

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**PIGMENTAÇÃO FÓSSIL: TAFONOMIA FÍSICA DE PENAS FÓSSEIS
DAS BACIAS DO ARARIPE (CRETACEO) E TAUBATÉ (PALEOGENO),
BRASIL**

Gustavo Marcondes Evangelista Martins Prado

Orientador: Prof. Dr. Setembrino Petri

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica

VERSÃO CORRIGIDA

**São Paulo
2017**

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**PIGMENTAÇÃO FÓSSIL: TAFONOMIA FÍSICA DE PENAS FÓSSEIS
DAS BACIAS DO ARARIPE (CRETÁCEO) E TAUBATÉ
(PALEÓGENO), BRASIL**

Gustavo Marcondes Evangelista Martins Prado

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Geociências da Universidade de São Paulo
para obtenção do título de Mestre em
Geologia.**

Área de concentração: Geotectônica

Orientador: Prof. Dr. Setembrino Petri

VERSÃO CORRIGIDA

**São Paulo
2017**

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Ficha catalográfica preparada pelo Serviço de Biblioteca e Documentação do
Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo

Prado, Gustavo Marcondes Evangelista Martins
Pigmentação fóssil: Tafonomia física de penas
fósseis das bacias do Araripe (Cretáceo) e Taubaté
(Paleógeno), Brasil/ Gustavo Marcondes Evangelista
Martins Prado. - São Paulo, 2017.
118 p.: il + anexos + apêndices

Dissertação (Mestrado) : IGc/USP
Orient.: Petri, Setembrino

1. Taxonomia 2. Tafonomia 3. Dinossauros 4.
Penas fósseis 5. Cretáceo/Paleógeno I. Título

Aos meus pais (Maria Auxiliadora e Alcindo) e,
meu avô José Geraldo Evangelista (Prof. Zito)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Setembrino Petri (IGc-USP) pelo zelo, paciência; além das longas discussões, lições e encorajamento, sendo verdadeira fonte de inspiração. Agradeço imensamente o meu co-orientador Dr. Guilherme Raffaeli Romero (IG-UFPA) pela ajuda em todos os momentos, sugestões, discussões e incentivo em desenvolver esse mestrado. E agradeço ao Prof. Dr. Luis Eduardo Anelli (IGc-USP) pelas valorosas discussões e que desde o início, me incentivou a desenvolver esse projeto.

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida no último semestre de 2016.

Um imenso e profundo agradecimento aos estimados amigos MSc. Gabriel Ladeira Osés (UFSCAR), MSc. Luana Pereira Costa de Moraes Soares (IGc-USP) e MSc. Rudney de Almeida Santos (IGc-USP) pela ajuda, essencial, no desenvolvimento do mestrado; além de seus ensinamentos, discussões e companhia no dia-a-dia. Gostaria também de agradecer aos meus prezados amigos e grandes professores Daniel do Valle Lemos Santos (IGc-USP) e Heitor Gardenal Figueiredo (IGc-USP) pela companhia, ensinamentos e discussões, todos inestimáveis para a minha formação.

Ao Prof. Dr. Fábio Rodrigues (IQ-USP), Dr. Douglas Galante (LNLS-CNPEN/IG-USP), Prof.^a Dra. Márcia de Almeida Rizzutto (IF-USP), Quím. Evandro Pereira da Silva (IQ-USP) e Gabriel Guarany de Araújo (IQ-USP) pelas análises de microscopia, geoquímica e discussões, nos quais sem eles, este trabalho não seria literalmente possível.

Agradeço também à Prof.^a Dra. Mirian Liza Alves Forancelli Pacheco (DBio-USFCAR) pelo apoio e incentivo, sendo verdadeira inspiração profissional, e à Profa. Dra. Paula Andrea Sucerquia (DGeo-UFPE) pelas discussões, companhia e ajuda. Agradeço os demais colegas de paleontologia, MSc. Bruno Becker Kerber (PPGERN-UFSCAR), MSc. Sílvio Yuji Onary Alves (FFCLRP-USP), Dra. Giselle Utida (IGc-USP), MSc. Rafael Casati (IGc-USP), Dra. Cibele Gasparelo Voltani (IGc-USP), Profa. Dra. Evelyn Sanchez Bizan (UFVJM), Dr. Cléber Pereira Calça (IGc-USP) e MSc. Pedro Victor Buck (DEBE-UFSCAR) por terem dado dicas, ensinamentos e discussões ao longo de todo o mestrado.

Agradeço aos colegas do IGc-UFC, MSc. Gabriela Karine Rocha de Carvalho, José Alyson dos Santos e Janaine de Lima Felix pelo auxílio e toda logística nos campos realizados na Bacia do Araripe.

Aos amigos de Pós-Graduação do IGc-USP, Cléber Diniz, Maria Paula Ramos Clavijo, Dorília Ferreira da Cunha e Fernanda Rodrigues pela companhia, conversas, ensinamentos e por me aturar.

Ao pessoal da Gráfica (em especial ao Henrique Martins) e Biblioteca do IGc-USP, que sempre foram solícitos. À Josefa Francisca Ferreira e Ivone Cardoso Gonzales (IGc-USP), pela ajuda e incentivo na realização do trabalho. À Prof.^a Dra. Juliana de Moraes Leme Basso (IGc-USP), Prof. Dr. Paulo César Boggiani (IGc-USP), Prof. Dr. Paulo Eduardo de Oliveira (IGc-USP) e Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild (IGc-USP) pela ajuda e discussões durante o desenvolvimento deste trabalho.

Agradeço, sobretudo, a Maria Auxiliadora M. E. M. Prado e Alcindo M. Prado Filho que além de me incentivarem, me apoiaram em todos os sentidos possíveis.

"Não está na natureza das coisas que o homem realize um descobrimento súbito e inesperado; a ciência avança passo-a-passo e cada homem depende do trabalho de seus predecessores."

Ernest Rutherford

RESUMO

Entre as estruturas integumentares dos vertebrados terrestres, as penas são mais complexas e diversificadas. Apesar de abundantes, sua ocorrência no registro fóssil é rara, uma vez que possuem baixo potencial de preservação. Embora limitadas, sua ocorrência é cosmopolita. No Brasil, duas unidades geológicas se destacam: a Formação Crato (Bacia do Araripe, NE, Cretáceo) e a Formação Tremembé (Bacia de Taubaté, SE, Paleógeno). O padrão de coloração das penas, é produzido pela presença de pigmentos naturais (*i.e.*, *biocromos*) e/ou pelo arranjo das ultraestruturas na matriz de queratina. Dentre essas, se destacam os *melanosomos*, que são organelas especializadas em sintetizar e armazenar o biocromo *melanina*. Com uma dimensão entre 0.2 à 2.0 μm , sua morfologia varia de acordo com o tipo de melanina, podendo ser divididos em dois grupos: os *eumelanosomos* com formato de bastonetes e responsáveis pelas cores escuras e, os *feomelanosomos* de forma esférica e responsáveis pelas cores acastanhadas. Embora já publicadas na Formação Crato, a presença dessas estruturas na Formação Tremembé permanece desconhecida. Seis penas fósseis oriundas dessas duas unidades foram caracterizadas macro e microscopicamente e, sua preservação reconhecida através da aplicação de técnicas geoquímicas e de microscopia. Morfológicamente, essas estruturas foram classificadas como penas penáceas e plumuláceas, e sua inclusão no registro geológico ocorreu por transporte eólico. Análises de MEV indicam que essas penas estão preservadas por eumelanosomos e por molde externo, enquanto as análises geoquímicas sugerem uma composição carbonosa e por goetita. Com posse desses resultados e, baseado em dados da literatura, é possível concluir que nas duas unidades o paleoambiente era habitado por dinossauros avianos e não avianos de porte médio a pequeno que possuíam baixa (Formação Crato) e alta (Formação Tremembé) relação com o corpo d'água. A presença de eumelanosomos sugere padrão de coloração clara, refletindo as condições climáticas semiáridas dessas unidades. Além disso, os gradientes geoquímicos (*e.g.*, níveis de pH e O_2) a presença de esteiras microbianas no fundo dos paleolagos, propiciaram um ambiente favorável para preservação dessas estruturas. Deste modo, este trabalho revela a viabilidade de ampliação deste tipo de estudo, sobretudo em outros organismos, proporcionando assim, visão mais abrangente da paleobiologia e paleoambiente.

Palavras-Chave: Tafonomia, Dinossauros, Penas fósseis, Cretáceo, Paleógeno

ABSTRACT

Among the terrestrial vertebrates integuments, feathers are the most complex and diversified structures. Despite their abundance, they are scanty due to low preservational potential. Nevertheless, their occurrence is worldwide. In Brazil, two geological units are responsible for most of the records: the Crato Formation (Araripe Basin, NE, Cretaceous) and Tremembé Formation (Taubaté Basin, SE, Paleogene). The diverse colour patterns of feathers are produced by the presence of natural pigments (*i.e.*, *biochromes*) as well as/or by ultrastructural arrangements in the keratin matrix. Among these, the *melanosomes* stand out since they are specialized organelles that synthesizes and stock the biochrome *melanin*. Its dimension ranges between 0.2 to 2.0 μm in size, and their morphology varies according to the melanin type, which allows divide them in two main groups: rod shaped *eumelanosomes* that confers darkish colours, and spherical *pheomelanosomes* with reddish colour patterns. Despite that they were already reported in the Crato Formation, their presence of structures in the Tremembé Formation remains unknown. Six fossil feathers from these units were characterized macro and microscopically, and its preservation was acknowledged through the application of geochemical and microscopical techniques. Morphologically, these structures were classified as pennaceous and plumulaceous feathers, and their inclusion in the geological record occurred through aeolian transport. SEM analysis revealed the preservation by eumelanosomes and by external molds whereas geochemical analysis suggests their carbonaceous and goethite chemistry. According to these results, and based on the published literature, it is possible to conclude that in both units, the paleoenvironments was inhabited by medium to small sized avian and non-avian dinosaurs, with low (at Crato Formation) and high (at Tremembé Formation) relation with the body of water. The presence of eumelanosomes suggests a lightish colouration, reflected mainly by its climatic conditions. Besides that, the geochemical gradients (*e.g.*, pH and O₂ levels) and the presence of microbial mats in paleolake bottom, enabled a favourable environment for the preservation of these structures. In this way, this work reveals the feasibility of expanding this type of study, especially in other organisms, which allows a more comprehensive view of palaeobiology and palaeoenvironments.

Keywords: Taphonomy, Dinosaurs, Fossil feathers, Cretaceous, Paleogene

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. CONTEXTO GEOLÓGICO.....	15
2.1. A Bacia do Araripe.....	15
2.1.1. <i>Características Tectono-Sedimentares</i>	15
2.1.1.1. <i>Supersequência Paleozóica</i>	16
2.1.1.2. <i>Supersequência Pré-Rifte</i>	17
2.1.1.3. <i>Supersequência Rifte</i>	18
2.1.1.4. <i>Supersequência Pós-Rifte I</i>	19
2.1.1.5. <i>Supersequência Pós-Rifte II</i>	26
2.2. A Bacia de Taubaté.....	28
2.2.1. <i>Características Tectono-Sedimentares</i>	28
2.2.1.1. <i>Fase Sin-tectônica</i>	32
2.2.1.2. <i>Fase Neo-tectônica</i>	36
3. MELANINA E MELANOSSOMOS: CARACTERÍSTICAS E O REGISTRO FÓSSIL... 38	38
3.1. Origem e função das melaninas.....	38
3.2. Melaninas e melanossomos: síntese, características e propriedades.....	38
3.3. O registro fóssil da melanina e melanossomos.....	43
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	46
4.1. Material Examinado e Procedência.....	46
4.2. Taxonomia.....	46
4.3. Petrografia (matriz de GP/2E-8771 e GP/2E-7853).....	46
4.4. Paleometria: Análises Geoquímicas e de Microscopia Eletrônica de Varredura.....	46
4.4.1. <i>Microscopia Eletrônica de Varredura Ambiental (MEV) e Espectroscopia de Energia Dispersiva (EDS)</i>	47
4.4.2. <i>Fluorescência de Raios-X de Luz Síncrotron (SR-μXRF)</i>	47
4.4.3. <i>Espectroscopia Raman (RS)</i>	48
4.5. Identificação e Medidas de Ultraestruturas.....	49
5. RESULTADOS.....	50
5.1. Taxonomia e Tafonomia Física.....	50
5.2. Petrografia (matriz das amostras da Formação Crato).....	50
5.3. Microscopia Eletrônica de Varredura Ambiental (MEV).....	53
5.3.1. <i>Amostras da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853)</i>	53
5.3.2. <i>Amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125)</i>	55
5.4. Espectroscopia de Energia Dispersiva (EDS).....	57
5.4.1. <i>Amostras da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853)</i>	57
5.4.2. <i>Amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125)</i>	58
5.5. Espectroscopia Raman (RS).....	60
5.5.1. <i>Amostra GP/2E-7853 (Formação Crato)</i>	60
5.5.2. <i>GP/2E-8125 (Formação Tremembé)</i>	61
5.6. Micro-Fluorescência de Raios-X de Luz Síncrotron (SR- μ XRF).....	61
5.6.1. <i>Amostras da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853)</i>	61
5.6.2. <i>Amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125)</i>	63
6. DISCUSSÃO.....	64
6.1. Paleontologia Sistemática e Tafonomia Física.....	64
6.2. Análise das ultraestruturas.....	64
6.2.1. <i>Ultraestruturas das amostras da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853)</i>	64

6.2.2. Ultraestruturas da amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125).....	66
6.3. Fossildiagênese das penas fósseis.....	67
6.3.1. Penas fósseis GP/2E-8771 e GP/2E-8125.....	67
6.3.2. Preservação da matriz de queratina em GP/2E-8771 e GP/2E-8125.....	68
6.3.3. Pena fóssil GP/2E-7853 (Formação Crato).....	69
6.4. Modelo de preservação.....	70
6.5. Implicações Paleoambientais.....	71
6.5.1. A coloração das penas.....	71
6.5.2. A Regra de Gloger: Ambiente e coloração.....	73
6.5.3. A Regra de Gloger e as formações Crato e Tremembé.....	74
6.6. Formação Crato e Tremembé: Comparações e Analogias.....	75
7. CONCLUSÃO.....	78
8. REFERÊNCIAS.....	81
9. APÊNDICES.....	113
9.1. Apêndice A – Artigo 1.....	113
9.2. Apêndice B – Artigo 2.....	113
10. ANEXOS.....	114
10.1. Anexo A.....	115
10.2. Anexo B.....	116
10.3. Anexo C.....	117
10.4. Anexo D.....	118

1. INTRODUÇÃO

O objetivo desta dissertação é contribuir para o entendimento dos processos que resultam na preservação de penas da Formação Crato e Tremembé, nas prováveis cores e contextos paleoambientais que estas estruturas poderiam ter.

Os integumentos são essenciais em biologia dos organismos eucariotos, uma vez que oferecem abrigo e reserva de nutrientes para micro-organismos (*i.e.*, parasitas), proteção e atuam em diversos processos fisiológicos, como por exemplo, a amenização do superaquecimento pela diaforese (Hadley, 1972). Dentre todos os tipos de integumentos, as penas são os que apresentam maior complexidade, seja em sua gênese, função, morfologia, coloração e aspectos evolutivos (Lucas & Stettenheim, 1972; Proctor & Lynch, 1993).

A origem das penas permanece controversa (Persons & Currie, 2015). A hipótese do seu surgimento para o voo não faz luz ao registro fóssil, uma vez que alguns dinossauros não-avianos também as possuíam (Clarke, 2013; Barrett *et al.*, 2015). Por outro lado, a ideia do surgimento para fins de insulação ou seleção sexual, permanecem em discussão. Apesar de a primeira ser mais bem-aceita, evidências de marcas de acasalamento, dimorfismo sexual, e órgãos vocais (Clarke *et al.*, 2016; Lockley *et al.*, 2016; Kim *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016), além de uma grande acuidade visual (Schmitz & Motani, 2011; Koschowitz *et al.*, 2014) tem favorecendo a última hipótese.

Todos morfotipos de penas são compostas por fibras da proteína β -queratina que possivelmente divergiu durante na transição para os anfíbios (Lowe *et al.*, 2015). O desenvolvimento das penas pode ser dividido em três estágios: (i) *Estágio I* – espessamento da derme e formação de placódios epidérmicos; (ii) *Estágio II* – desenvolvimento de uma papila dérmica ou pequenas protuberâncias; e, (iii) *Estágio III* – formação dos folículos pela invaginação do tecido epidérmico ao redor do colar da papila (Prum & Brush, 2002).

Macroscopicamente essas estruturas são compostas por uma arquitetura idêntica que de forma resumida, são compostas pelo: (i) *cálamo*, estrutura que se insere no integumento (pele); (ii) *raque*, estrutura central e tubular, sendo a primeira a se formar dando origem as demais; e, (iii) *barbas*, filamentos derivados da diferenciação da raque que possuem filamentos ainda menores (*barbicelas*). Em penas penáceas, a presença de ganchos (*Hooklets*) nas barbicelas conferem coesão gerando o aspecto laminar denominado de *vexilos* (Lucas & Stettenheim, 1972). Além disso e, de acordo com suas características morfológicas e região do

corpo em que ocorrem, as penas podem ser classificadas em dois grandes grupos: (i) *penas plumuláceas*, de tamanhos variados (mas em geral, pequenas), coloração clara, sem ligação entre as barbas, encontradas nas porções mais internas e ao longo de quase todo o corpo dos animais, predominando em neonatos; (ii) *penas penáceas*, de tamanho e coloração variada, são restritas a algumas regiões do corpo como asas, cauda e cabeça. Apesar de diversas funções, esse morfotipo está associado principalmente a capacidade de voo.

Uma vez que são estruturas muito delicadas, raramente são preservadas no registro fóssil e, portanto, também são indicadores de *Konservat-Lagerstätten* (Davis & Briggs, 1995). A preservação de penas pode ocorrer tanto em contexto de âmbar, registro raro (Grimaldi & Case, 1995; Perrichot *et al.*, 2008; McKellar *et al.*, 2011), quanto sedimentar, essas estruturas podem ocorrer associadas a restos dos animais ou de forma isolada (Davis & Briggs, 1995). A presença dessas estruturas diretamente associadas a restos de dinossauros (avianos e não avianos) é um evento ainda mais excepcional. Apenas dois exemplos desse tipo de associação são conhecidos do Cretáceo médio: a asa de uma ave precoce (Xing *et al.*, 2016a) e a cauda de um dinossauro não-aviano indeterminado (Xing *et al.*, 2016b). Todos esses últimos achados, foram encontrados em âmbar oriundos de Myanmar, sendo esses registros notáveis exemplos da hipótese de evolução das penas (Prum & Brush, 2002). A excepcionalidade de preservação em âmbar permite reconhecer minúsculos detalhes (*e.g.*, *pennulum*) diagnósticos de alguns táxons (Dove & Koch, 2011). Em contraste, com exceção de um caso excepcional, onde as barbicelas estão presentes em uma pena do folhelho Ingersoll (Formação Eutaw) do Cretáceo dos EUA (Knight *et al.*, 2011), estruturas delicadas em geral, não são preservadas em sedimentos (Prado *et al.*, 2016a).

