palaeontologica Sinica* 32, 285–303 (in Chinese).
- Sha, J. 2007. Cretaceous trigonioidid (non-marine Bivalvia) assemblages and biostratigraphy in Asia with special remarks on the classification of Trigonioidacea. *Journal of Asian Earth Sciences* 29, 62–83.
- Sha, J.G., 2010. Historical distribution patterns of trigonioidids (non-marine Cretaceous bivalves) in Asia and their palaeogeographic significance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 277–283.

- Sha, J., Fürsich, F., 1993. Bivalve faunas of eastern Heilongjiang, northeastern China. I. Non-marine Bivalvia of the Xiachengzi Formation (Lower Cretaceous). *Beringeria* 8, 139–187.
- 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.
- Skawina, A., 2013. Population dynamics and taphonomy of the Late Triassic (Carnian) freshwater bivalves from Krasiejów (Poland). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 68–80.
- Santos, F.H., Azevedo, J.M., Nascimento Junior, D.R., Souza, A.C.B, Mendes, M., Bezerra, I., Limaverde, S., 2017. Análise de fácies e petrografia de uma seção do Membro Crato em Nova Olinda (CE): contribuições à história deposicional e diagenética do neoaptiano na Bacia do Araripe. *Revista Geologia USP* 17, 3–18.
- Silva, V.R., 2019. Sistemática dos bivalves (Mollusca) da Formação Crato (Eocretáceo), NE do Brasil e seu significado paleoambiental. Master Dissertation, São Paulo State University (unpubl.).
- Starobogatov, Y.I., 1970. Fauna Mollyuskov i Zoogeograficheskoe Raionirovanie Kontinental'nykh Vodoemov Zemnogo Shara. Nauka, Leningrad (in Russian).
- Tumpeesuwan, S., Sato, Y., Nakhpadungrat, S., 2010. A new species of *Pseudohyria* (*Matsumotoina*) (Bivalvia: Trigonioidea) from the Early Cretaceous Sao Khua Formation, Khorat Group, northeastern Thailand. *Tropical Natural History* 10, 93–106.
- Van Damme, D., Bogan, A.E., 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., 2019. Abordagem multi-indicadores do sistema misto carbonático-siliciclástico da Formação Crato: evolução sedimentar, paleogeografia e tectônica. Ph.D. thesis, São Paulo State University.
- Varejão, F.G., Fürsich, F.T., Warren, L.V., Matos, S.A., Rodrigues, M.G., Assine, M.L., Sales, A.M., 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* 389, 103–120.
- Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Matos, S.A., Assine, M.L., 2019b. 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., Freitas, B.T., Neumann, V.H., Assine, M.L., 2019c. 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.

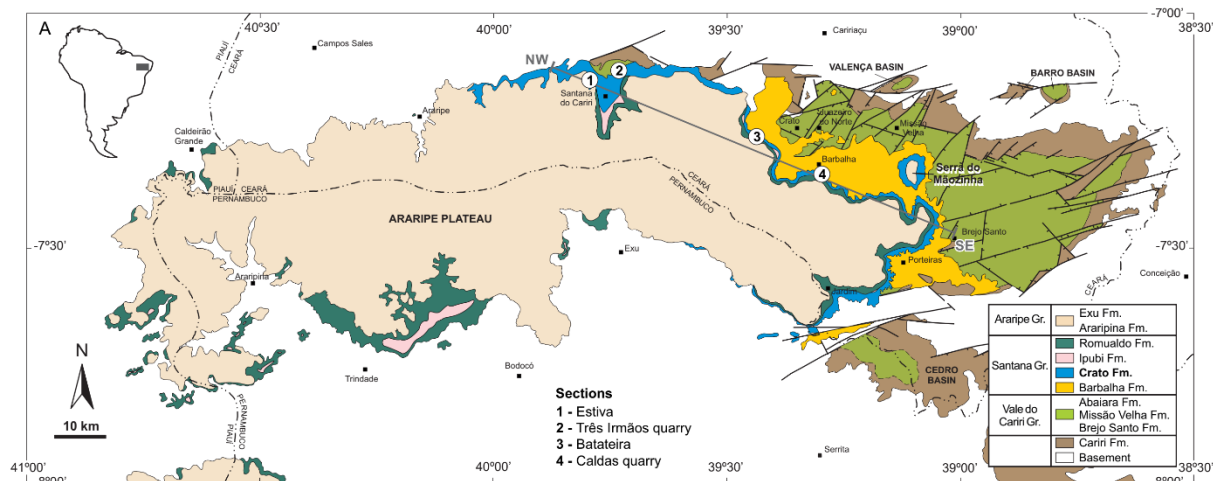


Fig. 1. Geologic map of the Araripe Basin, NE Brazil, showing the location of the studied fossil sites from the Crato Formation. Map modified from Assine (2007).