A preservação dessas estruturas em sedimentos podem ocorrer em associação com ossos ou de forma isolada (Davis & Briggs, 1995, 1998). Nessas circunstâncias, a preservação pode ocorrer de 5 formas que, variam de acordo com as condições sedimentares, sendo preservadas por: (i) incarbonização; (ii) fosfatização; (iii) compostos ferrosos (*e.g.*, sulfetos e óxidos de ferro); (iv), impressão (*e.g.*, moldes externos); e, (v) incluídas em coprólitos (Wetmore, 1943; Davis & Briggs, 1995; Bergmann *et al.*, 2010; Prado *et al.*, 2016a). Além disso, a preservação dessas estruturas também depende de outros fatores ambientais, como por exemplo, a presença de micro-organismos (bactérias queratinolíticas).

Excluindo as evidências associadas com restos dos animais, a inclusão de penas isoladas no registro fóssil em geral, ocorre pelo transporte por vento (Martill & Davis, 2001).

Contudo, em teoria, outras formas também poderiam ocorrer, como por exemplo, pela liberação involuntária (*e.g.*, “muda de susto”) durante ataques interespecíficos (Martin *et al.*, 2016; Prado *et al.*, 2016a).

Entre as diversas características presentes nas penas, as que mais se destacam, são os padrões de cores que variam em intensidade e tonalidade. Assim como em outros vertebrados, deve-se esta característica por diversos tipos de biocromos (pigmentos naturais) presentes na matriz de queratina (Hadley, 1972). Além disso, cores estruturais, também chamadas de cores fotônicas, resultam na reflexão dos comprimentos da luz de acordo com o arranjo das ultraestruturas (*e.g.*, melanossomos) da matriz de queratina (McNamara, 2013). Dentre todas as variedades de biocromos presentes na natureza, a melanina, é o tipo principal e o mais comum. Sua ocorrência indubitável mais antiga remete ao período Carbonífero (Tanaka *et al.*, 2014; Clemens *et al.*, 2016; Gabbott *et al.*, 2016). Ela está associada à proteção contra radicais livres (Rózanowska *et al.*, 1999), íons livres (Sarna *et al.*, 1986), patologias (Agius & Roberts, 2003; Nappi & Christensen, 2005) e micro-organismos (Mackintosh, 2001). Além dos tegumentos, as melaninas também podem ocorrer em regiões com baixa exposição à radiação, em músculos e tecidos internos (melanização visceral) como por exemplo, em fígados, intestinos, órgãos sexuais, trato alimetar e rins (Agius & Roberts, 2003; Fishelson *et al.*, 2012; Oliveira & Franco-Belussi, 2012; Dubey & Rolin, 2014). Em penas, a presença de melanina está associada ao aumento de resistência e a presença de parasitas (Bonser, 1995; Goldstein *et al.*, 2004).

De forma resumida (para mais detalhes, ver Capítulo 3), a melanina é derivada de precursores de ortoquinona, sendo produtos da oxidação do aminoácido tirosina seguido por sua polimerização. Na natureza, são encontrados basicamente quatro compostos derivados: (i) *eumelaninas*; (ii) *feomelaninas*; (iii) *piomelaninas*; (iv) *neuromelaninas* (Césarini, 1996; Riley, 1997; Bush *et al.*, 2006).

A melanina é produzida e armazenada em estruturas denominadas *melanossomos* que, são lisossomos especializados em sintetizar e depositar a melanina (detalhes no Capítulo 3). Essas estruturas subcelulares, se originam em células especializadas (melanócitos) que são derivados da crista neural durante o desenvolvimento embrionário. Após formadas, os melanossomos são transportados através de microtúbulos para a membrana plasmática, onde finalmente são liberados para os queratinócitos (Haugarvoll *et al.*, 2006). A morfologia é correspondente ao tipo de melanina sintetizada e depositada nessas estruturas. Assim, a

eumelanina é depositada nos eumelanossomos que, são estruturas em formato de bastonetes e com polos arredondados; e a feomelanina é depositada nos feomelanossomos, que assumem as formas esféricas a subesféricas. Com exceção dos macromelanossomos, cuja natureza é supostamente diferente e frequentemente associada à diferentes patologias (Nakagawa *et al.*, 1984; Sethi *et al.*, 2014), ambas as morfologias possuem dimensão que varia entre 200 nm à ~2000 nm (Raposo & Marks, 2007; Wasmeier *et al.*, 2008).

A identificação de melanossomos no registro fóssil é algo recente, que somente ocorreu no ano de 2008. Estudos anteriores sugeriam que as ultraestruturas esféricas e em formato de bastonetes encontradas em fósseis de diversos táxons, depósitos e idades, na realidade seriam bactérias autolitificadas (Wuttke, 1983; Davis & Briggs, 1995). A reinterpretção dessas estruturas ocorreu após o estudo comparativo entre os melanossomos de uma pena atual com as de uma pena fóssil da Formação Crato e, dos olhos de uma ave da Formação Får do Eoceno da Dinamarca (Vinther *et al.*, 2008).

Apesar da preservação de melanossomos estar razoavelmente bem estabelecida, principalmente por recentes publicações (Colleary *et al.*, 2015; Lindgren *et al.*, 2015a, 2015b; McNamara *et al.*, 2016a, 2016b; Pan *et al.*, 2016; Gren *et al.*, 2017), a presença ainda de defensores da hipótese microbiana (“*hipótese micróbios são ubíquos*” ou HMU). Para esses autores, é a aplicação de análises geoquímicas é imprescindível para descartar essa hipótese. Portanto, ainda que a hipótese da preservação de melanossomos seja bem resolvida, ainda restam algumas questões para serem esclarecidas. Por este motivo que fósseis brasileiros excepcionalmente preservados possuem importância nos estudos de pigmentação fóssil, podendo contribuir de forma significativa no conhecimento tafonômico e paleobiológico.

Dessa maneira, a permanência da controversa HMU, resultou neste projeto; e além do desejo de reconhecer os processos de preservação, almeja-se investigar a validade dessa hipótese por meio do estudo em penas fósseis de depósito de preservação excepcional do Brasil. Neste projeto, seis penas fósseis oriundas das Bacias do Araripe (três espécimes) e de Taubaté (três espécimes), foram descritas recentemente (Prado *et al.*, 2016a, 2016b), e analisadas por meio de técnicas geoquímicas e microscópicas, onde os aspectos tafonômicos foram caracterizados, identificando elementos ultraestruturais (*e.g.*, melanossomos e minerais) e os processos de preservação destas amostras. Além de oferecer uma perspectiva regional, este projeto agrega informações sobre a paleoecologia que podem ser comparadas a outros depósitos no mundo.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

2.1. A Bacia do Araripe

Localizada na região nordeste do Brasil, a Bacia do Araripe (Fig. 2.1) é uma das mais extensas e alongadas bacias interiores do Brasil. Situada entre as coordenadas geográficas 38°30'00" e 40°50'00" W de longitude -7°05'00" e -8°00'00" S de latitude, essa unidade possui uma área aproximada de 9.000 Km² estendendo-se por três estados: Ceará, Pernambuco e Piauí (Viana & Neumann, 2002).

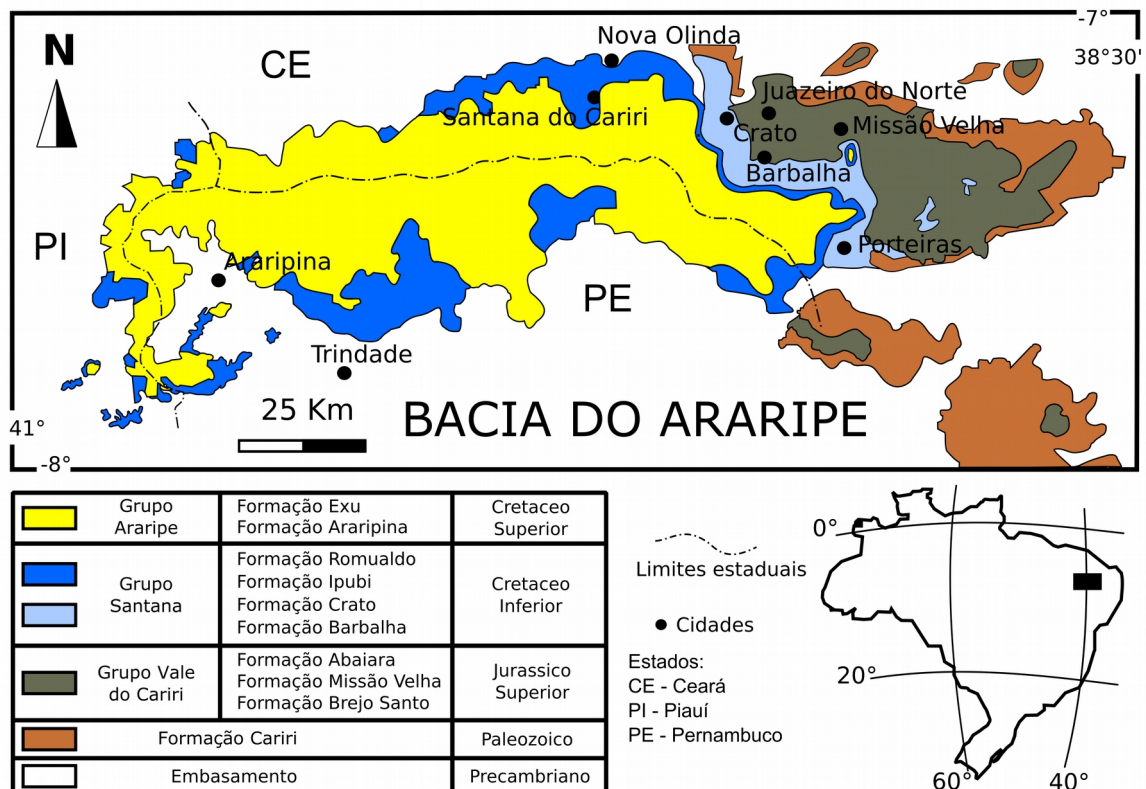


Figura 2.1. A Bacia do Araripe: Localização e respectiva sequência tectono-sedimentar. Modificado de Prado *et al.* (2016a) e baseado em Assine *et al.* (2014).

2.1.1. Características Tectono-Sedimentares

A Bacia do Araripe é uma bacia inicialmente do tipo rifte evoluída para pós-rifte, localizada entre os lineamentos de Patos ao norte e Pernambuco ao sul assentada sobre o embasamento cristalino pré-Cambriano. A litologia pré-cambriana é composta por diferentes domínios estruturais deformados durante os eventos de ligação do Gondwana no Brasiliano (750-540 Ma) (Brito Neves *et al.*, 2002). De um modo geral, essas rochas são compostas por filitos, formações bandadas de ferro, mármore, metacarbonatos, metaconglomerados,

metavulcânicos, micaxistos, migmatitos, paragnaisses e quartzitos (Castro & Castelo Branco, 1999; Marques *et al.*, 2014).

O desenvolvimento da atividade tectônica durante o Mesozoico foi responsável pela reativação de antigas falhas que culminaram na separação dos continentes Sul-Americano e Africano (Brito Neves, *et al.*, 2002). Nesse período, grandes transformações tectônicas e do regime deposicional marcam a origem de diversas bacias sedimentares continentais e marginais (Assine, 2007; Arai, 2014).

Apesar de se tratar de um evento tectônico contínuo, ou seja, que perdura até o presente (Morais-Neto *et al.*, 2006; Marques *et al.*, 2014), baseado no comportamento tectono-sedimentar, Assine (2007), Assine *et al.* (2014) e Neumann & Assine (2015), dividiram a cobertura sedimentar em cinco supersequências: (i) Paleozóica; (ii) Pré-Rifte; (iii) Rifte, (iv) Pós-Rifte I; e, (v) Pós-Rifte II. Sedimentos cenozoicos de natureza essencialmente fluvial recobrem toda sequência Mesozoica, com feições geomorfológicas como chapada e as superfícies de aplanamento (Arai, 2000; Morales & Assine, 2015; Peulvast & Bétard, 2015).

As unidades Mesozoicas da Bacia do Araripe são divididas em grupos hierárquicos maiores, como o caso dos grupos: (i) Vale do Cariri, com as formações Brejo Santo e Missão Velha; (ii) Santana, composta pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo; e, (iii) Araripe, constituída pelas formações Araripina e Exu (Assine *et al.*, 2014; Neumann & Assine, 2015) (Fig. 2.1).

2.1.1.1. Supersequência Paleozóica

Representada pela *Formação Cariri*, caracterizada, essencialmente, por sedimentos clásticos, com predominância de conglomerados e arenitos com estratificação cruzada (Fig. 2.3, A) derivadas de sistemas fluviais entrelaçados associados a sistemas de leques aluviais com sedimentos depositados em um clima árido (Assine, 2007; Batista *et al.*, 2012). No geoparque Cachoeira de Missão Velha (Fig. 2.3, B), rochas da Formação Cariri apresentam marcas de ondas (Fig. 2.3, C) e icnofósseis (Fig. 2.3, D). Segundo Assine (1994), o padrão constante das paleocorrentes nessa sequência indicam que a região não possui relação com as localidades onde atualmente as rochas afloram, uma vez que o sentido da paleodrenagem fluía para NW.

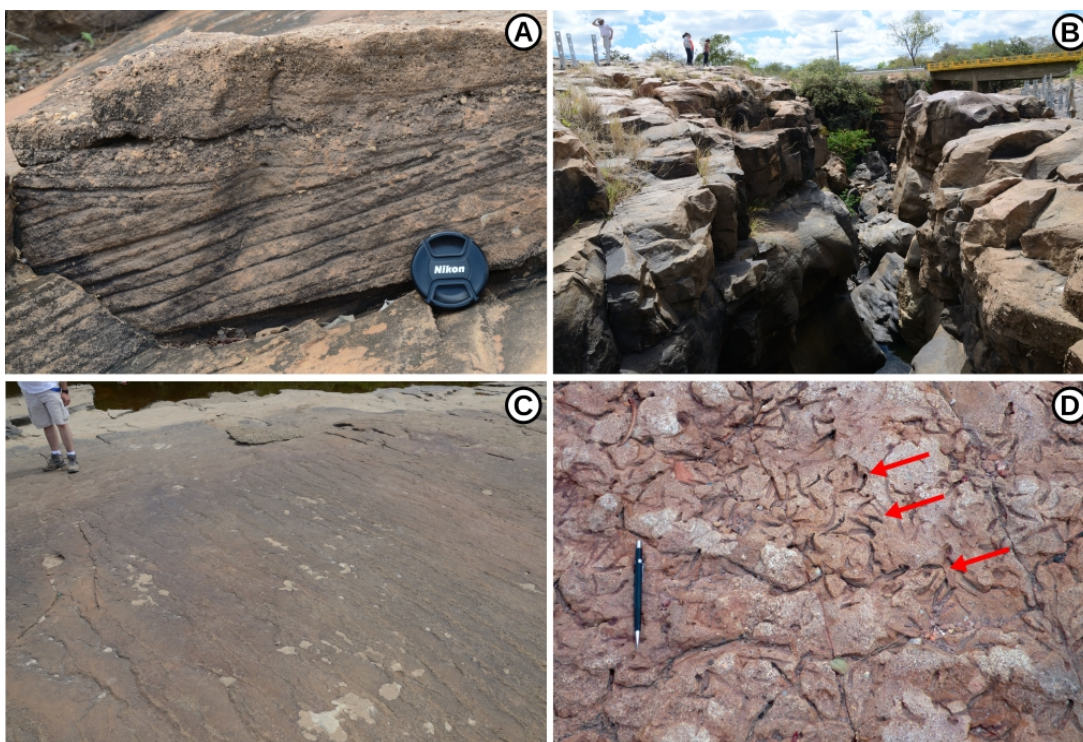


Figura 2.3. Formação Cariri no Geopark Cachoeira de Missão Velha. (A) Arenito com estratificação cruzada. (B) Erosão dos arenitos da Formação Cariri que formam a cachoeira de Missão Velha. (C) Marcas de ondas do sistema fluvial. (D) Icnofósseis de invertebrados paleozóicos (feições filamentosas espalhadas e mais evidentes na seta vermelha) (extraído de Carvalho *et al.*, 2012).

Embora de idade controversa, pelas similaridades litológicas com a Formação Tacatu da Bacia do Tucano-Jatobá, Assine (2007) a considera formada durante o intervalo Ordoviciano-Siluriano. Curiosamente, pegadas de dinossauros terópodes e ornitíscios foram registrados nessa unidade (Carvalho *et al.*, 1995), sugerindo idade Mesozoica. Todavia, a falta de subsequentes evidências indicam que sedimentos mesozoicos se depositaram acima da Formação Cariri (Assine, 2007).

2.1.1.2. Supersequência Pré-Rifte

A segunda sequência é composta pelas formações *Brejo Santo e Missão Velha* e, é caracterizada pela subsidência mecânica por estiramento litosférico visco-elástico relacionada à depressão Afro-Brasileira (Assine, 2007). Fambrini *et al.* (2007) sugerem que o primeiro sistema lacustre instalado na bacia tenha ocorrido na Formação Brejo Santo. Com 450 m espessura máxima, admite-se que a alta taxa de subsidência tenha sido produzida pela tectônica relacionada ao início da fragmentação do Gondwana. Estima-se através do conteúdo micropaleontológico que esse evento tenha ocorrido durante o Neojurássico (Lima, 1978;

Coimbra *et al.*, 2002; Assine, 2007). As paleocorrentes durante essa supersequência, indicam fluxos com sentido S-SW em direção à Bacia do Recôncavo-Tucano, seus estratos correlacionados à Formação Aliança e Sergi; e à Bacia Sergipe-Alagoas, correlacionados às Formações Bananeiras e Serraria (Assine, 1994, 2007).

De forma geral, sedimentos siliciclásticos predominam nessas duas unidades, com ocorrências de folhelhos e lamitos na porção basal (Formação Brejo Santo); seguido por arenitos quartzosos, feldspáticos, cauliniticos e, com interdigitações de conglomerados de estratificação cruzada espinha de peixe no topo (Formação Missão Velha) (Fig. 2.4, A). Além disso, esses sedimentos são atribuídos a ambiente deposicional fluvial de sistemas entrelaçados com geração de pequenos lagos (Assine, 2007). As rochas das formações Brejo Santo e Missão Velha são bastante fossilíferas, sobretudo a última unidade, com abundantes troncos silicificados de coníferas (Fig. 2.4, B), peixes, gastrópodes e coprólitos (Lima, 1978; Souto *et al.*, 2001). Além disso, por meio de estudos de dendrocronologia, sugere-se que os sedimentos da Formação Missão Velha tenham sido depositados em ambiente típico de savana, com condições climáticas quentes e úmidas (Pires & Guerra-Sommer, 2011). Segundo alguns autores (Coimbra *et al.*, 2002) o contato entre as formações Missão Velha e Abaiara (acima) é marcado por uma discordância regional, sendo esse, o motivador da baixa diversidade de fósseis na última unidade. Somente espécies índices de palinomorfs e ostracodes são abundantes, sendo este último, responsável pela associação ao estágio Rio da Serra correspondente ao Neocomiano (Coimbra *et al.*, 2002).



Figura 2.4. Formação Missão Velha aflorante no *Geopark Araripe* localizado no município de Barbalha-CE. (A) Estratificação acanalada tabular de origem fluvial. (B) Troncos silicificados de coníferas típicas da Formação Missão Velha, que foram transportadas por meio fluvial.

2.1.1.3. Supersequência Rife

Apesar de pouco caracterizada e, em muitos casos incluída na Formação Missão Velha

(Arai, 2006), a *Formação Abaiara* compõe a terceira supersequência. Uma vez que representa o período de rifteamento causado pela movimentação tectônica das bacias marginais, essa sequência é constituída apenas por uma unidade litoestratigráfica. É marcada por processos erosivos que erodiram os blocos estruturais mais altos, chegando à peneplanização do relevo até o Aptiano. Segundo Frambrini *et al.* (2007), um segundo sistema lacustre se originou nessa unidade (*Formação Missão Velha sensu Assine, 2007*), continuando a fase rifte da bacia. Sua litologia é composta predominantemente por folhelhos, siltitos vermelhos, arenitos finos a médio intercalados por folhelhos verdes (Assine, 1992; 2007). Ocorrem também conglomerados polimíticos com seixos de rochas metamórficas e magmáticas sendo evidência de idade eocretacea, formados em um ambiente lacustre raso com recorrências de planícies fluviais de canais entrelaçados (Assine, 2007).

2.1.1.4. Supersequência Pós-Rifte I

A quarta e penúltima fase é marcada pela subsidência flexural térmica separada por discordâncias angulares. A fase é constituída pelo Grupo Santana, constituído pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo (Neumann & Assine, 2015; Assine *et al.*, 2014). Com exceção da Formação Barbalha, até recentemente, admitia-se a união das formações Crato, Ipubi e Romualdo como parte da Formação Santana (*sensu Assine, 1992, 1994, 2007*). Todavia, estudos detalhados das unidades do Andar Alagoas passaram a considerar a existência de três unidades cronologicamente distintas (Neumann & Cabrera, 2002; Neumann *et al.*, 2002; Neumann & Assine, 2015; Assine *et al.*, 2014), sendo a adotada no presente trabalho.

Dois ciclos fluviais granodecrescentes são incluídos na *Formação Barbalha*. Predominam arenitos, folhelhos e níveis de conglomerados atribuídos a terraços fluviais (Castro *et al.*, 2006; Chagas *et al.*, 2007; Assine *et al.*, 2014; Frambrini *et al.*, 2015; Scherer *et al.*, 2015). O primeiro ciclo fluvial é constituído de folhelhos betuminosos pretos. Lâminas carbonáticas formam a *Camada Batateira (sensu Hashimoto et al., 1987)*, marcando o primeiro evento anóxico da bacia (Cassedane, 1965; Viana *et al.*, 1970; Farina, 1974), caracterizando um verdadeiro *datum* estratigráfico (Chagas *et al.*, 2007). A Camada Batateira se distingue pela presença de grande quantidade de minerais sulfetados, por exemplo galena (PbS), esfalerita (ZnS) e marcassita (FeS₂), abundante matéria orgânica e, fósseis preservados por piritizados (Assine, 2007). Sedimentos desse leito representam o primeiro sistema lacustre pós-rifte de grande extensão, com níveis de folhelho com elevado carbono orgânico total

(COT) chegando a 25% (Assine *et al.*, 2006). Ostracodes, conchostráceos, lâminas de carbonato de origem microbiana, coprólitos, restos vegetais e peixes ocorrem preservados nos leitos de folhelhos betuminoso, de ambiente não-marinho (Assine, 1992; Syrio & Rios-Netto, 2002; Assine, 2007; Assine *et al.*, 2014). Por meio do conteúdo palinológico, a zona palinológica é posicionada na Biozona P-270, correspondente ao Neo-Aptiano (Lima & Perinotto, 1984; Hashimoto *et al.*, 1987). Estudos posteriores confirmaram essa idade (Rios-Netto *et al.*, 2012) colocando-a na Idade Alagoas (Aptiana) (Coimbra *et al.*, 2002).

As rochas predominantes do segundo ciclo são arenitos grossos e conglomerados fluviais em contato erosivo com a Formação Crato (Assine *et al.*, 2006; Castro *et al.*, 2006; Chagas *et al.*, 2007; Assine *et al.*, 2014; Fambrini *et al.*, 2015; Scherer *et al.*, 2015). As paleocorrentes da Formação Barbalha se dirigem para S-W correlacionando-a com a Formação Marizal da Bacia do Recôncavo-Tucano (Varejão *et al.*, 2016), sugerindo que o sistema de lagos durante o Aptiano poderiam ser maior, sobretudo pela presença de litotipos semelhantes nessas bacias (Assine, 1994; 2007). Essa característica é reforçada pela presença da Serra do Tonã, uma unidade geomorfológica localizada ao norte da Bacia de Tucano e, que apresenta uma sequência litológica muito similar ao Grupo Santana (Bueno, 1996; Varejão *et al.*, 2016). A possível existência de um lago intrabacinal, poderia ter área extensa estimada aproximadamente em 18.000 km² (Martill *et al.*, 2007a)

A *Formação Crato*, porção mais basal do Grupo Santana, caracteriza-se pelas camadas de calcários laminados intercalados por arenitos, lentes de evaporitos (gipsita) e, folhelhos papiráceos verdes, calcíferos, que ocorrem lateralmente (Assine, 2007). Característica marcante dessa unidade é baixa quantidade de matéria orgânica e sedimentos terrígenos nas sequências carbonáticas (Neumann *et al.*, 2003; Heimhofer *et al.*, 2010). Os calcários dessa unidade se originaram em um ambiente lacustre restrito (lago endorreico) onde a influência de rios tributários era em geral inexpressiva e que variavam periodicamente por conta do clima seco (Neumann & Cabrera, 2002). Estes períodos, eram controlados pela atividade tectônica que alteravam o padrão da paleodrenagem e os conteúdos sedimentares transportados. A entrada de sedimentos terrígenos ocorria em períodos de clima mais úmido, em padrão rítmico no empilhamento estratigráfico, com intercalações pelíticas e carbonáticas (Assine, 1992, 1994, 2007). Da base para o topo, é possível constatar momentos de transgressão (expansão) e regressão (contração) do paleolago (Neumann & Cabrera, 2002; Neumann *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2002).

Neumann (1999) e Neumann & Cabrera (2000) reconheceram o caráter endorreico do paleolago Crato identificando seis episódios de sedimentação pertencentes a sequência de 3ª ordem (intervalos entre 10^6 a 10^7 Ma). Durante os períodos de *highstand system tract* (HST), o paleolago teria sua dimensão aumentada, ultrapassando os limites da área de sedimentação (Neumann & Cabrera, 2000). Todavia, interpretações baseadas na estratigrafia de sequências em ambientes lacustres e de deposição mista (carbonática e siliciclástica) é problemática, uma vez que fatores intrínsecos a taxas de deposição, controle climático e regime tectônico local variam significativamente durante a deposição, ao contrário da posição geográfica dos depósitos marinhos. Assim, considerando esses aspectos, os períodos de HST também podem ser considerados como equivalentes aos momentos de máxima expansão do paleolago, promovidos por períodos de maior umidade e aporte de águas meteóricas.

A presença de pseudomorfos de gipsita lenticular, anidrita laminada e nodular, e estromatólitos sugerem um ambiente hipersalino, possivelmente associado a períodos sazonais de estratificação e diminuição da coluna d'água (Assine, 2007; Martill *et al.*, 2007b, 2008; Heimhofer *et al.*, 2010; Warren *et al.*, 2017). Durante os períodos de menor batimetria, é sugerido que o aumento do gradiente de salinidade (e estratificação) teria aumentado significativamente através da alta taxa de evaporação. Esse fenômeno teria sido responsável pela mudança halóclina e chemóclina da coluna d'água, e organismos com baixa resistência osmótica não teriam sobrevivido ao ambiente estressante. Esse fenômeno poderia ser responsável pelos eventos de mortalidades em massa de peixes nessa unidade (Martill *et al.*, 2007a, 2008) e, a ausência de organismos necrófagos e heterótrofos no fundo do paleolago, seriam responsáveis pela manutenção das carcaças intactas, ergo, pela preservação excepcional.

No que diz respeito à origem da calcita, alguns autores (Martill *et al.*, 2007a; Heimhofer *et al.*, 2010) sugerem que a precipitação de carbonato de cálcio ocorreu durante eventos de *whiting* (*blooms* de picoplâncton) (Robbins & Blackwelder, 1992; Thompson *et al.*, 1997). Tal fenômeno deve ter ocorrido em conjunto com microorganismos que habitavam as esteiras microbianas no substrato do paleolago (Srivastava, 1996; Bardola, 2015; Dias-Brito & Tibana, 2015; Fairchild *et al.*, 2015; Catto *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017). A presença de microesferas com suposta divisão, de estruturas grumosas e em rede, e microfilamentos calcificados no calcário, sugerem origem biogênica, portanto, vestígios de bactérias calcificadas com divisão binária e EPS (*honeycombs*) fossilizados (Catto *et al.*,

2016; Osés, 2016; Osés *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017). Adicionalmente, alguns autores também sugerem que, pelo menos, 90% de todo o pacote carbonático tenha se originado por atividade microbiana (Catto *et al.*, 2016), assumindo indiretamente que toda a unidade seja um extenso e espesso estromatólito (Warren *et al.*, 2017). De fato, evidências de possíveis estromatólitos (Warren *et al.*, 2017) suportam essa interpretação, sendo representadas por estruturas concêntricas e dômicas (Fig. 2.5, A-B) além da intercalação de lâminas claras e escuras com quantidades variáveis de matéria orgânica, pirita e argilominerais (Fig. 2.5, C-D). Todavia, essa interpretação pode ser considerada controversa, uma vez que esses autores não rejeitam a hipótese de que essas feições podem se tratar de estruturas de sobrecarga, promovidas pela compactação do sedimento e escape de fluidos, ou estruturas penecontemporâneas (Silva *et al.*, 2002; Neumann *et al.*, 2002).



Figura 2.5. Microbialitos da Formação Crato. (A) Estruturas concêntricas e (B) dômicas interpretadas como estromatólitos.

Durante o Eocretáceo, um grande evento evaporítico ocorreu em diversas bacias interiores do Brasil (Hashimoto *et al.*, 1987; Regali, 1989) e, na Bacia do Araripe esse fenômeno se tornou mais notório com a deposição de camadas de gipsita ($\text{CaSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$) e anidrita (CaSO_4) na *Formação Ipubi* (Fig. 2.6, A) (Assine, 2007; Assine *et al.*, 2014). Essas camadas de evaporitos possuem ocorrência lateralmente descontínua e são restritas à Sub-Bacia do Cariri, na porção noroeste. Nessa região, a *Formação Ipubi* assenta concordantemente sobre a *Formação Crato* e discordante, acima, com a *Formação Romualdo* (Silva, 1986, 1988; Assine, 2007; Assine *et al.*, 2014; Nascimento *et al.*, 2016). Atribui-se a esta unidade deposição em ambiente transicional predominantemente árido, possivelmente

representando *sabkha* (Rojas, 2009; Assine *et al.*, 2014). Estudos posteriores (Nascimento *et al.*, 2016) sugeriram a ocorrência de diferentes tipos de ambientes de deposição na Formação Ipubi, sendo separados em três fácies: (i) *Fácies E*, com a precipitação dos sais em uma salmoura endorréica de águas rasas e de clima árido, onde os cristais evaporíticos nuclearam no substrato ou ao longo da coluna d'água onde posteriormente afundaram; (ii) *Fácies S* e (iii) *Fácies Ml*, sendo essas duas caracterizadas por ambiente com decantação de argilas levemente carbonáticas, em águas alcalinas e calmas, que promoveram a formação de pelitos com laminação milimétrica. As duas fácies se distinguem pela litologia, com a presença de folhelho verde na fácies S e margas de cor amarelo-esverdeadas à amarronzadas na fácies Ml.

Analogamente à unidade anterior, a Formação Ipubi é constituída por calcários margosos laminados, folhelhos betuminosos e, camadas de evaporitos (Assine, 2007; Assine *et al.*, 2014; Nascimento *et al.*, 2016). As camadas de evaporitos são predominantemente gipsita (>95%), seguido por anidrita (máximo estimado em até ~30%) com raras ocorrências de Celestita (SrSO₄) (Lins, 2011; Nascimento *et al.*, 2016). Por meio da análise das gipsitas e halitas, Silva (1986, 1988) sugeriu que as camadas espessas de evaporitos retratariam um ambiente de paleocarste e a presença de diversos tipos de cristais sugere ser resultado de uma dissolução extensa. Diversas topografias típicas de Carste foram identificadas por essa autora, contudo a sucessiva deposição de sedimentos preencheram muitas dessas feições. De fato, é possível observar em afloramentos, que a dissolução diagenética promoveu o preenchimento por sedimentos siliciclásticos nos espaços vazios (Fig. 2.6, B). Como resultado disso, os minerais da Formação Ipubi representariam dois eventos diagenéticos distintos, sendo o primeiro eodiagenético (sindeposicional), e o segundo, telodiagenético representado pela recreitalização e exumação (Silva, 1986, 1988).

Estudos posteriores (Nascimento *et al.*, 2016) confirmaram as interpretações anteriores sobre os minerais evaporíticos (Silva, 1986, 1988), reconhecendo também a evolução diagenética da unidade, distinguindo-a em cinco fases distintas: (i) *Sindeposicional*, relacionada a precipitação da gipsita (características cristalográficas); (ii) *Penecontemporânea*, associada aos aspectos hidrológicos e de cimentação (majoritariamente silicosa); (iii) *Eodiagenética*, caracterizada pelas mudanças (químicas) pós-deposicionais; (iv) *Mesodiagenética*, relacionada às mudanças mineralógicas pós-soterramento (desidratação da gipsita transformando-a em anidrita); e por fim, (v) *Telodiagenética*, associada às mudanças físico-químicas com o retorno das condições mineralógicas similares às iniciais, ou seja, a

diminuição da pressão durante a exumação, promoveu a dissolução da anidrita e recristalização da gipsita secundária (Nascimento *et al.*, 2016).

Através de análises por difração de raios-X (XRD), Nascimento *et al.* (2016) reconheceram a presença de diversos minerais como calcita, ortoclásio, goetita e quartzo. Contudo, também foram encontrados os argilominerais (nontronita e saponita) diagnósticos de atividade hidrotermal. Baseado nisso, esses autores consideram que a ocorrência de cimentação silicosa na Formação Ipubi e nos calcários da Formação Crato, devem ser produtos de fluidos hidrotermais ricos em sílica e ferro.

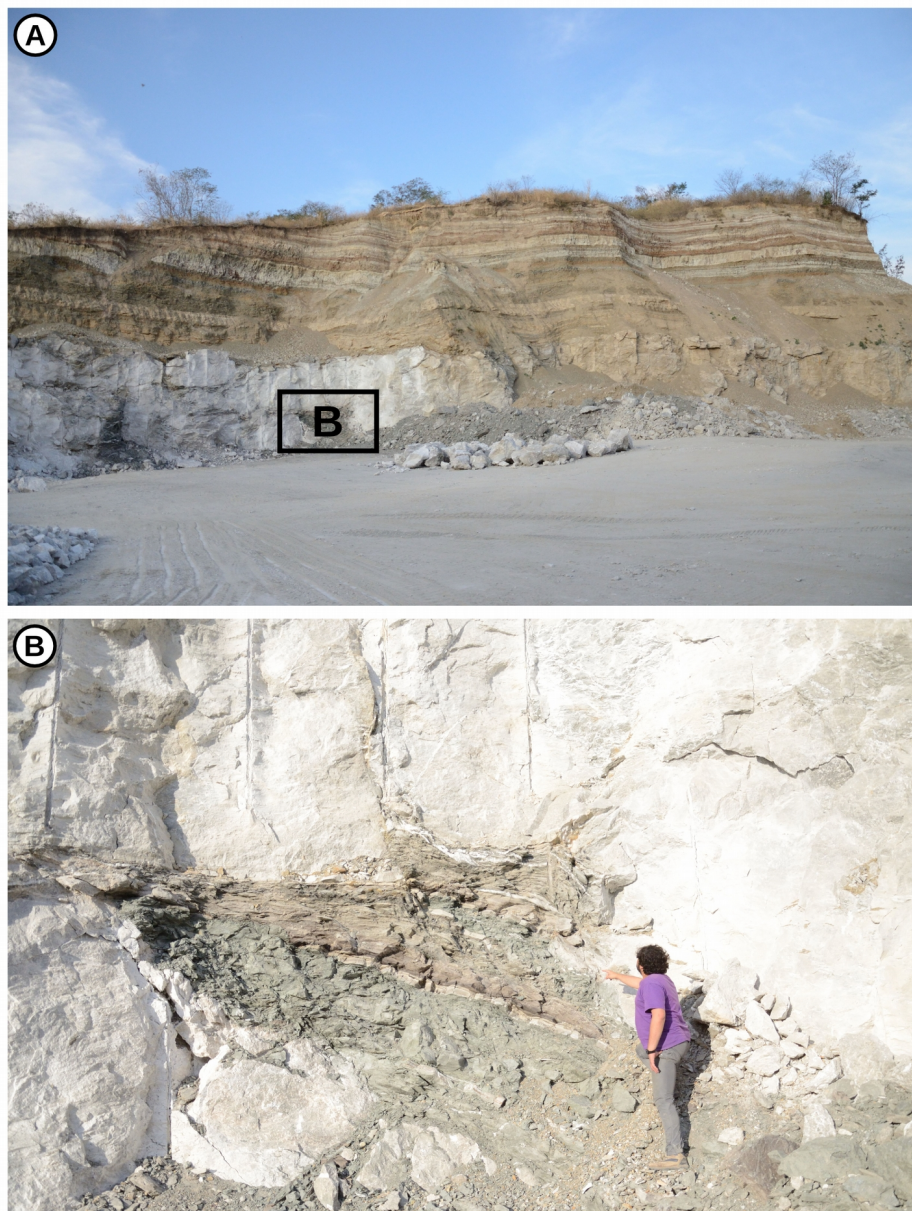


Figura 2.6. Formação Ipubi. (A) Exposição das rochas da Formação Ipubi na pedreira Mina da Pedra Branca no município de Santana do Cariri-CE. (B) Possível feição de dissolução e preenchimento por pelitos.