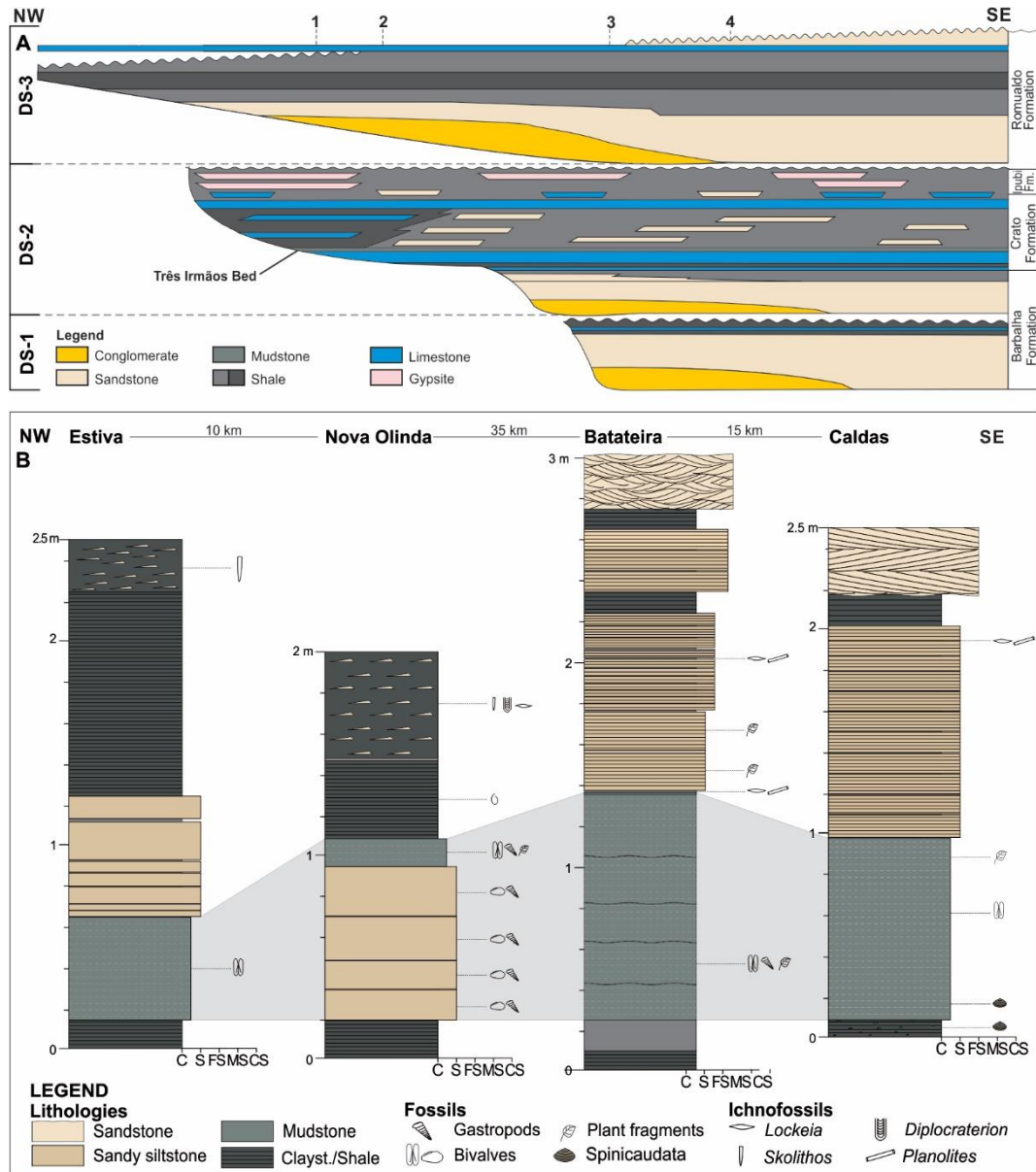


Fig. 2. Stratigraphy of the non-marine bivalve occurrences in the Crato Formation. **A.** Aptian depositional sequences (DS 1 to 3) with the positioning of the bivalve-bearing bed (the Três Irmãos Bed in Varejão, 2019) within the Crato Formation. The numbers 1 to 4 are the fossil sites as in Figure 1. **B.** Columnar sections highlighting the vertical and horizontal distribution of the bivalve-bearing mudstones in the basal part of the Crato Formation. The fossil-rich laminated limestones of the Crato Formation are not shown. Depositional sequences modified from Assine et al. (2014) and Custódio et al. (2017).

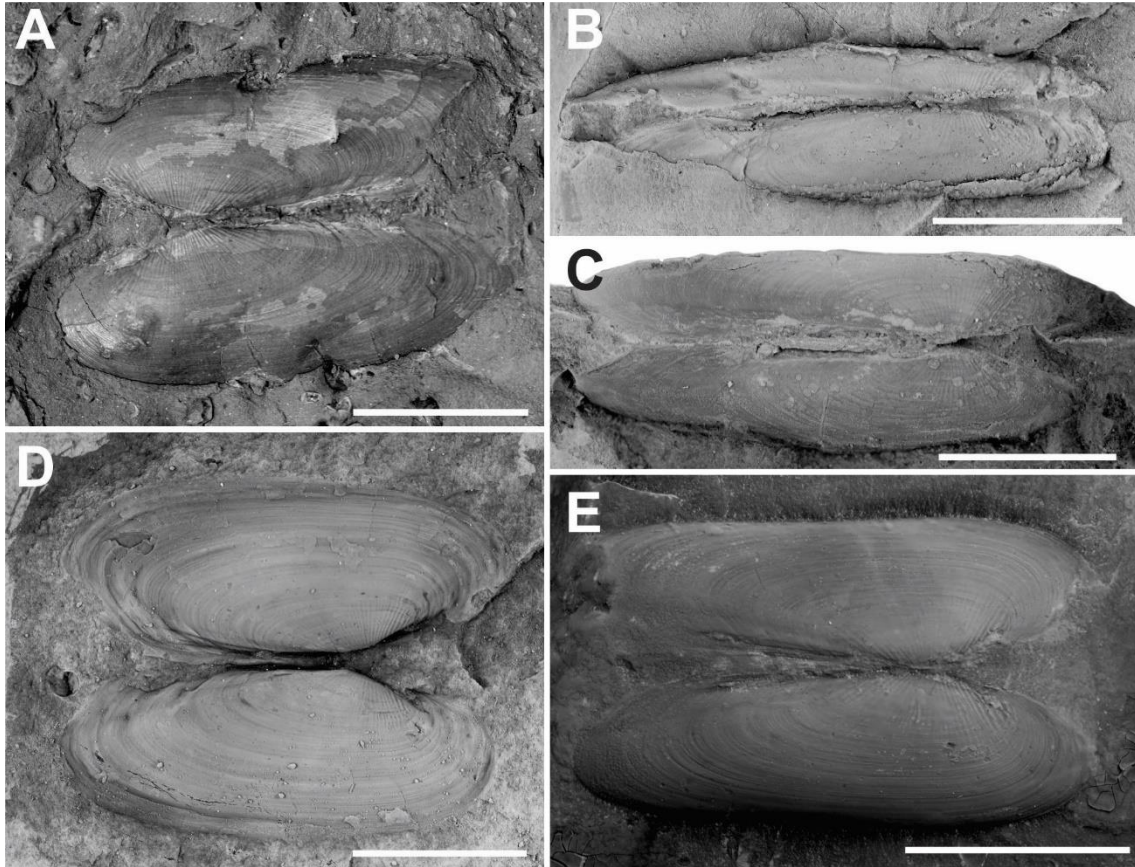


Fig. 3. General morphology of *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. Specimen DZP-20596I with remains of original shell. **B-C.** Composite moulds (DZP-1042 and DZP-1036, respectively) of closed articular specimens. **D-E.** Composite moulds of splayed valves, DZP-19912 and the holotype DZP-1043, respectively. Scale bar: 10 mm.