Apesar de proporem um modelo bastante convincente para a Formação Ipubi (Fig. 2.7), essa representação não se enquadra na Formação Crato. Nessa unidade, diversas características excluem uma possível influência hidrotermal, sendo algumas dessas representadas pela: (i) baixa cimentação por sílica que não ocorre em toda a sucessão de calcários (Mabesoone, 1986; Rodrigues, 2015); (ii) rara presença de cristais silicosos, em geral restritas a algumas facies (Catto *et al.*, 2016); (iii) presença de argilominerais envolvendo os grãos de calcita e que, significativamente, diminuem a porosidade (Heimhofer *et al.*, 2010); e, (iv) ausência de fósseis silicificados, uma vez que nessa unidade, esses materiais são encontrados piritizados ou incarbonizados (Osés, 2016). Todavia, até o presente momento, apenas um espécime de fóssil, um anuro, foi registrado com bandas XRD de preservação por calcedônia (SiO₂) (Moura *et al.*, 2006). Assim, de acordo com algumas evidências apresentadas, é possível afirmar que esses autores desconsideraram uma outra possível origem para esses fluidos e, dos argilominerais ditos hidrotermais, sendo plausível alteração de origem mesodiagenética.

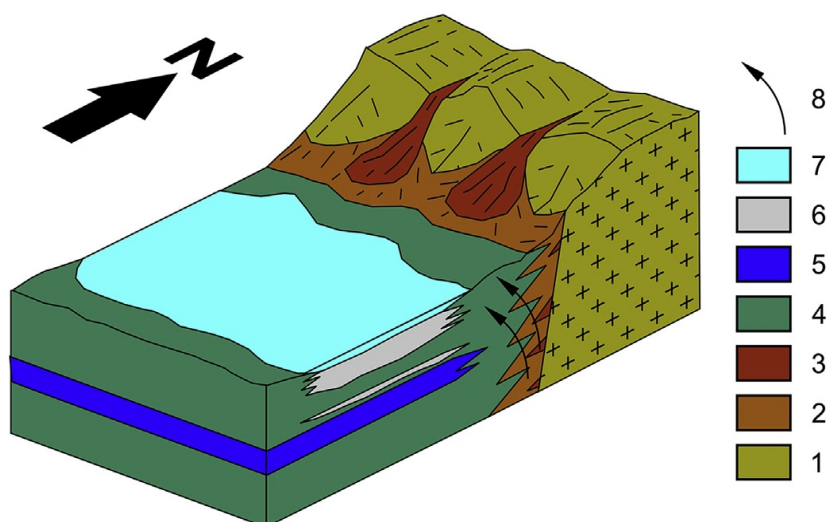


Figura 2.7. Modelo paleogeográfico para a Formação Ipubi com a ação de hidrotermalismo. (1) Horsts (embasamento). (2) Arenitos de leques aluviais. (3) Conglomerados proximais dos leques aluviais. (4) Folhelhos e margas de lagos de águas rasas e marginais. (5) Calcários laminados. (6) Evaporitos. (7) Lago raso, endorréico e alcalino. (8) Migração de fluidos hidrotermais migrando das bordas das falhas. Extraído de Nascimento *et al.* (2016).

Uma discordância regional separa as formações Ipubi e Romualdo (Assine, 2007; Assine *et al.*, 2014; Nascimento *et al.*, 2016). Nessa última unidade, predominam arenitos e folhelhos calcíferos intercalados por margas com abundantes concreções fossilíferas de

calcário micrítico argiloso e, lâminas de arenitos finos com clastos de argila (Assine, 2007). Ao correlacionar estratigraficamente a distribuição das concreções (fossilíferas e afossilíferas), Fara *et al.* (2005) identifica duas fácies representando três associações distintas. Diferentemente das unidades anteriores de origem essencialmente lacustre endorreica, as rochas da Formação Romualdo registram evidências de ingressão marinha comum nas bacias cretácicas nordestinas (Assine, 2007, Assine *et al.*, 2014), também com fácies tipicamente deltaica, lacustre, fluvial e marinha (Moura & Borghi, 2005). Todavia, as hipóteses da proveniência da ingressão marinha ainda permanecem controversas (Arai, 2014, Assine *et al.*, 2014; Freitas, 2014; Arai, 2016; Assine *et al.*, 2016; Varejão *et al.*, 2016).

Ainda que o conteúdo fossilífero ou geológico não consiga determinar precisamente o ambiente deposicional, evidências sedimentares e fósseis marinhos (*e.g.*, equinoides) apontam uma influência fortemente marinha que, poderia pertencer a um sistema costeiro (lagunar) ou marinho aberto (Maisey, 1991; Assine, 1994; Martill, 1993; Assine, 2007; Martill *et al.*, 2007a). Nas camadas mais superiores, níveis de folhelhos escuros possuem abundante concentração de concreções de carbonato de cálcio que em grande parte são fossilíferos (Fara *et al.*, 2005). Em geral, o conteúdo de vertebrados ocorre nessas camadas, com abundantes ocorrências de peixes, pterossauros, dinossauros, crocodilos e tartarugas (Kellner, 2002). A presença de evaporitos em outras bacias supostamente correlatas, tem sido usadas para corroborar para esta idade. Em direção ao topo, folhelhos, siltitos e arenitos com intercalações argilosas sugerem um momento de regressão marinha e terrestrialização do ambiente (Assine, 2007).

Apesar da idade do Grupo Santana ser controversa, inclusive com ausência de datações isotópicas para o caso da Formação Crato, evidências paleontológicas de palinórfos (subzona palinórfica P270) (Lima, 1978; Regali, 1989; Rios-Netto *et al.*, 2012) e ostracodes (Coimbra *et al.*, 2002) indicam Idade Alagoas (Albiano, ~110 Ma).

2.1.1.5. Supersequência Pós-Rifte II

A quinta e última supersequência é constituída pelas formações Araripina e Exu, que é caracterizada por um comportamento sedimentar-estratigráfico bastante distinto durante todo Cenomaniano (~100 a 94 Ma). O soerguimento do bloco nordestino mais intenso a leste, causou a reorganização do sentido das correntes e, os padrões de drenagem das paleocorrentes mudaram para E-W, apresentando um mergulho em direção à Bacia da Parnaíba (Assine, 1994). Estratigraficamente, essa supersequência representa a regressão marinha e o retorno à

condições continentais, onde a deposição de sedimentos fluviais passou a predominar.

Na *Formação Araripina*, ritmitos de arenito fino e lamitos com corpos lenticulares de arenitos médios a grossos sugerem um ambiente deposicional de planície de leques aluviais relacionada à fase de tectônica sindeposicional. Essa unidade também é caracterizada por diversas fases de fraturas que duraram até o momento da deposição da unidade superior e, de menor deformação. A *Formação Exu* por sua vez, é caracterizada por arenitos e conglomerados granodecrescentes atribuídos a ambientes transicionais, que posteriormente passam de fluvial meandrante para planície de inundação e, finalmente de sistema fluvial entrelaçado (Assine, 2007). A deposição dos sedimentos em ambas as unidades foi tentativamente datada através de palinórfos da Formação Araripina, chegando-se a idade Albiana-Cenomaniana (~113-93.9 Ma) (Coimbra *et al.*, 2002).

Enquanto a Formação Araripina só contém registros de palinórfos (Assine, 1997), a Formação Exu possui ocorrência de um fragmento de úmero de pterossauro (do clado Lophocratia) e de algumas plantas de gênero indeterminado (Martill, 2008). Segundo esse autor, o osso exibe algumas evidências de abrasão, substituição por óxido de ferro, além de ter sido encontrado exposto na superfície. Com relação às plantas, essas, foram encontradas dentro de concreções de óxido de ferro também em afloramento. Apesar de se tratar de um registro importante, a autenticidade desse achado é bastante controversa, sobretudo por apresentar alguns aspectos estratigráficos e tafonômicos problemáticos e que requerem maior escrutínio, sendo eles: (i) os fósseis foram encontrados em afloramentos com determinação estratigráfica imprecisa; (ii) a superfície encontra-se com sucessivos desmoronamentos e retrabalhamento de sedimentos; (iii) de acordo com os autores, as rochas do Membro Romualdo fazem contato direto com a Formação Exu; e, (iv) fósseis apresentam evidências de transporte e ação intempérica prolongada. Assim, de acordo com tais indicações é possível sugerir que o osso de pterossauro tenha sido produto da remobilização de sedimentos da Formação Romualdo e, a fragmentação e a ação do intemperismo sobretudo cenozoico, tenham dissociado e/ou fragmentado as concreções.

2.2. A Bacia de Taubaté

Situada no sudeste do Brasil, a Bacia de Taubaté se encontra na porção NE-SW do Estado de São Paulo, entre a Serra da Mantiqueira e a Serra do Mar, na região do Vale do Paraíba (Fig. 2.8). A extensão da bacia é estimada em 150 a 173 km, com largura aproximada de 15 à 20 Km, cobrindo uma área de aproximadamente 2.400 Km² (Ragonha, 1982; Riccomini *et al.*, 1996; Carvalho *et al.*, 2011).

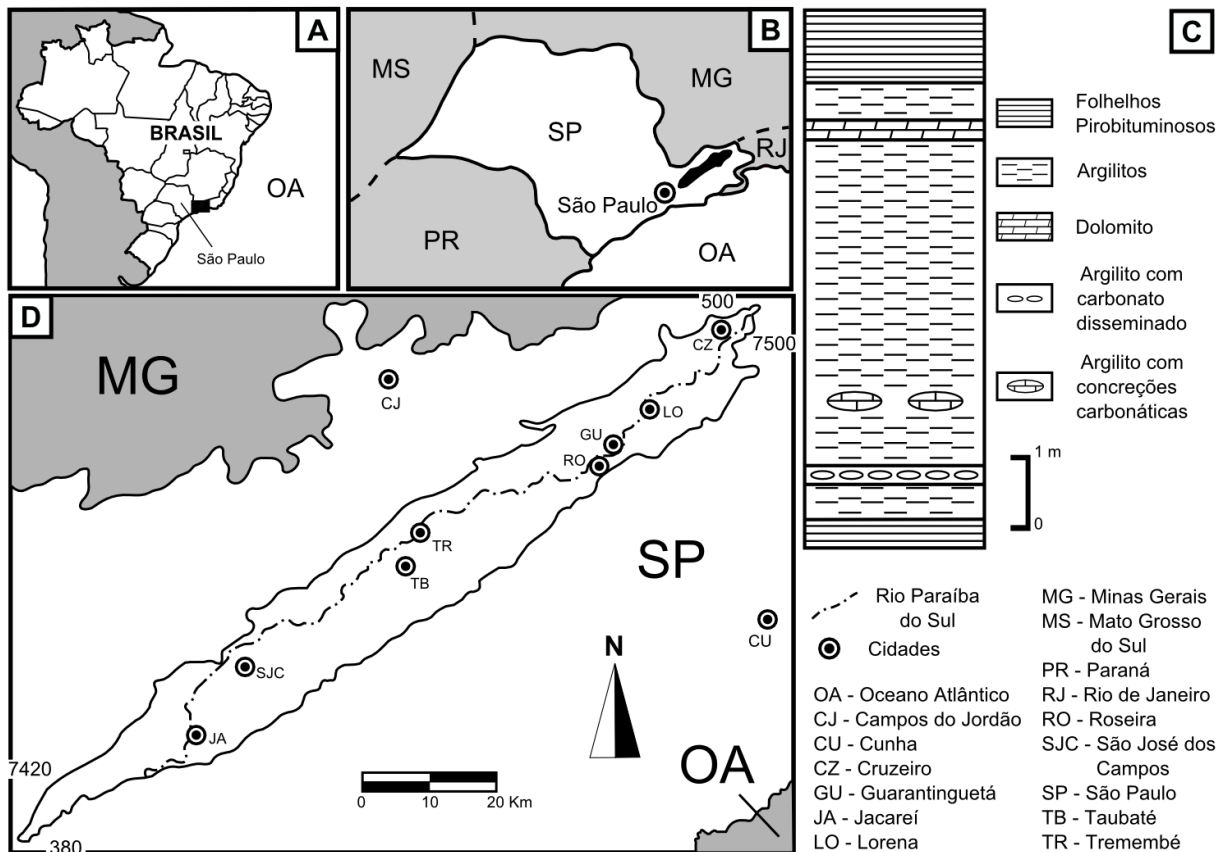


Figura 2.8. A Bacia de Taubaté. (A-B, D) Localização da Bacia de Taubaté. (C) Perfil litológico simplificado da Formação Tremembé. Extraído e modificado de Prado *et al.* (2016b).

2.2.1. Características Tectono-Sedimentares

A Bacia de Taubaté integra o *Rifte Continental do Sudeste do Brasil* (RCSB), que forma um semigráben delimitado por sistemas de falhas normais escalonadas, de formato alongado e, que se estende desde Curitiba-PR até São João da Barra-RJ, cobrindo uma distância de aproximadamente 940 Km (Riccomini, 1989).

Dentre as diversas bacias que integram o RCSB, a Bacia de Taubaté é a de maior complexidade estrutural e possui estreita relação com as bacias adjacentes, *i.e.*, as bacias de Resende, Volta Redonda e São Paulo (Riccomini *et al.*, 2004).

Apesar de ainda controverso, alguns autores consideram a formação do RCSB relacionado a diversos eventos, como por exemplo, os que conduziram a separação do Gondwana, às anomalias térmicas, aos esforços relativos à convergência de placas no Pacífico (*far-field stresses*), ou aos magmatismos Meso-Cenozoicos (Riccomini, 1989; Riccomini *et al.*, 2004; Cogné *et al.*, 2011, 2013; Gianni *et al.*, 2015). De modo geral, o desenvolvimento da Bacia de Taubaté (Fig. 2.9) esteve diretamente ligada à colisão entre a Placa de Nazca e Sulamericana, tendo pulsos de desenvolvimentos correspondentes à três fases (Peruviana, Incaica e Quechua) orogênicas dos Andes (Cogné *et al.*, 2011, 2013; Franco-Magalhaes *et al.*, 2014; Gianni *et al.*, 2015).

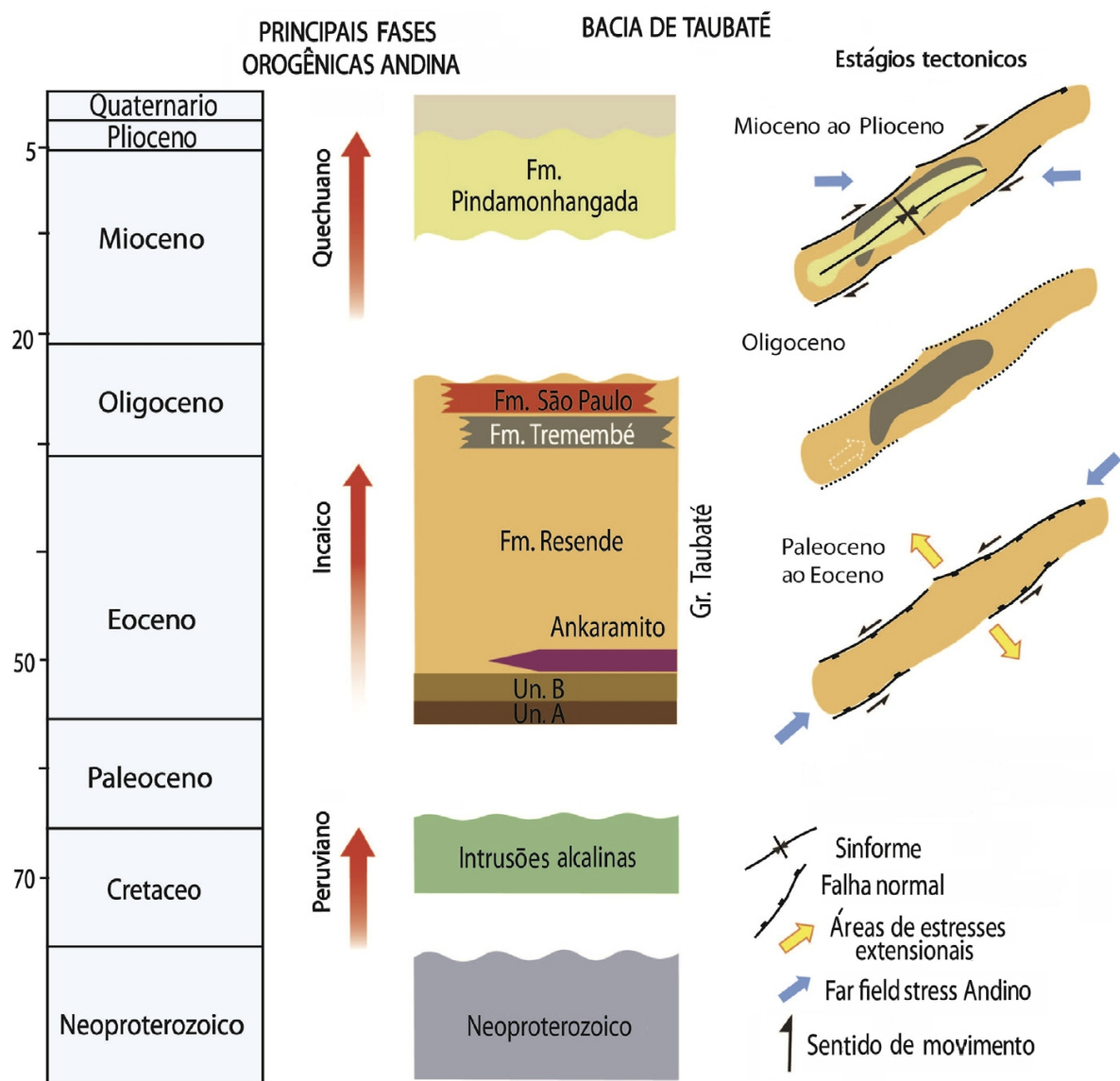


Figura 2.9. Desenvolvimento da Bacia de Taubaté, litostратigrafia e modelo de evolução proposto por Cogné *et al.* (2011). Extraído e modificado de Gianni *et al.* (2015).

Adicionalmente a essas interpretações, Gianni *et al.* (2015) compararam o desenvolvimento tectônico entre as bacias de *foreland* dos Andes e da Bacia de Taubaté (transtensional). Uma vez que todas essas unidades sofreram influência das forças providas do fronte orogênico do Pacífico, esses autores sugerem uma classificação genérica para essas unidades de acordo com a influência dessas forças em: *Impactógenos Proximais* (Bacias *San Jorge Gulf* e Grupo Salta) e *Distais* (Bacia de Taubaté).

Durante o intervalo do Cretáceo ao Eoceno, a Bacia de Taubaté se desenvolveu por meio de esforços laterais com direção NE-SW que, de acordo com a formação e arranjo estrutural do embasamento cristalino, causaram os diversos falhamentos transcorrentes e normais, este último de direção N-S (Riccomini *et al.*, 2004; Cogné *et al.*, 2013).

Por meio de dados de campo (*e.g.*, levantamentos topográficos e perfurações de poços), trabalhos anteriores segmentaram essa bacia em seis sub-bacias separadas por quatro altos estruturais. Todavia, foi através da análise de perfis sísmicos, que Marques (1990) reconheceu diferentes depocentros, dividindo-a em seis sub-bacias (Sub-bacia Parateí, Jacareí, Eugênio de Melo, Quiririm, Roseira e Lorena) separadas por três altos estruturais (Alto de Caçapava, Capela Nossa Senhora do Socorro e Capela Santa Luzia). Trabalhos posteriores, passaram a dividir a bacia em três sub-bacias e três altos estruturais; e posteriormente em três sub-bacias e dois altos estruturais (Fernandes & Chang, 2001; 2003).