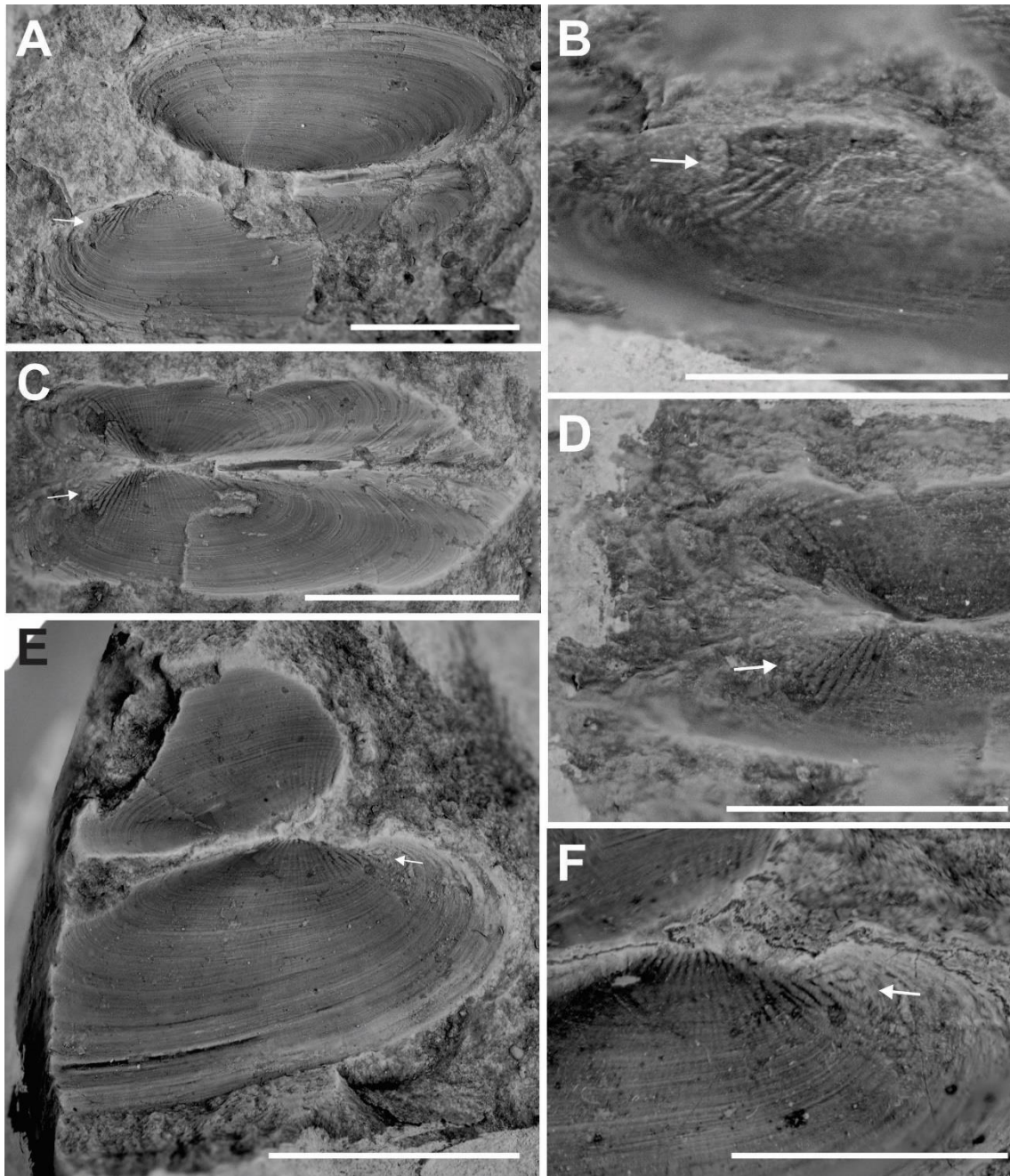


Fig. 4. *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. showing details of the anterior ornamentation. **A.** Lateral view of fragmented left valve; composite mould preserving signs of the anterior ornamentation, DZP-19855B. **B.** Detail of the same specimen highlighting the inverse V-shaped ornamentation. **C.** Composite moulds, splayed valves, paratype, DZP-19873, showing inverse V-shaped ribs. **D.** Same specimen, external mould, with well-defined inverse V-shaped ornamentation. **E.** Composite mould of articulated specimen (butterfly position), paratype, DZP-19859; note the anterior ornamentation. **F.** Same specimen, showing the

distinct inverse V-shaped anterior ornamentation. Scale bar: 10 mm (A, C, E), 5 mm (B, D, F).