Além de revisar os perfis analisados por Marques (1990), Cogné *et al.* (2013) também realizaram trabalhos de campo, considerando assim, a divisão em seis sub-bacias e três altos estruturais: Sub-Bacia de Eugênio de Melo, Quiririm, Roseira e Lorena, e Altos Estruturais Caçapava, Pindamonhangaba e Santa Luzia (Fig. 2.10). Além dos perfis sísmicos, estudos de traços de fissão de apatita (AFT) e de zircão (ZFT) nas porções aflorantes do embasamento, revelaram que os altos estruturais que dividem as sub-bacias já se encontravam topograficamente mais elevados durante a compartimentação, durante o Paleógeno (Franco-Magalhães *et al.*, 2014).

Os perfis sísmicos (Fig. 2.10) realizados na Bacia de Taubaté, indicam que a cobertura sedimentar possui espessura de até 850 m, sendo a Sub-bacia de Roseira a de maior depocentro, enquanto as sub-bacias Eugênio de Melo e Lorena apresentam profundidades inexpressivas (Marques, 1990; Carvalho *et al.*, 2011; Cogné *et al.*, 2013).

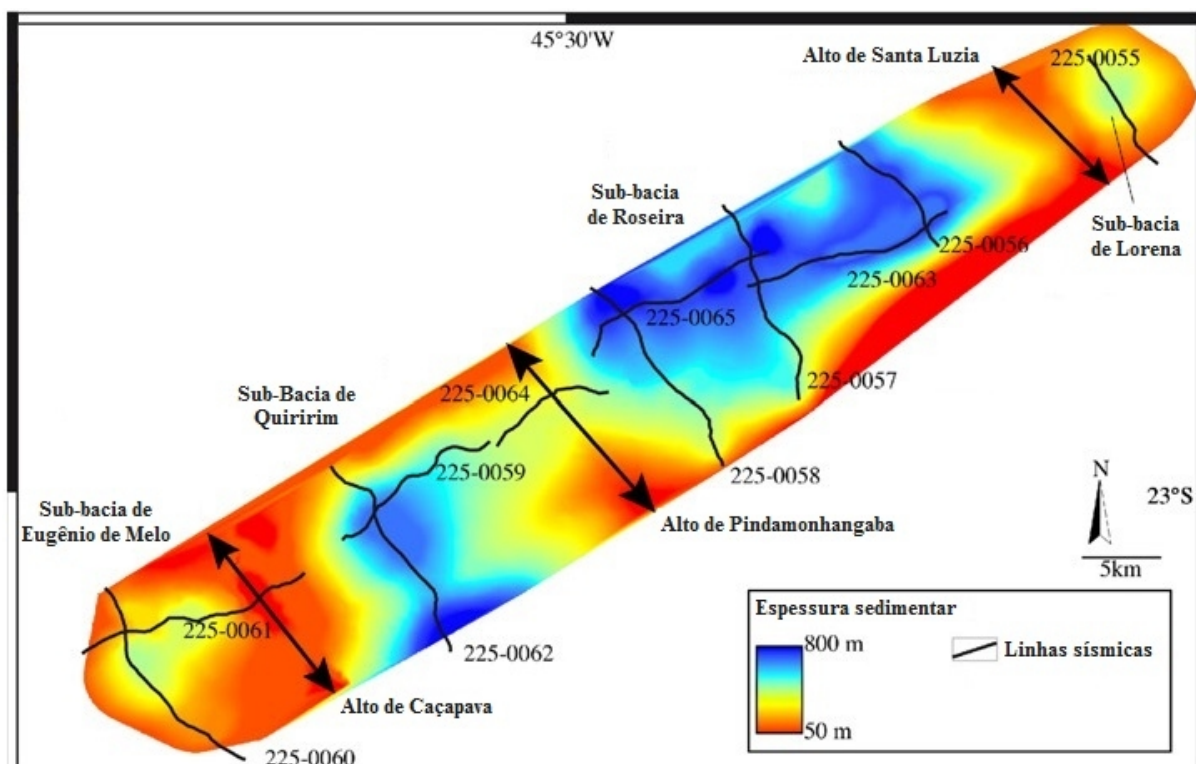


Figura 2.10. Compartimentação da Bacia de Taubaté de acordo com suas características estruturais, feita por meio das análises dos perfis sísmicos. Com exceção das duas primeiras sub-bacias, que possuem depocentros pouco expressivos, é possível observar as outras quatro unidades (Sub-Bacia de Eugênio de Melo, Quiririm, Roseira e Lorena) além dos altos estruturais (Caçapava, Pindamonhangaba e Santa Luzia). Extraído e modificado de Cogné *et al.* (2013).

Apesar de Padilha *et al.* (1991) não terem encontrado indícios de anomalias térmicas através da aplicação da técnica gravitacional, magnetotelúrica e de fluxo termal, evidências de hidrotermalismo se estendem desde a Bacia de São José do Itaboraí até a Bacia de São Paulo, sugerindo que fluxos de soluções ricas em sílica foram transportadas por meio de intrusões alcalinas e falhas rúpteis cenozoicas. Esses solutos silicosos cimentaram por opala os arenitos e carbonatos da Formação Macacu e Itaboraí, assim como os arenitos e lamitos da Formação Resende nas bacias de São Paulo e Taubaté. Todavia, nessas últimas, a cimentação é posteriormente a cimentação por caulinita (Sant'Anna & Riccomini, 2001).

A cobertura sedimentar da Bacia de Taubaté (Fig. 2.11), é formada basicamente por sedimentos terrígenos, onde predominam arenitos, argilitos, conglomerados e folhelhos; todos produtos do intemperismo e erosão das rochas cristalinas do embasamento. Subordinadamente ocorrem lentes de carbonato que se intercalam com as camadas de argila e folhelhos, além de ocorrer concreções de ferro e dolomita neste último. Estes sedimentos foram transportados

por meio de sistemas fluviais entrelaçados, de leques aluviais e *playa-lakes* em um ambiente estritamente continental (Riccomini, 1989; Brandt-Neto *et al.*, 1991; Riccomini *et al.*, 1991, 1996; Cogné *et al.*, 2013).

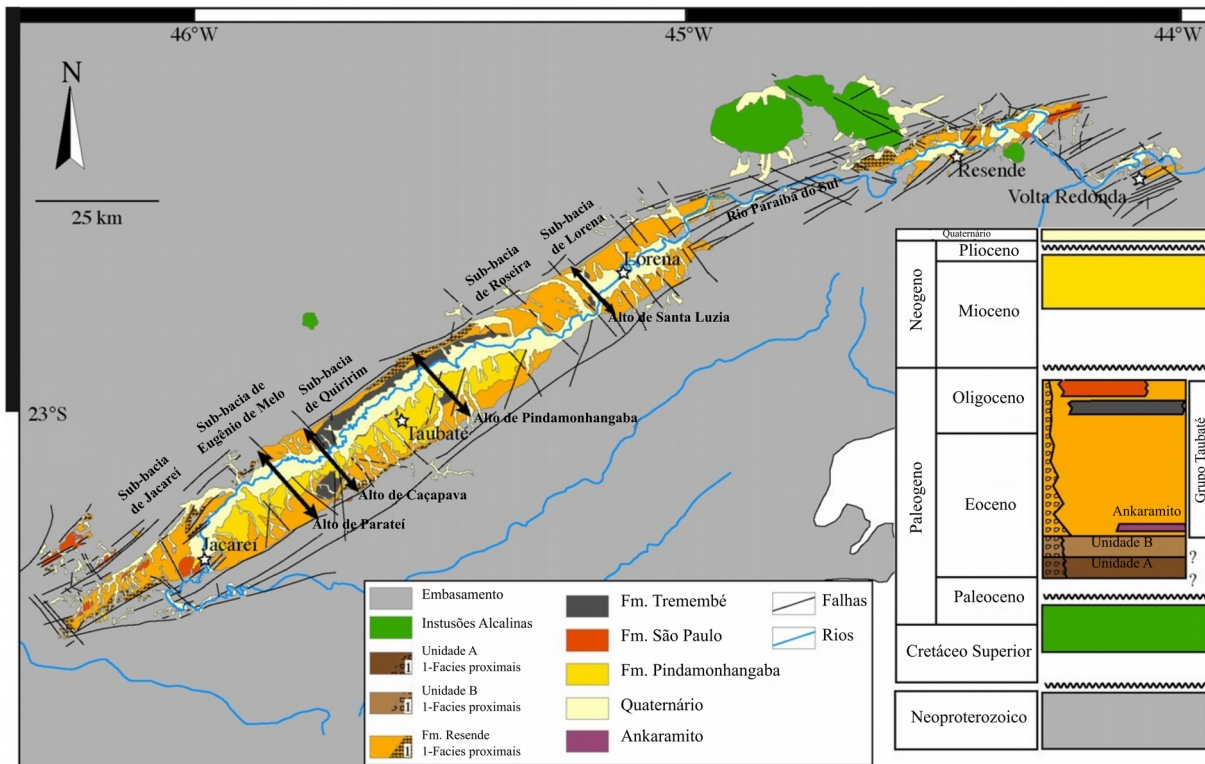


Figura 2.11. Distribuição da cobertura sedimentar e o perfil litoestratigráfico das bacias de Resende, Taubaté e Volta Redonda. Extraído e modificado de Cogné *et al.*, 2013.

De acordo com as características litológicas, paleontológicas e estruturais, a sequência sedimentar da Bacia de Taubaté é dividida em duas fases (*sin-tectônica* e *neo-tectônica*) que, ao todo é composta por sete unidades. Ocorrida entre o Paleoceno ao Oligoceno, a primeira sequência (*sin-tectônica*) é constituída pelas unidades A, B e Grupo Taubaté, composto pelas formações Resende, Tremembé e São Paulo. Datada do Mio-Pleistoceno, a segunda fase (*neo-tectônica*), é definida pela Formação Pindamonhangaba e pelos depósitos aluviais pleistocênicos que são recobertos pelos sedimentos aluviais recentes (Riccomini, 1989; Marques, 1990; Riccomini *et al.*, 1992; Riccomini *et al.*, 1996; Cogné *et al.*, 2013).

2.2.1.1. Fase Sin-tectônica

Inicialmente identificadas por Marques (1990), as *Unidades A e B* assentam-se no embasamento cristalino e são detectáveis somente através de perfis sísmicos, uma vez que não afloram em nenhuma porção da bacia e estão em profundidades que variam aproximadamente

entre 200 a 700 metros. Segundo suas características físicas, Cogné *et al.* (2013) consideram que essas duas unidades foram formadas em um sistema de leques aluviais que são visíveis por perfis sísmicos, sendo constituídas basicamente por sedimentos lutáceos. Marques (1990) também identificou entre as unidades A e B, a presença de um suposto sill de diabásio separando essas duas unidades. Todavia, estudos posteriores não identificaram essas camadas (Carvalho *et al.*, 2011) e, ao reestudar os perfis sísmicos realizado por Marques (1990), Cogné *et al.* (2013) reinterpretaram essa suposta intrusão ígnea como sedimentos pertencentes as unidades A e B. Enquanto a unidade B ocorre em boa parte da bacia, a unidade A está restrita à porção mais profunda (Marques, 1990; Cogné *et al.*, 2013). Marques (1990) tentativamente atribuiu uma idade cretácica para esses sedimentos, porém, com base em estudos mais recentes Cogné *et al.* (2013) consideram que a deposição desses sedimentos ocorreu durante os primeiros estágios de desenvolvimento da bacia, portanto, unidades sin-sedimentares, depositadas entre o Paleoceno e Eoceno.

A *Formação Resende* encontra-se acima da unidade B e foi depositada em um sistema de leques aluviais no final do Eoceno. Essa unidade apresenta fácies de argilitos, dolomitos, ritmitos de folhelhos e margas, e arenitos quartzosos de granulometria variável que chegam a possuir níveis conglomeráticos (Riccomini *et al.*, 1991; 1996; Vidal *et al.*, 2004). Sant'Anna & Riccomini (2001) reportaram a influência de hidrotermalismo na cimentação dos arenitos e relacionados à falhas rúpteis que cortam o embasamento e as seções sedimentares cenozoicas. Ainda segundo esses autores, os sedimentos arenosos foram inicialmente cimentados por caulinita e seguidos pela opala com cristobalita e tridimita (opala-CT) que as recobriu, preenchendo a porosidade primária dessas rochas. A cimentação do primeiro mineral é evidenciada através da ocorrência de vênulas, que correspondem ao padrão de fraturas relacionados aos esforços compressivos que precederam a cimentação pela opala-CT. Além disso, nos conglomerados da porção extremo oeste da bacia, é possível observar a presença de barita de provável origem tectônica. A ocorrência desse mineral está diretamente associada à opala, que apesar de terem cristalizados sob superfícies de grãos detríticos, esse evento foi posterior (Sant'Anna & Riccomini, 2001).

Seguida da anterior, a *Formação Tremembé* é representada um sistema *playa-lake* onde um ambiente lacustre dominou a paisagem entre as orogenias (serras do Mar e da Mantiqueira) circundantes durante o final do Oligoceno ao início do Mioceno. Essa unidade é interdigitada pelos sedimentos da *Formação Resende* e a litologia é composta basicamente por

folhelhos pirobetuminosos papiráceos e argilas montmorilonita (Fig. 2.12). Segundo Riccomini *et al.* (1996), as argilas sempre sotopostas aos folhelhos, são representantes de águas mais profundas e, portanto, relativas aos momentos de máxima expansão do paleolago.

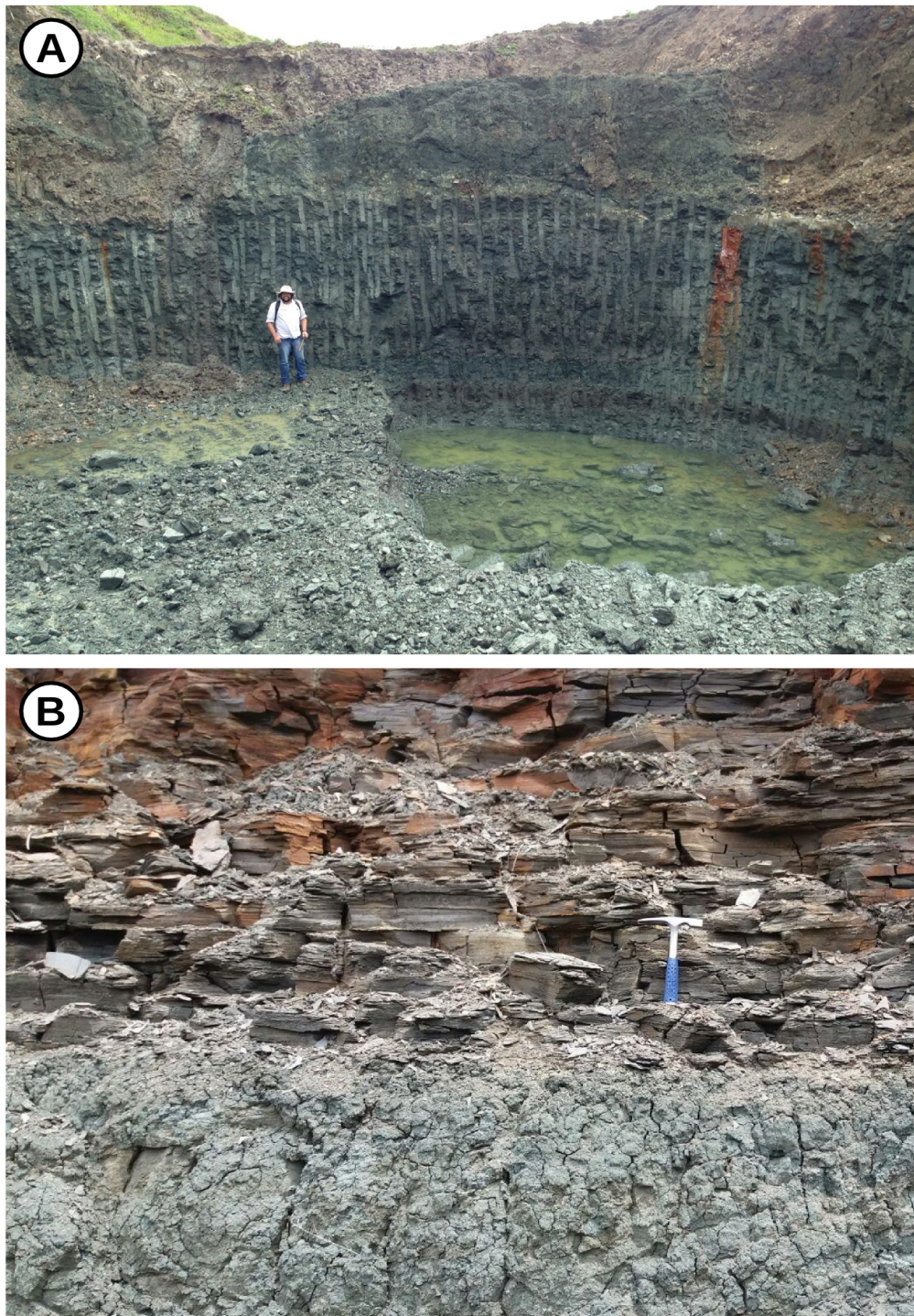


Figura 2.12. A Formação Tremembé aflorante na Pedreira Santa Fé, na cidade de Tremembé-SP. (A) Exposição das argilas verdes em contato erosivo com as areias do colúvio. (B) Contato concordante entre o argilito verde e o folhelho cinza-avermelhado.

Diferentemente das unidades anteriores, os sedimentos da Formação Tremembé apresentam algumas características que sugerem se tratar de um ambiente com influência principalmente das variações climáticas e tectônicas, como por exemplo, evidências de deformações penecontemporâneas e eventos de maior aporte de sedimentos (Suguio & Vespucci, 1985). Apesar de não ser apropriado para ambientes lacustres, Bergamaschi *et al.* (2010) aplicaram a estratigrafia de sequência aliada à quimioestratigrafia, onde identificaram quatro ciclos transgressivos-regressivos de 5ª ordem. De fato, o paleolago Tremembé possuía um caráter redutor e com evidências de períodos de expansão e retração sazonais (Torres-Ribeiro & Borghi, 2007). Adicionalmente, nessa unidade, também são encontrados fósseis de invertebrados, vertebrados e vegetais piritizados, corroborando com a hipótese de anoxia e presença de esteiras microbianas presentes no fundo do paleolago (Prado *et al.*, 2015).