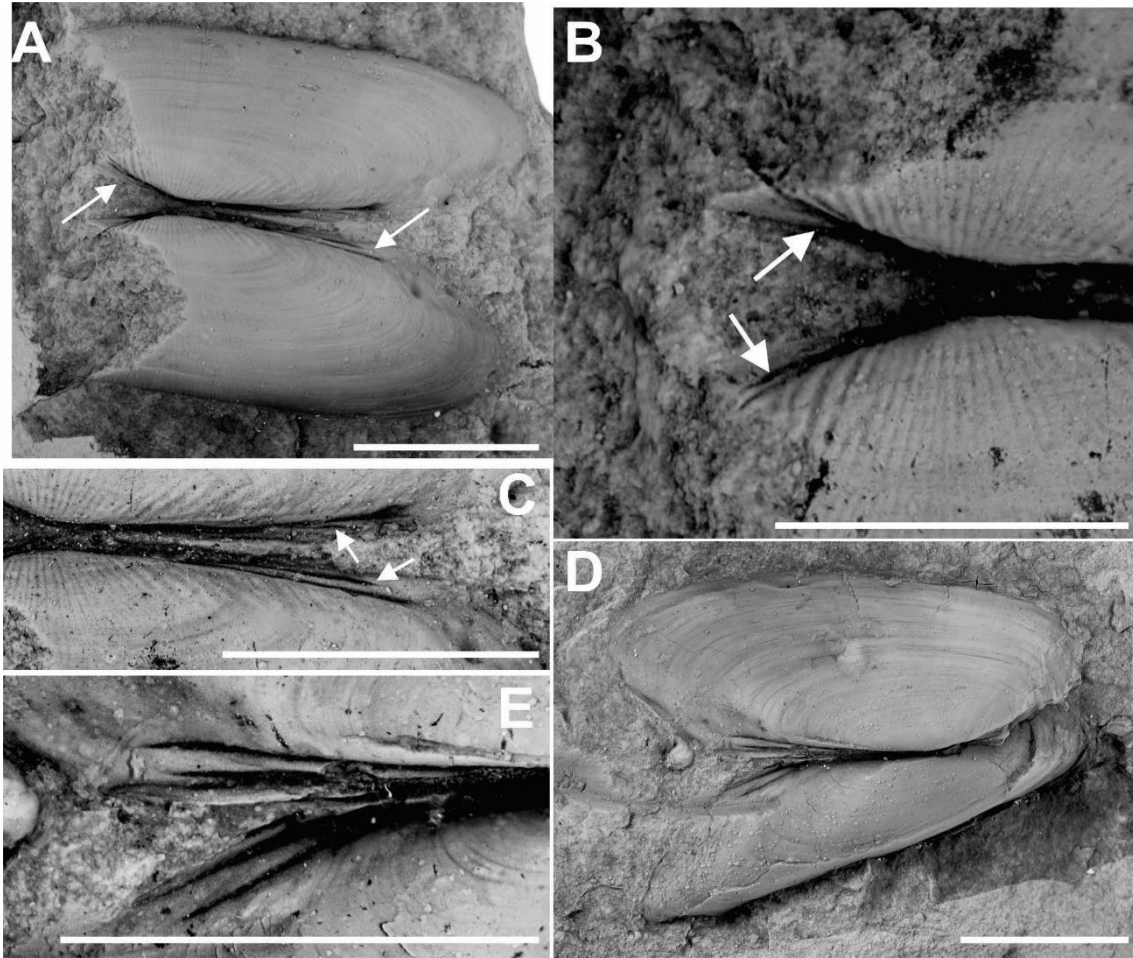


Fig. 5. *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. **A.** Composite mould of articulated valves in “butterfly position”, teeth arrowed, paratype, DZP-19850B. **B.** Detail of A, showing the anterior part of the hinge; teeth arrowed. **C.** Close-up of the dorsal margin with the posterior teeth, composite mould, paratype, DZP-19850B. **D.** Composite mould of splayed valves, paratype, DZP-19914. **E.** Same specimen as in D showing details of the posterior area of the hinge. Scale bar: 10 mm (A, D), 5 mm (B, C, E).