Uma vez que os folhelhos da Formação Tremembé são geradores de betume e gás, este recurso ainda é estudado com finalidade econômica por diversos grupos de pesquisa, sobretudo os interessados na extração do *gas shale* (Alem, 2015). Dentre estes estudos, o exame da relação hidrogênio/carbono (H:C) feito por Loureiro & Cardoso (1987), apontou para a predominância de compostos de grande peso molecular, como os homólogos ímpares (n-C₂₇) que são relativos à biomassa microbiana, com contribuição inferior de plantas terrestres (Loureiro & Cardoso, 1987, 1990; Torres-Ribeiro & Borghi, 2007; Chagas *et al.*, 2009; Mendonça-Filho *et al.*, 2010). Apesar de um pouco controverso, o teor de carbono em todo o pacote de folhelho varia entre 4% a 14% (Loureiro & Cardoso, 1987; Marques, 1990; Suguio, 2003). Todavia, alguns estudos apontam para um nível de Total de Carbono Orgânico (TOC) próximo à 44% (Chagas *et al.*, 2009; Mendonça-Filho *et al.*, 2010).

De acordo com sua origem, dois tipos de hidrocarbonetos são encontrados nesses sedimentos (Loureiro & Cardoso, 1987, 1990). O primeiro provém principalmente da decomposição de matéria orgânica por organismos procariotos e algas, que liberam biomarcadores constituídos por estruturas alifáticas (*i.e.*, sem anéis aromáticos). O segundo, ocorre de forma subordinada, sendo composta por hidrocarbonetos aromáticos policíclicos (*i.e.*, com anéis benzênicos) associados à decomposição de matéria orgânica de plantas terrestres (Loureiro & Cardoso, 1987; Loureiro & Cardoso, 1990). Todavia, a formação deste último, também sofre forte influência microbiana, sobretudo na aromatização e perda de seus anéis, que geram os derivados tetracíclicos e pentacíclicos (Loureiro & Cardoso, 1990).

Especula-se que as plantas vasculares responsáveis pelo querogênio, seriam originárias dos entornos do paleolago que, ao serem transportadas para o corpo d'água teriam sido decompostas em um ambiente anóxico e com ajuda de micro-organismos (Veiga, 2009).

Com relação ao conteúdo paleontológico, a Bacia de Taubaté como um todo apresenta uma diversidade de fósseis muito grande, que inclui plantas, icnofósseis, vertebrados e invertebrados (Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2002a, 2002b; Ribeiro, 2010). Os icnofósseis desta unidade compreendem pistas de anelídeos, pedotúbulos (icnogênero provocado por raízes de vegetais) e diversos coprólitos de peixes e tetrápodes. Deste último, destacam-se os coprólitos atribuídos a crocodilos e aves (Castro *et al.*, 1988a, 1988b; Carvalho & Fernandes, 1989). Por meio de análises comparativas entre fósseis de vertebrados (mamíferos) de outras regiões, de estudos com palinórfos e microfósseis, a idade da Formação Tremembé está situada entre o Oligoceno Superior e Mioceno Inferior (entre ~28.1 Ma à ~15.97 Ma) (Paula-Couto & Mezzalana, 1971; Lima *et al.*, 1985). Diferentemente da Formação Tremembé, que possui uma diversidade grande de organismos, outras formações da bacia apresentam uma diversidade compativamente baixa. Todavia, a Formação Pingamonhangaba é responsável pelo registro de caules e impressões de plantas (Riccomini *et al.*, 1991).

A última unidade da fase sin-tectônica é constituída por sedimentos siliciclásticos da *Formação São Paulo*, formada basicamente por arenitos com intercalações de lamitos originados de um sistema fluvial meandrante. Apesar de também ter sido formada durante o Oligoceno, esta unidade está limitada somente à porção sudoeste da Bacia de Taubaté, estendendo-se até a Bacia de São Paulo (Riccomini *et al.*, 1996).

2.2.1.2. Fase Neo-tectônica

Representada por um sistema fluvial meandrante e referente a porção central da Bacia de Taubaté, a *Formação Pindamonhangaba* encontra-se acima das camadas oligocenas. Esta unidade é constituída basicamente por arenitos argilosos, areias finas e médias, siltitos e conglomerados. Apesar de não ser possível estabelecer uma idade precisa, uma vez que os sedimentos por natureza não são susceptíveis à preservação de microfósseis, estima-se que a deposição nesta unidade se iniciou durante o Neógeno. Presume-se que sua idade mínima seja do Pleistoceno, com suas camadas mais antigas sendo recobertas pelos sedimentos quaternários sobrejacentes e relativas à próxima unidade, que sugere também o início de período de maior calma tectônica (Riccomini *et al.*, 1991).

Por fim, os depósitos quaternários são representados por sedimentos siliciclásticos depositados tanto no Pleistoceno como no Holoceno durante uma relativa calma tectônica, marcada por processos erosivos subsequentes.

3. MELANINA E MELANOSSOMOS: CARACTERÍSTICAS E O REGISTRO FÓSSIL

3.1. Origem e função das melaninas

Da mesma maneira que os integumentos (e.g. peles, penas e pêlos) surgiram como meios de proteção, a pigmentação muito provavelmente surgiu com essa mesma função. Todavia, sua origem parece ser mais antiga, ocorrendo inicialmente em organismos mais simples como bactérias e eucariotos unicelulares. Além disso, considera-se que os padrões de coloração tenham surgido como uma exaptação durante o advento da melanização e com função inicialmente protetora (Zhang *et al.*, 2014). Este evento provavelmente aconteceu durante ou um pouco antes do Cambriano, que é caracterizado pela alta presença de oxigênio livre (O₂) produzidas pelas esteiras microbianas. Apesar desse elemento ser considerado como um dos gatilhos da explosão do Cambriano (Zhang *et al.*, 2014), em grandes concentrações, ele torna-se tóxico, sobretudo através de espécies reativas de oxigênio (ROS). Desse modo, é muito provável que a melanização tenha surgido como provável fonte de proteção, neutralização do ROS através de seus radicais livre e da grande quantidade de ligações duplas (Decker & van Holde, 2010).

Além da função protetora, os pigmentos são responsáveis pelos padrões de coloração do integumento, sobretudo de vertebrados (Hadley, 1972). Dentre todos, as aves são os que exibem maior variedade de tons, proporcionadas basicamente por cinco classes de pigmentos, os carotenóides, a esfenicina, melanina, porfirina e psittacofulvina (Thomas *et al.*, 2013). A coloração de penas ocorre basicamente de duas formas; através da deposição dos pigmentos em ultraestruturas denominadas melanossomos (para o caso da melanina), ou pelo arranjo estrutural das camadas de β -queratina e/ou de melanossomos que também podem apresentar uma estrutura interna oca (Eliason *et al.*, 2013; McNamara, 2013).

3.2. Melaninas e melanossomos: síntese, características e propriedades

Apesar da melanina ter sido amplamente estudada, por sua grande diversidade, síntese, composição química, distribuição em organismos, funções, entre outras; a estrutura química desse biocromo ainda não foi bem caracterizada (Ito, 2003). De acordo com sua gênese e constituição química, é possível dividi-las em quatro classes básicas: (i) eumelanina, (ii) feomelanina, (iii) neuromelanina; e, (iv) piomelanina. Além de distinguirem na distribuição

nos organismos, também diferem-se em sua síntese. A piomelanina por exemplo, somente é encontrada em organismos procariotos, sobretudo a bactéria *Pseudomonas aeruginosa* (Yabuuchi & Ohya, 1972; Arai *et al.*, 1980). Por outro lado, a distribuição da neuromelanina ocorre apenas no tecido encefálico de primatas superiores (Bush *et al.*, 2006).

De um modo geral, a síntese das melaninas é complexa e ocorre por diferentes vias, que produzem tipos distintos desse pigmento (Césarini, 1996; Riley, 1997; Rocha & Moreira, 2007). Quimicamente, as eumelaninas possuem um peso molecular variável, sendo marcadas por possuírem em sua estrutura molecular o polímero indolequinona (indole-5, 6-quinona) (Fig. 3.1). Por outro lado, as feomelaninas possuem um peso molecular baixo, e por estarem associadas ao elemento S, são caracterizadas por dímeros ou trímeros de quinona-imina. Além disso, por serem compostos bastante estáveis, as melaninas são resistentes à síntese da lise enzimática provocada pelos micro-organismos (Césarini, 1996; Riley, 1997) e pela degradação por leucócitos (Wasserman, 1965).

Riley (1997) notou que as melaninas com grandes níveis de indolequinona apresentam uma aparência mais escura, uma vez que possuem grupos de carbonila em sua estrutura, cuja característica marcante é em absorver fortemente a porção vermelha do espectro luminoso. Além disso, as melaninas são foto-oxidativas, atuando no deslocamento de elétrons entre as metades do polímero e, por consequência, produzindo radicais livres de semi-quinona. Esta reação de redução de um ou dois elétrons, produz radicais super-oxidados (Riley, 1997).

Apesar de complexa, é possível resumir a síntese da melanina (Fig. 3.1), que se inicia com o estímulo da radiação ultravioleta. Que causa a produção de foto-produtos que liberam diversos sinais autócrinos e parácrinos, que por sua vez, incitam o hormônio proopiomelanocortina (POMC) a estimular os melanócitos. A partir daí, ocorre a hidroxilação do aminoácido tirosina pela enzima tirosinase. Transformando-a em dihidroxifenilalanina (DOPA). A tirosinase reage novamente com a DOPA, oxidando e transformando-a em DOPAquinona. Neste momento, ocorre a dismutação da DOPAquinona que produz a DOPAcisteína e o DOPAcromo. Quando o metabolismo da DOPAcisteína ocorre, a feomelanina é produzida, por outro lado, a geração da eumelanina ocorre quando o DOPAcromo sofre reações que resultam em duas vias distintas, mas que produzem um mesmo biocromo. Nestas duas vias, a enzima DOPAcromo-tautomerase (DCT) causam a isomerização e oxidação do DOPAcromo, convertendo em 5,6-diidroindol (DHI) e em ácido 5,6-diidroindol-2-carboxílico (DHICA). Novamente, a tirosinase e a DHICA-oxidase

(TYRP-1) catalisa o DHICA transformando-o em ácido indole-2-carboxílico-quinona. Por outro lado, a TRP-1, catalisa o DHICA dando origem ao polímero indole-5, 6-quinona (indolequinona). Como produto do ácido indole-2-carboxílico-quinona e da indolequinona, tem-se o polímero característico da eumelanina (Césarini, 1996; Riley, 1997; Rocha & Moreira, 2007; Wasmeier, 2007).

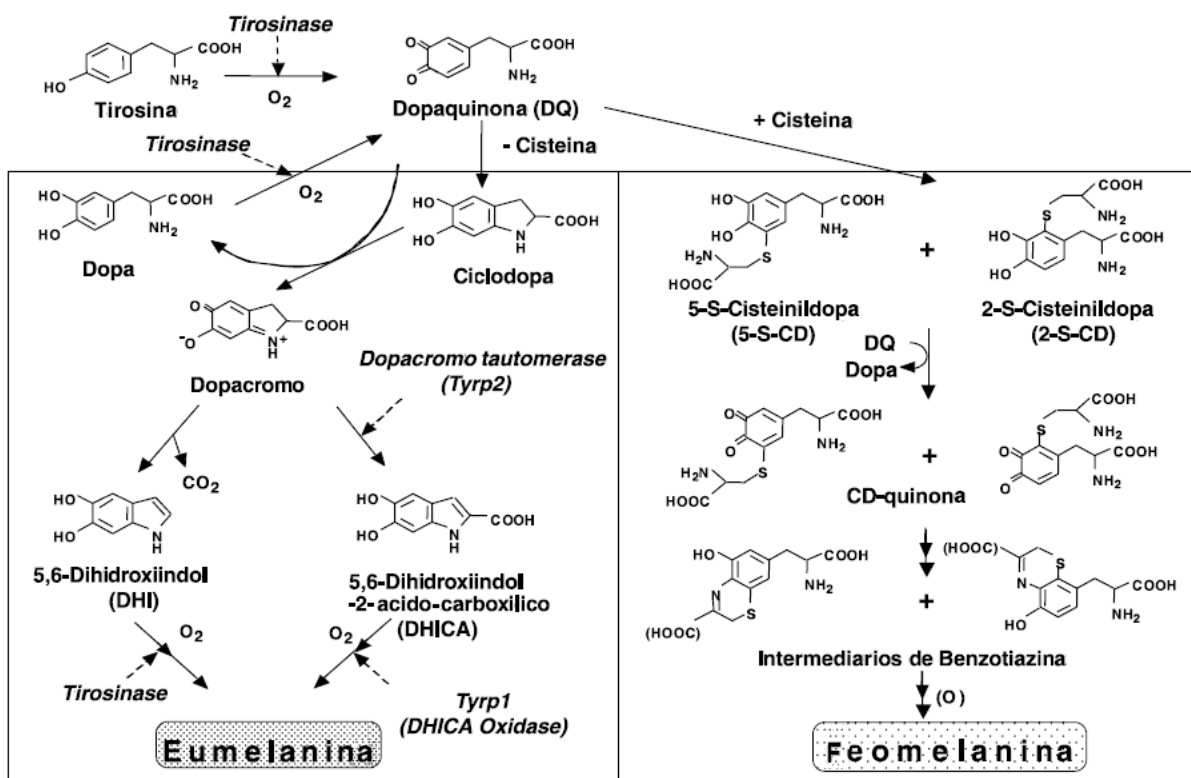


Figura 3.1. Síntese e composição química dos tipos de melanina. Extraído e modificado de Ito (2003).

Diferente dos demais tipos de melanina, a neuromelanina é composta pela combinação de dois tipos de melaninas, onde cerca de 75 a 80% de é constituído por eumelanina e 20 a 25% de feomelanina. Assim, por tratar-se de uma “quimera”, acredita-se que sua estrutura seja formada por um núcleo de feomelanina e uma superfície predominantemente de eumelanina (Bush *et al.*, 2011).

De um modo geral, a melanina possui um grande potencial quelante com os elementos organometálicos, que ocorre através de suas funções aniônicas que possuem relação com grupos funcionais carboxilas (-COOH) e hidroxilas desprotonadas (-OH⁻). Os tecidos queratinosos de coloração escura, em geral, estão associados à grandes concentrações de Cu²⁺ e Zn²⁺, sendo este último, o principal elemento. Além destes, os íons de metais S²⁻ e Ca²⁺

também possuem grande afinidade sendo os quelatos que possuem maior atração e, por isso, ocorrem com maior frequência em sua estrutura molecular (Horčíčko *et al.*, 1973; Césarini, 1996; Riley, 1997).

As melaninas ocorrem embebidas nos integumentos sob a forma de grânulos (melanossomos), cujo o tamanho e forma varia de acordo com sua gênese e deposição do tipo de melanina sintetizada (Raposo & Marks, 2007; Wasmeier *et al.*, 2008).

Assim como a estrutura molecular da melanina não ser bem caracterizada, existem poucas informações disponíveis sobre as ultraestruturas internas dos melanossomos (Akazaki *et al.* 2014; Straker, 2016). Alguns estudos sugerem que a superfície dos melanossomos da íris humana possuem ultraestruturas tridimensionais e irregulares, com dimensões de dezenas de nanômetros. Contudo, outros apresentam evidências de que a eumelanina dos pré-melanossomos são constituídas por fibras longitudinais em zigue-zague, com retículos que ocorrem a cada 20 nm (Akazaki *et al.*, 2014). Todavia, uma vez que se considera que a melanina preenche essas estruturas, é possível que algumas subestruturas com tamanhos entre 0.03 a 0.06 μm e identificadas no interior e na superfície dos melanossomos representem os polímeros desse biocromo (Gorniak *et al.*, 2014).

Uma vez que os melanossomos são responsáveis pela síntese da melanina, e esse pigmento é sensível ao pH (Wakamatsu *et al.*, 2017), o equilíbrio interior destas estruturas é essencial para as atividades da tirosinase e, possivelmente, este potencial seja controlado pela proteína de membrana P-proteína (Rocha & Moreira, 2007). De acordo com sua característica morfológica e ao tipo de melanina armazenada, os melanossomos podem ser divididos em dois grupos: (i) os *eumelanossomos* são organelas com formato de bastonete, responsáveis por sintetizar e armazenar a eumelanina e conferem a coloração azulada, verde, preto e iridescente; (ii) os *feomelanossomos* são esféricos ou subesféricos produzindo a feomelanina, que produz coloração acastanhada, avermelhada e amarelada. Apesar de sua morfologia variar, a dimensão dessas organelas é bastante regular, variando entre 0.2 a 2 μm (Wesmaier *et al.*, 2008).

A biossíntese do melanossomo (Fig. 3.2), ocorre nos melanócitos que, são células dendríticas especializadas em produzir a melanina. Assim, a síntese dos melanossomos pode ser dividida em quatro estágios, sendo os dois primeiros marcados pela ausência de pigmentos. Inicialmente, o pré-melanossomo tem a função de produzir diversas estrias em seu interior, caracterizando o estágio I, pelo qual o pré-melanossomo é composto basicamente

pelas fibrilas protéicas intraluminais e pela presença das proteínas Pmel-17, que atuam como uma estrutura fundamental na formação das fibrilas protéicas (estrias). Contudo, elas só se completam no estágio II, caracterizado pelo início da síntese da melanina. No estágio III, a enzima tirosinase originada no complexo de Golgi, é depositada nos melanossomos em conjunto com a proteína TRP1 e o DCT. Neste momento, a síntese e deposição da melanina passa a causar o escurecimento e espessamento das membranas dessa organela. Quando a estrutura encontra-se totalmente escurecida, o melanossomo finalmente está formado, caracterizando assim, o estágio IV (Dell'Angelica, 2003; Raposo & Marks, 2007; Wasmeier *et al.*, 2008). Após formado, os melanossomos são excretados pelos melanócitos para a membrana plasmática onde são transferidos para os queratinócitos por meios ainda controversos, que pode ocorrer por fusão entre membranas, transferência vesicular, ou fagocitose (que inclui a citofagocitose) (Wasmeier *et al.*, 2008). Este movimento ocorre através de tubos intracelulares, que se estendem dos compartimentos lisossômicos dos melanócitos (Haugarvoll *et al.*, 2006). Um estudo de melanossomos da retina do peixe-zebra (*Danio rerio*) sugere que a inibição da formação dos eumelanossomos também pode inibir o transporte dessas estruturas, interferindo diretamente no formato e distribuição dessas estruturas (Burgoyne *et al.*, 2015).

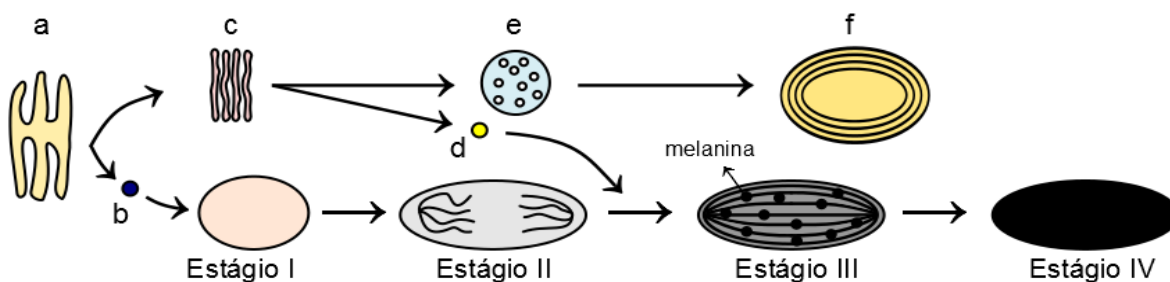


Figura 3.2. Modelo da síntese dos melanossomos e dos lisossomos. Na porção superior, estão presentes seus respectivos estágios e, na porção inferior (em letras), alguns dos elementos relacionados à formação. Legenda: (a) Reticulo endoplasmático; (b) Pmel-17; (c) Complexo de Golgi; (d) Tirosinase; (e) endossomo; e, (f) lisossomo. Extraído e modificado de Dell'Angelica (2003).