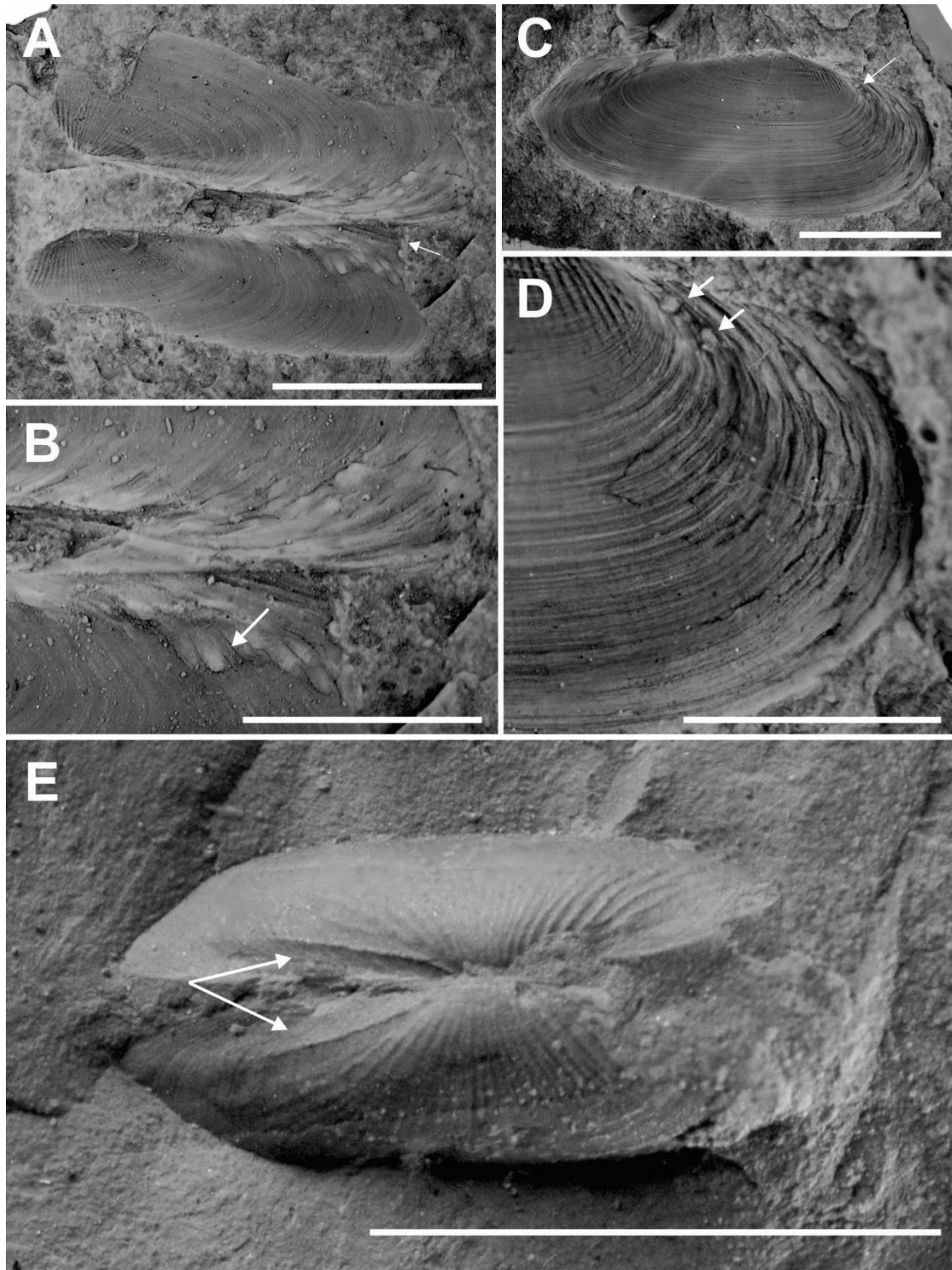


Fig. 6. *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. **A.** Composite mould of articulated valves (butterfly position) showing pustules (arrowed) at the posterior margin, DZP-19876. **B.** Detail of the same specimen, pustules arrowed. **C.** Lateral view of right valve, composite mould, showing pustules at the anterior margin, DZP-19849A. **D.** Detail of the anterior margin of the

same specimen, pustules arrowed. **E.** Composite mould of splayed valves, juvenile specimen, note the well-developed escutcheon (arrows), paratype, DZP-20336. Scale bar: 10 mm (A, C, E), 5 mm (B, D).

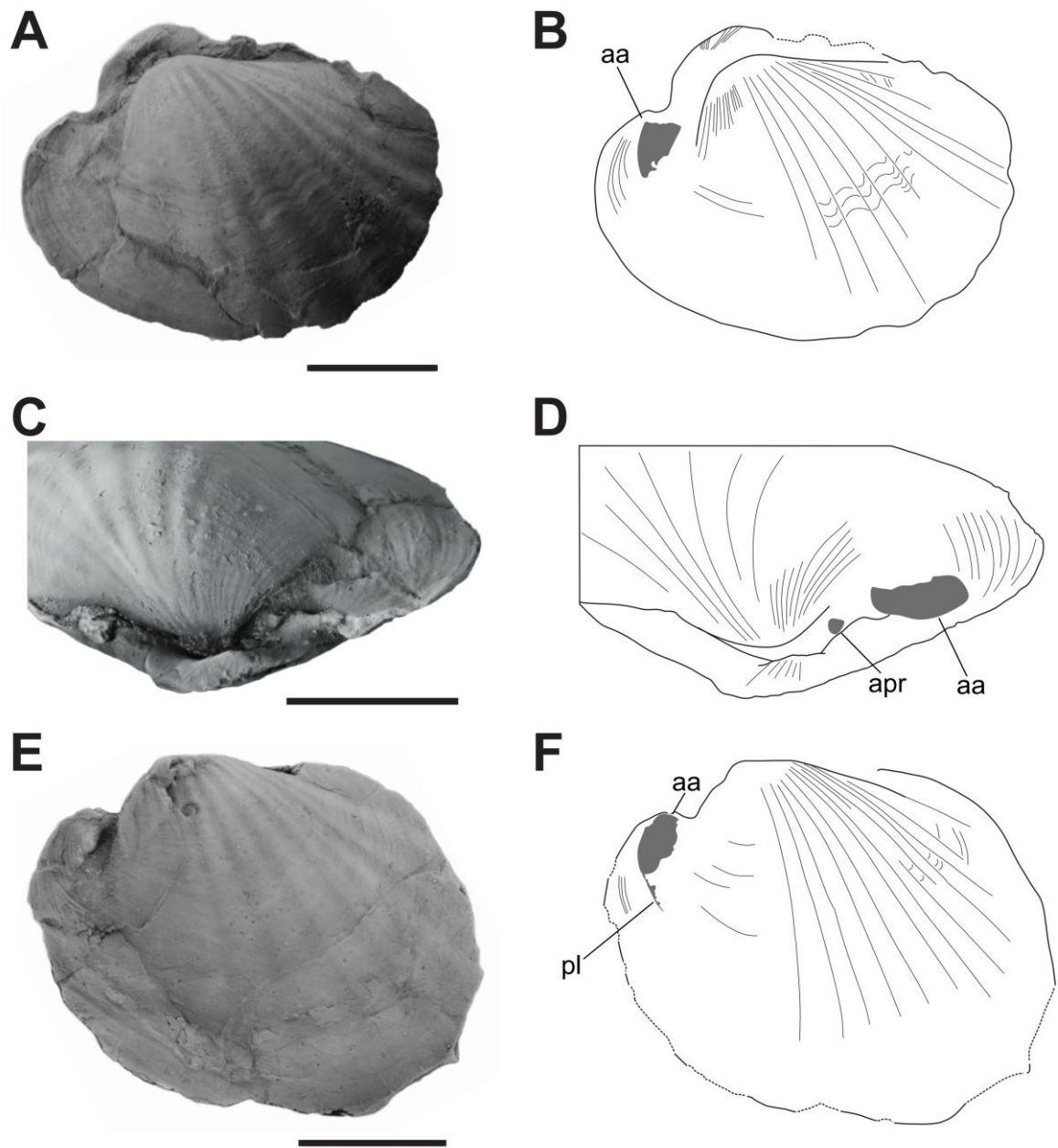


Fig. 7. General morphology and ornamentation of ?*Monginella bellaradiata* sp. nov. displaying the characteristic radial ribs. **A.** Closed valves, lateral view, specimen DZP-20350A, holotype. **B.** Drawing of the specimen A, note the anterior muscle scars. **C.** Dorsal view of the specimen DZP-20350A, showing details of the anterior adductor muscle scar (aa). **D.** Drawing of the same specimen, note the separate anterior pedal retractor muscle scar (apr). **E.** Drawing of the specimen in F, note the anterior adductor muscle scar (aa). Explanation: aa, anterior adductor muscle scar; apr, anterior pedal retractor; pl, pallial line. Scale bar: 10 mm.

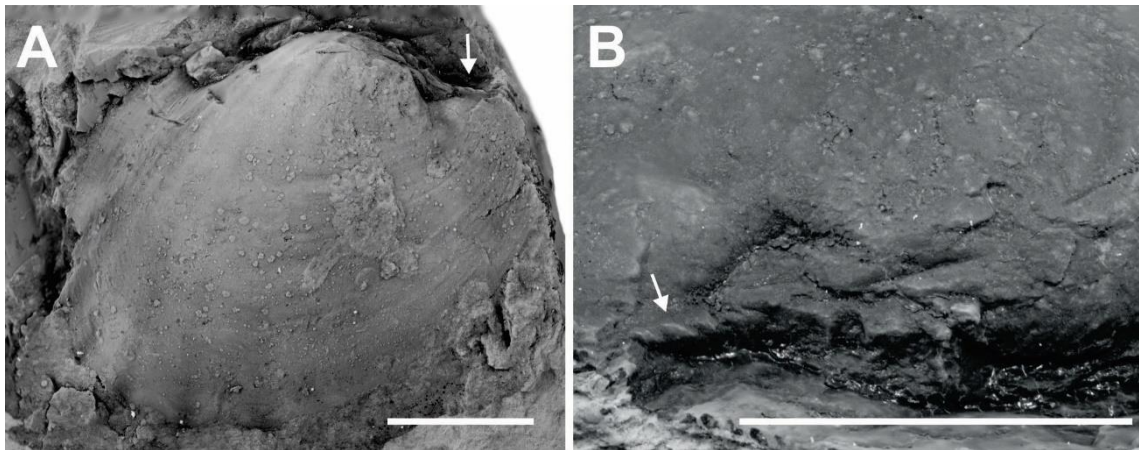


Fig. 8. General morphology and tooth details (arrowed) of ?*Monginella bellaradiata* sp. nov.

A. Composite mould, right valve showing remains of the anterior tooth, Paratype, DZP-19795. **B.** Detail of the same specimen showing the crenulated ridge-like anterior cardinal tooth. Scale bar: 10 mm (A), 5 mm (B).