Embora os melanossomos possuam em geral uma dimensão média de $\sim 1.1 \mu\text{m}$, estruturas com tamanhos entre 2 a 5 μm com características estruturais e químicas semelhantes às primeiras, são consideradas como *macromelanossomos*. Em geral, essas estruturas estão relacionadas à doenças de pele, como o melanoma e os lentigos (Ohmuro *et al.*, 1993; Sethi *et al.*, 2014), e apesar de serem bastante similares aos melanossomos comuns,

sua origem é controversa. Possivelmente essas estruturas se originam da formação de vacúolos anormais dilatados pela acumulação de inúmeros corpos vesiculoglobulares, onde os melanossomos normais seriam incorporados e se degradariam (Nakagawa *et al.*, 1984).

Assim como a melanina, a estrutura química dos melanossomos é constituída de grandes concentrações de Cu^{2+} e Zn^{2+} . Quando comparados entre si, estes elementos são encontrados em proporções maiores nos melanossomos, e com quantidade que varia entre duas a quatro vezes mais de Cu^{2+} e, três a cinco de Zn^{2+} . Em conjunto, melanina e melanossomos, a concentração de Zn^{2+} chega a ser 10 vezes maior que de Cu^{2+} (Horčíčko *et al.*, 1973). O alto nível de Cu^{2+} está relacionado à enzima catalisadora o-difenila oxidase e, de Zn^{2+} é considerada desconhecida, visto que este elemento não pertence à composição química dos melanossomos. Sua existência é atribuída a possível função de troca de cátions durante a melanogênese (Horčíčko *et al.*, 1973).

3.3. O registro fóssil da melanina e melanossomos

Com o avanço da tecnologia, sobretudo das técnicas de microscopia eletrônica, diversos aspectos microestruturais de fósseis passaram a ser conhecidos e estudados sobre o ponto de vista taxonômico e tafonômico (Schweitzer *et al.*, 2008). Devido a este avanço, fósseis como dentes e supostos tecidos mole, passaram a ser investigados utilizando essa técnica, rendendo informações significantes e desconhecidas da paleobiologia de animais extintos (Schweitzer *et al.*, 2008; Jackson *et al.*, 2009; Feng *et al.*, 2016). Contudo, o registro de melanossomos fósseis é recente, e iniciado com o trabalho seminal de Vinther *et al.* (2008), seguido por Vinther *et al.* (2010).

No início da década de 1980, cientistas alemães começaram a investigar a preservação de tecidos moles presentes em diversos táxons. Ao estudar os fósseis sideritizados e incarbonizados da Formação Messel na Alemanha, Wuttke (1983) identificou estruturas com formatos esféricos e em bastonetes, com dimensões entre 0.3 a 1.5 μm , limitadas somente na porção dos tecidos moles. Também foram identificados agrupamentos destas estruturas com tamanhos estimados entre 5 a 10 μm de diâmetro. Diante deste cenário, Wuttke (1983) concluiu que por apresentarem afinidades morfológicas, essas estruturas representariam fósseis de bactérias decompositoras, que teriam precipitado a siderita em suas membranas, consolidando-se e preservando a forma original. Surgiu assim, a “hipótese das bactérias autolitificadas” (HBA). Estudos posteriores deram suporte à HBA (Franzen, 1985; Liebig *et al.*, 1996), encontrando essas estruturas em fósseis de diversos depósitos e idades, como por

exemplo, em penas e tecidos de aves (Davis & Briggs, 1995, 1998), dinossauros (Briggs *et al.*, 1997), répteis marinhos (Martill, 1987), peixes (Martill & Wilby, 1994), entre outros.

Por muito tempo prevaleceu esta hipótese, até que Vinther *et al.*, (2008) compararam ultraestruturas de penas atuais e fósseis, além de pesquisas sobre olho de uma ave fóssil da Formação Fur do Eoceno da Dinamarca. Como resultado, esses autores reinterpretaram as estruturas de bastonetes como melanossomos fossilizados, e estudando outros fósseis, Glass *et al.* (2012, 2013) examinaram estruturas esféricas em sacos de tinta de cefalópodes fósseis. A comparação com exemplares atuais, e através de análises geoquímicas, permitiram identificar a melanina, reconhecendo essas estruturas como eumelanossomos fósseis (Glass *et al.*, 2012, 2013). Após essa nova evidência, diversos grupos de pesquisa passaram a reinterpretar o tecido mole de alguns organismos, além de identificá-los em outros que ainda eram desconhecidos. E por meio das análises estatísticas dos tamanhos e formas dessas estruturas, os padrões de coloração de animais extintos começaram ser inferidos (Dance, 2016) em dinossauros não-avianos e avianos (Clarke *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2010; Vinther *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2010; Carney *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2012; Manning *et al.*, 2013; Lindgren *et al.*, 2015a, 2015b; Vinther *et al.*, 2016; Peteya *et al.*, 2017), tartarugas, mosassauros e ichtyossauros (Lindgren *et al.*, 2014), serpentes (McNamara *et al.*, 2016b) e insetos (McNamara, 2013). Outros trabalhos foram mais além, sugerindo através da presença dos melanossomos, os aspectos relacionados a fisiologia (Li *et al.*, 2014; Peteya *et al.*, 2014) e acuidade visual de peixes do Paleozoico e Mesozoico (Lindgren *et al.*, 2012; Tanaka *et al.*, 2014; Clements *et al.*, 2016; Gabbott *et al.*, 2016).

Apesar de haver grande semelhança morfológica, o tamanho dos melanossomos sobrepõe as de algumas bactérias cocoides e baciliformes (Williams *et al.*, 1990), por isso, alguns pesquisadores passaram a contestar as identificações dessas estruturas (McNamara, 2013; Edwards *et al.*, 2014; Moyer *et al.*, 2014; Lindgren *et al.*, 2015a; Schweitzer *et al.*, 2015; Iniesto *et al.*, 2016; Lindgren, 2016). Para esses pesquisadores, somente através de estudos geoquímicos que é possível interpretar tais estruturas, estabelecendo assim, a “*hipótese dos melanossomo-micróbios*” (HMM) ou “*hipótese dos micróbios ubíquos*” (HMU) (Moyer *et al.*, 2014). A partir daí, diversos estudos passaram a se dedicar também na caracterização química e na identificação de biomarcadores de melanina em conjunto com análises de microscopia (Barden *et al.*, 2011; Wogelius *et al.*, 2011; Lindgren *et al.*, 2012; Field *et al.*, 2013; Glass *et al.*, 2013; Manning *et al.*, 2013; Simpson *et al.*, 2013; Vitek *et al.*,

2013; Barden *et al.*, 2015; Colleary *et al.*, 2015; Egerton *et al.*, 2015; Lindgren *et al.*, 2015a, 2015b; Clements *et al.*, 2016; Edwards *et al.*, 2016; Gabbott *et al.*, 2016; McNamara *et al.*, 2016a; Pan *et al.*, 2016; Gren *et al.*, 2017; Peteya *et al.*, 2017). Além disso, experimentos de maturação passaram a ser realizados com o intuito de verificar o comportamento de penas e suas ultraestruturas, sob as diversas condições diagenéticas, como pressão e temperatura (McNamara *et al.*, 2013; Colleary *et al.*, 2015; Moyer *et al.*, 2016). Com exceção de um estudo com resultado indeterminado (Barden *et al.*, 2015), todos esses trabalhos identificaram a presença de supostas moléculas de queratina e melanina, mesmo quando os melanossomos não estavam presentes (preservação por molde externo).

Como é possível observar, o registro fóssil de melanossomos é recente, os avanços na área tem demonstrado cada vez mais que a preservação dessas estruturas são mais comuns em comparação com os de micro-organismos procariotos (Vinther, 2015a). Por outro lado, evidências de bactérias fósseis indicam que sua preservação exige circunstâncias excepcionais, como gradiente geoquímico e mudança diagenéticas branda (Vinther, 2015b).

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1. Material Examinado e Procedência

As amostras de penas fósseis estudadas são oriundas das formações Crato (Bacia de Araripe) e Tremembé (Bacia Taubaté), e todas as referidas a seguir, estão depositadas na Coleção Paleontológica do IGc-USP sob o acrônimo '2E' (vertebrados fósseis):

1. Três amostras da Bacia do Araripe (Formação Crato):
 - i. Amostras GP/2E-7853, GP/2E-7854, GP/2E-8771;
2. Três amostras da Bacia de Taubaté (Formação Tremembé):
 - i. Amostras GP/2E-8125, GP/2E-8126 e GP/2E-8127.

4.2. Taxonomia

Análises taxonômicas foram realizadas com intuito de identificar os fósseis estudados e auxiliar na tafonomia física e molecular. Detalhes sobre a taxonomia encontram-se em Prado *et al.* (2016a, 2016b, Apêndices A e B).

4.3. Petrografia (matriz de GP/2E-8771 e GP/2E-7853)

Uma vez que GP/2E-7853 e GP/8771 estão contidas em matrizes representativas de duas fácies (cinza e bege, respectivamente), duas lâminas delgadas (30 µm) destas amostras foram confeccionadas para a caracterização e comparação, corroborando dados geoquímicos adquiridos anteriormente. Procurou-se descrever o arcabouço, textura, cimentação e mineralogia da matriz em que dois fósseis estão preservados. Ambas as lâminas não foram recobertas por lamínulas e as análises petrográficas foram realizadas no Laboratório de Petrologia Sedimentar do IGc-USP, utilizando um microscópio óptico Carl Zeiss Axioplan acoplado com câmeras CCD Sony XC e software Leica Qwin.

4.4. Paleometria: Análises Geoquímicas e de Microscopia Eletrônica de Varredura

Atualmente, a aplicação de técnicas geoquímicas e microscopia eletrônica de varredura (MEV) tem se tornado cada vez mais comuns nos estudos paleontológicos. O emprego das análises empregadas estão baseadas nas técnicas não destrutivas que caracterizam os estudos de Paleometria (Riquelme *et al.*, 2009; Delgado *et al.*, 2014). Informações paleobiológicas importantes, como por exemplo, as interações entre organismos (Jackson *et al.*, 2009), detalhes sobre as microestruturas de dentes e suas relações com hábitos alimentares (Feng *et al.*, 2016), além de outros objetivos de pesquisa, muitas vezes só são

obtidos por meio dessas técnicas.

O emprego de técnicas analíticas é fundamental, pois são ferramentas essenciais no estudo dos processos de preservação, sobretudo de fósseis excepcionalmente conservados (Briggs & Summons, 2014). Como resultado, a realização desses procedimentos pode proporcionar melhor conhecimento sobre o paleoambiente e paleobiologia de organismos extintos (Schweitzer *et al.*, 2008).

Uma vez que muitas destas análises são longas e caras, apenas três amostras foram selecionadas, sendo duas da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853), e uma, da Formação Tremembé (GP/2E-8125).

4.4.1. Microscopia Eletrônica de Varredura Ambiental (MEV) e Espectroscopia de Energia Dispersiva (EDS)

As três amostras foram analisadas e mapeadas por essas duas técnicas enfocando as porções da matriz e do fóssil e suas composições elementares (Anexo A, Tab. 10.1; Anexo B, Fig. 10.1), e sem nenhum tipo de tratamento. Foram colocadas em um bloco de alumínio especial para amostras fósseis e projetado pelos técnicos do laboratório de MEV, utilizando o equipamento ESEM FEI Quanta 650 FEG com baixo vácuo, voltagens variadas (entre 5 a 10 kV) e distância de trabalho entre 7.9 a 10 mm. Os elementos foram identificados usando o EDS. Todas as análises foram realizadas no Laboratório Nacional de Nanopotecnologia do Centro Nacional de Pesquisa em Energia e Materiais (LNNano-CNPEM) (Projetos SEM-18363 e SEM-20098).

4.4.2. Fluorescência de Raios-X de Luz Síncrotron (SR- μ XRF)

Agregado aos procedimentos não destrutivos, a Fluorescência de Raios-X (XRF) permite a obtenção dos dados elementares presentes nas amostras, bem como sua concentração e distribuição (Bergmann *et al.*, 2010, 2012). Apesar de algumas diferenças sutis, as medidas de XRF são obtidas basicamente sob o mesmo princípio, a excitação de elétrons pela ionização e captação de radiação (fótons) por um detector oblíquo à amostra. Enquanto o equipamento de XRF de bancada (μ XRF) realiza medidas pontuais de frações de uma amostra, a Fluorescência de Raios-X de Luz Síncrotron (SR- μ XRF) permite realizar um mapeamento elementar, possibilitando observar as distribuições e concentrações dos elementos de interesse. Além disso, por sua propriedade física, o SR- μ XRF é mais sensível a quantidades mais baixas (elementos traço), que por vezes, são imperceptíveis pelo μ XRF

(Bergmann *et al.*, 2012).

Sua aplicação na paleontologia está relacionada essencialmente ao estudo da fossilização (Gueriau & Bertrand, 2015), e com relação ao estudo de pigmentos fósseis, na verificação dos elementos químicos *in situ*. O SRS- μ XRF também serve para a identificação de alguns metais, como o Ca^{2+} , Co^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} e, o Zn^{2+} (Wogelius *et al.*, 2011; Edwards *et al.*, 2016). A melanina, sobretudo a eumelanina, possui grande afinidade iônica com esses metais, e alguns complexos organometálicos podem possuir esses íons (Wogelius *et al.*, 2011). Wogelius *et al.* (2011) sugerem que através da presença desses elementos, é possível observar a distribuição da melanina — ainda que sob a forma de traços — mesmo quando melanossomos não estão preservados fisicamente (*i.e.*, preservação por molde externo).

As análises foram feitas com o feixe branco com filtros de Ferro 3 e Ferro 6, com colimador de 1 mm, distância das amostras do detector de 5 mm, e com corrente e tempo morto, variáveis. O mapeamento foi realizado no modo *Flyscan*, onde uma área de 508.4 mm² (GP/2E-8771) e 200.2 mm² (GP/2E-7853) utilizando respectivamente 70 e 40 μm de passo. Os mapas foram posteriormente tratados utilizando os softwares *QXAS* e *Origin*; os menos representativos foram desconsiderados.

4.4.3. Espectroscopia Raman (RS)

A Espectroscopia Raman (RS) é baseada na dispersão não-elástica dos compostos moleculares, através da emissão de um feixe de laser monocromático, que libera um fóton que transfere energia e *momentum* para a amostra. O detector do instrumento identifica os diversos tipos de movimentos entre os átomos (*e.g.*, simétrico ou assimétrico), disponibilizando assim, um espectro cujo deslocamento das bandas, corresponde às ligações moleculares (Lobo *et al.*, 2005; Faria & Lopes, 2007; Schweitzer *et al.*, 2008; Schwartz, 2011). Além das propriedades químicas das amostras, observa-se que o comprimento de onda do feixe também influencia na forma como as moléculas interagem. Diferentemente dos óxidos, hidróxidos e sulfetos de ferro, os compostos carbonosos, em geral (incluindo os pigmentos melanina e carotenoides), apresentam espectros em comprimentos de onda maior que 1000 nm (Pócsik *et al.*, 1998; Ferrari & Robertson, 2000, 2001; Lobo *et al.*, 2005; Faria & Lopes, 2007).

Todas as medidas foram realizadas com os equipamentos micro-Raman InVia Renishaw com um sensor CCD acoplado e com duas linhas de laser (785 nm e 633 nm). Para

alcançar os parâmetros mais desejados, foram realizados diversos testes utilizando variáveis diferentes. Os espectros foram obtidos utilizando o software WIRE e tratados através do programa *Origin 8.0*. Para efeito comparativo, foram utilizados padrões obtidos experimentalmente (e.g., melanina *in vivo* (sintetizados por Archeas), grafite, carvão, óxidos de ferro e calcita), extraídos do banco de dados *online RRUFF Project* (<rruff.info>; RRUFF, 2014) e, de dados da literatura. Além dos espectros, foi realizado mapeamento de aproximadamente 1 mm² com o intuito de obter informação sobre a distribuição dos compostos na amostra (Anexo B, Fig. 10.2). Os equipamentos utilizados encontram-se no Instituto de Química da Universidade de São Paulo (IQ-USP) e Laboratório Nacional de Luz Síncrotron do Centro Nacional de Pesquisa em Energia e Materiais (LNLS-CNPEN), sendo este último, ligado ao Núcleo de Astrobiologia do Instituto de Astronomia Geofísica e Ciências Atmosféricas da Universidade de São Paulo (IAG-USP) (Projeto FAPESP 12/18936-0).

4.5. Identificação e Medidas de Ultraestruturas

As identificações basearam-se nas informações disponíveis na literatura, onde foram consideradas a morfologia das ultraestruturas e sua ocorrência na amostra. Para fins de comparação e análise estatística descritiva (Anexo C), foram realizadas medidas da dimensão das ultraestruturas de forma arbitrária (*i.e.*, sem tamanhos e formas pré-definidas), determinando as duas dimensões (comprimento x largura). As medidas foram feitas utilizando o software *ImageJ* (<<https://imagej.nih.gov/ij/>>), medindo sempre a partir do eixo de maior tamanho (*i.e.*, comprimento), seguido de uma seção perpendicular e de menor eixo (*i.e.*, largura). Após aferidas, foi aplicado e gerado gráficos de regressão linear e, os tamanhos das estruturas foram comparadas por meio do coeficiente de correlação (Capítulo 6, Anexos C e D) utilizando o banco de dados de melanossomos de Li *et al.* (2012). Todo tratamento estatístico e geração dos gráficos foram feitos utilizando os softwares *LibreOffice Calc* e *Origin 8.0*.

5. RESULTADOS

5.1. Taxonomia e Tafonomia Física

Os aspectos relativos à taxonomia e tafonomia física das amostras estudadas foram publicadas (Prado *et al.*, 2016a, 2016b) e encontram-se nos Apêndices A e B.

5.2. Petrografia (matriz das amostras da Formação Crato)

De um modo geral, as seções delgadas das matrizes de GP/2E-8771 e GP/2E-7853 apresentam texturas similares entre si, com algumas diferenças locais e sutis (Fig. 5.1, A-D) e seguem as mesmas características já descritas por outros autores (Mabesoone, 1986; Neumann *et al.*, 2003; Martill *et al.*, 2007, 2008; Heimhofer *et al.*, 2010; Rodrigues, 2015; Catto *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017).