Table 1. Dimensions of *Araripenaia elliptica* gen. et sp. nov. shells

Specimen	Length	Height	Width	Elongation (L/H)	Obesity (H/W)
1028	17.7	6.2	----	2.85	----
1029	23.7	9.3	2	2.55	11.85
1030	19.5	8.3	----	2.35	----
1033	22.7	8.6	----	2.64	----
1036	29.6	----	----	----	----
1037	----	10.7	2.2	----	----
1039	16.8	6.6	----	2.55	----
1041	----	11.2	4.2	----	----
1043	24	8	2.2	3.00	10.91
1044	28.6	9.4	----	3.04	----
1050	29.8	----	----	----	----
1071	----	10.6	----	----	----
1074	28.4	----	----	----	----
1077	25.9	10.1	2.6	2.56	9.96
1090A	18.7	8.5	----	2.20	----
1092A	22.1	8.2	2	2.70	11.05
1095B	28	9.6	3	2.92	9.33
19849A	29.2	10.9	3.2	2.68	9.13
19850A	21.7	7.6	----	2.86	----
19852A	31.7	15.7	----	2.02	----
19853A	27.6	12.1	----	2.28	----
19854A	29.2	11.1	3.6	2.63	8.11
19855A	24.3	9.6	----	2.53	----
19856A	----	10.6	2.3	----	----
19857A	27.2	12.5	2.1	2.18	12.95
19858	31.3	12.6	----	2.48	----
19859	----	9.7	----	----	----
19860	26.5	10.5	----	2.52	----
19861	27	11.4	----	2.37	----
19863	----	6.5	----	----	----
19864	----	10.3	2.4	----	----

19865	28.2	11.9	----	2.37	----
19866	----	10.5	3.2	----	----
19867	----	11.7	4.2	----	----
19869	----	10.7	3.4	----	----
19870	----	10.3	----	----	----
19871	----	9.2	2	----	----
19872	----	10.6	2.4	----	----
19875	----	12.3	----	----	----
19877	29.6	12.6	----	2.35	----
19879	28.4	9.2	3	3.09	9.47
19904A	20.7	7.9	----	0.29	----
19905	27.6	9.7	----	2.85	----
19906	23.8	8.5	4	2.80	5.95
19907	----	9.5	3.4	----	----
19910	----	12.6	2.8	----	----
19911	29.5	10.8	----	2.73	----
19912	26.9	11	----	2.45	----
19913	----	10.5	4.4	----	----
19914	29.6	11.2	----	2.64	----
19915A	25.8	10.1	----	2.55	----
19916A	----	12.4	----	----	----
20312	----	10.5	4.6	----	2.28
20313	31.6	13.1	----	2.41	----
20315	26.5	11.7	----	2.26	----
20316A	32.8	12.5	----	2.62	----
20318	----	10.3	----	----	----
20319	----	7	----	----	----
20320	22.1	11.5	----	1.92	----
20322	----	10.9	----	----	----
20323	24.1	----	----	----	----
20324	----	9.8	----	----	----
20325	29.2	10.4	----	2.81	----
20326	29	9.8	----	2.96	----

20327	29.7	11.2	----	2.65	----
20328	----	9.5	----	----	----
20329	----	10.2	----	----	----
20330	----	10.6	----	----	----
20331	29.7	11	----	2.7	----
20332	----	8.7	----	----	----
20333	29.7	10.1	----	2.94	----
20334AI	30.8	12	----	2.57	----
20334AII	25.8	10	----	2.58	----
20335I	----	7.8	----	----	----
20338I	----	9.8	----	----	----
20339I	----	9.9	----	----	----
20340A	28.7	10.4	----	2.76	----
20341	22.2	8.3	----	2.67	----
20342I	30.2	10.8	----	2.80	----
20343	32.2	11.3	----	2.85	----
20595I	26	9.5	----	2.74	----
20595II	27	11	----	2.45	----
20596I	25	10	----	2.5	----
20596III	----	11.5	----	----	----
20597	----	6	----	----	----
20598	31	11.5	----	2.70	----

Table 2. Dimensions of ?*Monginella bellaradiata* sp. nov. shells

Specimen	Length	Height	Width	Elongation L/H	Obesity H/W
19789A	----	53.5	16.8	----	----
19790A	41.7	30.6	10.3	1.36	4.05
19791A	50.3	30.4	12.3	1.65	4.09
19792A	----	22.5	5.4	----	----
19793A	----	28.1	8.3	----	----
19794	----	29.7	12.6	----	----
19795	----	6.4	9.4	----	----
19797	----	24.3	9.8	----	----
19798	20.8	16.9	----	1.23	----
19799	25.3	19.3	----	1.31	----
19800	----	----	7.9	----	----
19801A	----	26.9	12.2	----	----
19803	----	----	6.3	----	----
19804	----	----	9.5	----	----
19805	----	----	11.7	----	----
19806	----	----	10.2	----	----
19809	----	----	10.3	----	----
19810	----	----	9.9	----	----
19811	----	----	9.5	----	----
19812	----	----	10.3	----	----
19813	----	----	4.2	----	----
19814	----	----	12.6	----	----
19815	----	----	10.6	----	----
19816	----	----	7.8	----	----
19891A	----	----	6.7	----	----
19892A	----	32.1	9.4	----	----
19893	----	28.4	14.6	----	----
19896A	----	----	12.2	----	----
19897	33	26.5	8.2	1.25	4.02