As matrizes são suportadas por grãos angulares e subangulares de calcita microcristalina (>90%), com baixa ocorrência de microfósseis (<5%) e ausência de *pellets*, bioturbação, oólitos e intraclastos. Contam com cimentação de argilominerais e calcita criptocristalina (Heimhofer *et al.*, 2010; Folk, 1980), com raros microporos e fraturas preenchidas por espato (Fig. 5.1, C e D).

Em ambas as amostras, intercalações de lâminas claras e escuras descontínuas e ocasionalmente anastomosadas, ocorrem seguindo o plano de acamamento. Enquanto as primeiras são constituídas por cristais de calcita espática, a composição da segunda varia entre as amostras. Em GP/2E-8771 as laminações são de coloração acastanhada com presença de argilominerais e matéria orgânica, e em GP/2E-7853, a coloração é avermelhada (ou alaranjada) e formadas por filmes de óxido hidróxido de ferro (Fig. 5.1, A-D).

A presença de minerais de pirita e óxidos-hidróxidos de ferro disseminados, podem ocorrer de forma isoladas (euédricas) ou agrupadas (em frambóides) (Fig. 5.1, E-F) e, o conteúdo fóssil é constituído somente por ostracodes. Esses fósseis em geral, estão fortemente compactados, e o tecido interno é preenchido por micrita, óxidos de ferro ou calcita espática. As valvas, por sua vez, estão substituídas por óxido de ferro (Fig. 5.2, A-F).

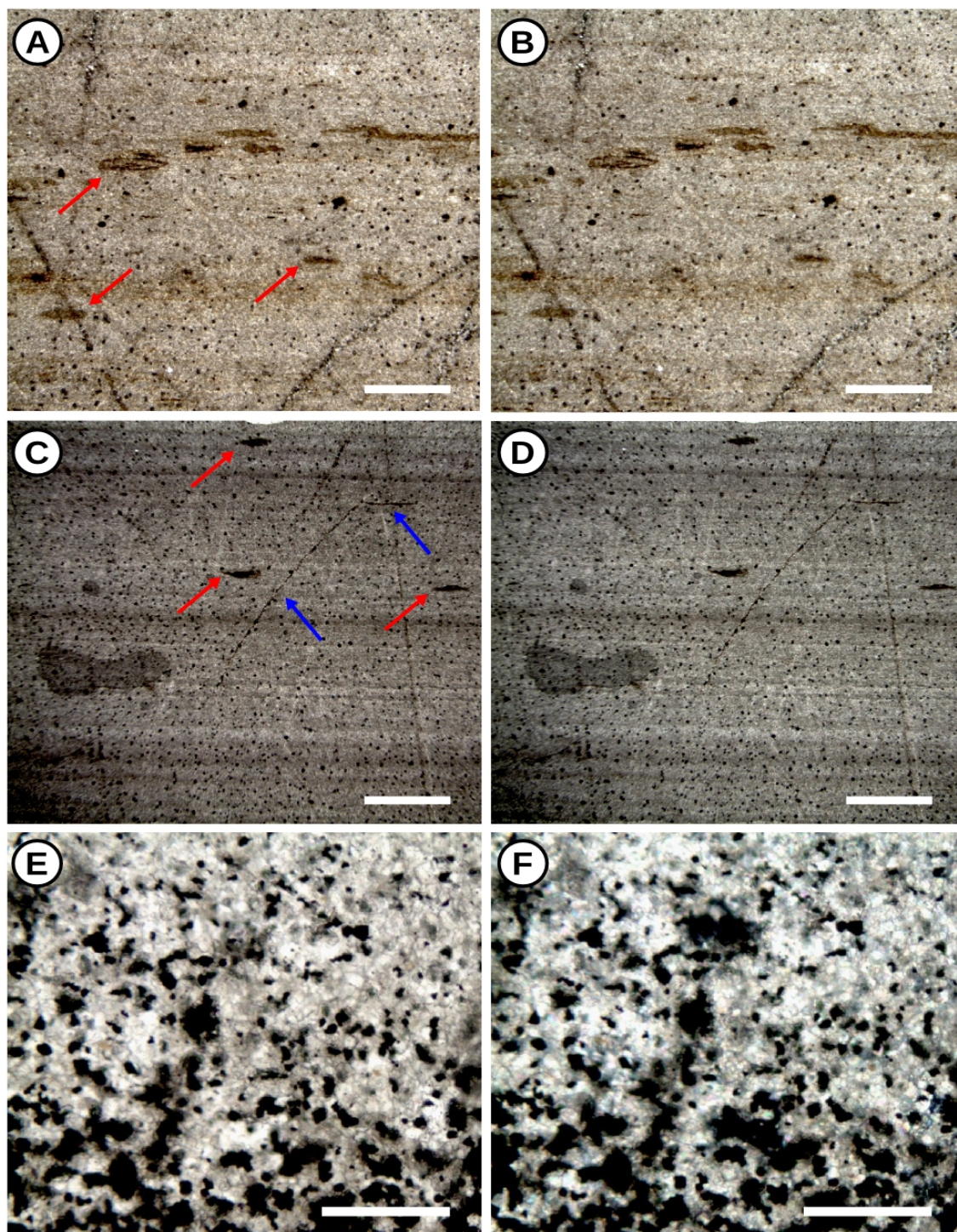


Figura 5.1. Lâminas delgadas das matrizes das penas fósseis da Formação Crato. (A) Amostra GP/2E-7853 apresentando intercalação de lâminas avermelhadas e claras, com ocorrência de alguns microfósseis (setas vermelhas). (B) Figura (A) com nicóis cruzados. (C) A amostra GP/2E-8771, também apresenta intercalações com ocorrências de ostracodes (setas vermelhas) e microfraturas (seta azul). (D) Figura (C) nicóis cruzados. (E) Amostra GP/2E-8771 apresentando calcita espática e pirita (cores pretas). (F) com nicóis cruzados. Pontos pretos arredondados em (A-D), representam contaminação por sujeira durante a confecção das lâminas. Escalas: (A e B) 1 mm; (C-F) 100 μ m.

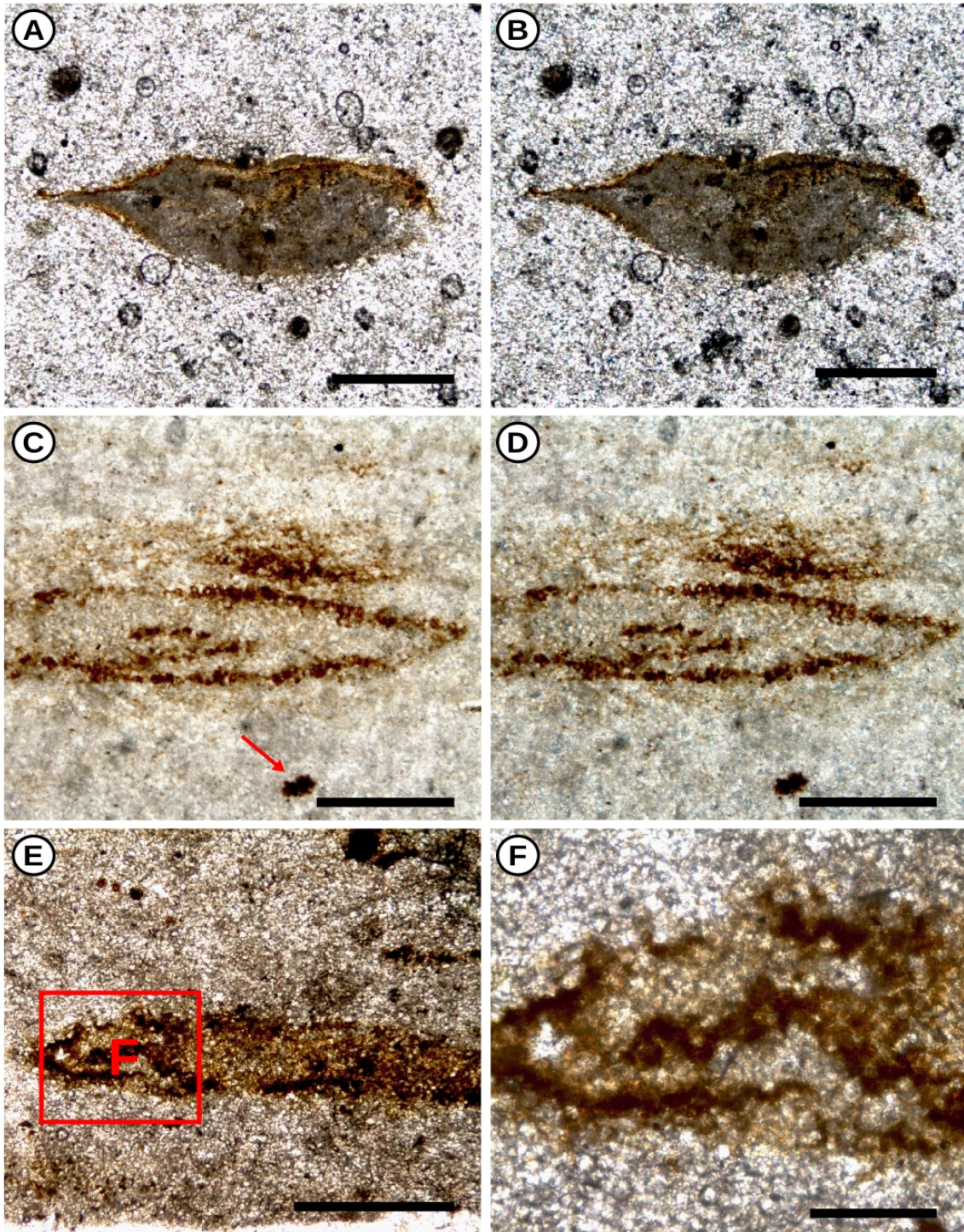


Figura 5.2. Microfósseis das amostras GP/2E-8771 (A-B) e GP/2E-7853 (C-F). (A) e (B) Ostracode com tecido interno preenchido por calcita e a valva por óxido de ferro. (C) e (D) Ostracode com a porção interna preenchida por calcita e concentração de óxido de ferro (seta vermelha). (E) e (F) Ostracode apresentando preenchimento por óxido de ferro na região da valva. (A, C e E) sem e (B, D e F) com nicóis cruzados. Pontos escuros e redondos em (A) e (B) representam contaminação por sujeira durante a confecção das lâminas. Escalas: (A-E) 200 μ m; (F) 100 μ m.

5.3. Microscopia Eletrônica de Varredura Ambiental (MEV)

5.3.1. Amostras da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853)

Na amostra GP/2E-8771, foram identificadas duas estruturas com características bastante diferentes. Como já observado pela petrografia, a matriz é constituída por cristais que sob o MEV, possuem uma estrutura cristalina romboédrica e poliédrica, com uma superfície plana, arestas bem definidas e dimensão média de $1.656 \mu\text{m} \pm 214$ (área de $3.124.512 \mu\text{m}^2$). Frequentemente são encontradas próximas à região do fóssil (Fig. 5.3, A). Já em GP/2E-7853, as micrografias da matriz da pluma são semelhantes a matriz da amostra anterior, contudo, a superfície dos romboedros exibe uma textura irregular, arestas arredondadas e dimensão média estimada em $4.767 \mu\text{m} \pm 594$ (área de $23.165.669 \mu\text{m}^2$) (Fig. 5.3, D). Partículas amorfas de dimensões nanométricas e semelhantes a pequenos flocos, também ocorrem envolvendo as estruturas e preenchendo espaços vazios.

Em GP/2E-8771, observa-se corpúsculos com formato de bastonete ocorrendo de forma restrita à porção da pena, onde está aparentemente organizado seguindo o sentido das barbas (Fig. 5.3, B). Estas estruturas possuem formatos e tamanho regulares, superfície ligeiramente irregular, dimensão média estimada em $1.389 \mu\text{m} \pm 276$ de comprimento por $277 \mu\text{m} \pm 48$ de largura e, densidade de aproximadamente ~ 75 bastonetes/ $25 \mu\text{m}^2$. Diversos desses corpúsculos estão quebrados em dois ou mais raramente, em três, sem preferência de orientação podendo ocorrer tanto nas pontas quanto na porção mediana. Alguns desses bastonetes, estão imersos em uma estrutura amorfa de tamanho variado (Fig. 5.3, C).

Na região das barbas de GP/2E-7853, pode-se observar apenas sulcos cujo substrato é constituído por estruturas similares às da matriz (Fig. 5.3, E). Também estão presentes corpúsculos esféricos com superfície irregular e estruturalmente sólidos distribuídos de forma aleatória, com diâmetro médio estimado de $1.853 \mu\text{m} \pm 465$ (perímetro de $5.820 \mu\text{m} \pm 0.45$) e esfericidade de 91.2% (Fig. 5.3, F). Embora esferas encontradas nos moldes também estejam presentes na matriz, mas com densidade muito baixa (~ 2 esferas/ $25 \mu\text{m}^2$), a diferença na frequência entre os bastonetes (GP/2E-8771) e essas estruturas, é estimada em 97.3%.

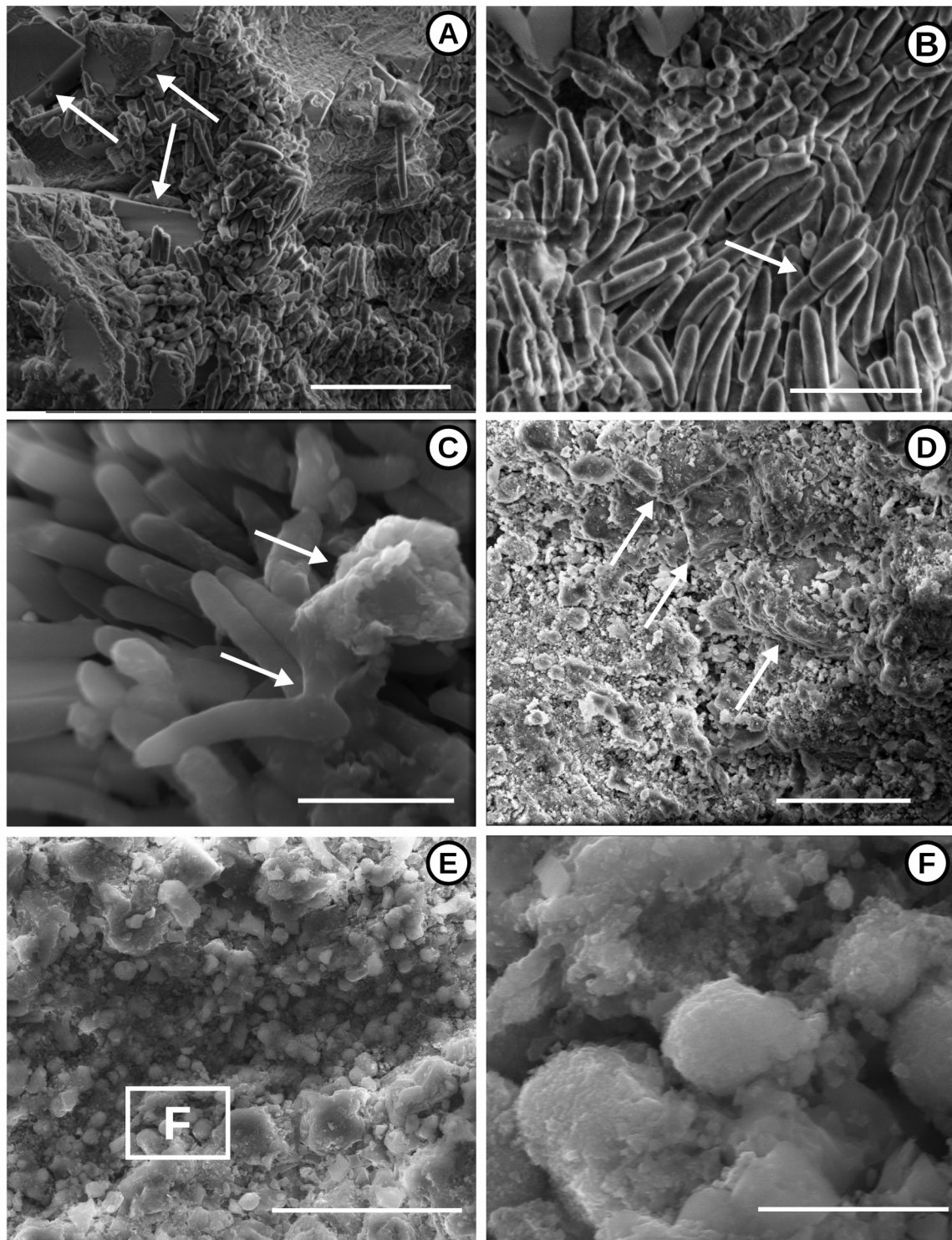


Figura 5.3. Amostras GP/2E-8771 (A – C) e GP/2E-7853 (D – F). (A) Porção da pena com cristais da matriz (setas) que ocorrem ao lado dos bastonetes. (B) Estruturas em formato de bastonete com algumas ocorrências de quebra (seta). (C) Bastonetes ligados e com associação de estruturas amorfas (setas). (D) Matriz de GP/2E-7853 composta por micrita (estruturas em flocos) e romboedros de calcita (setas). (E) Barba da pena representada por um sulco preenchido com cristais da matriz e por microesferas (F). Escalas: (A) 4 μm ; (B) 2 μm ; (C) 1 μm ; (D) 10 μm ; (E) 20 μm ; e (F) 3 μm .

5.3.2. Amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125)

MEV da matriz desta amostra exhibe elementos com hábito placóide, microesferas e estruturas amorfas com textura grumosa. As primeiras são ubíquas, mas com dimensões e morfologias bastante variadas (Fig. 5.4, A). O diâmetro médio das microesferas é de aproximadamente $2.787 \mu\text{m} \pm 273$ (perímetro de $4.379 \mu\text{m} \pm 858$), esfericidade média de 94.2% e, densidade máxima de 4 esferas/ $25 \mu\text{m}^2$. O seu interior é oco, podendo estar intacto ou fragmentado, com superfície lisa (Fig. 5.4, B) e sua espessura é tentativamente estimada em $0.11 \mu\text{m}$. As estruturas com textura grumosa não possuem regularidade de dimensão e envolvendo algumas microesferas.

No fóssil, é possível encontrar corpúsculos com morfologia de bastonetes com superfície ligeiramente irregular, tamanho médio estimado em $1.646 \mu\text{m} \pm 236$ por $275 \mu\text{m} \pm 32$ (área de $\sim 451.924 \mu\text{m}^2 \pm 81.151$), mostrando organização e, densidade estimada em ~ 94 indivíduos/ $25 \mu\text{m}^2$. Também é possível encontrá-las divididas em dois ou mais fragmentos (Fig. 5.4, C-F). Essa divisão, ou quebra, também ocorre sem orientação ou preferência, e outros corpúsculos apresentam apenas sulcos superficiais ou porções comprimidas. Assim como em GP/2E-8771, as estruturas em formato de bastonetes ocorrem restritas à região do fóssil, em grandes concentrações. A distribuição desses bastonetes é restrita à região da pena, onde ocorrem de forma ampla, apresentando orientação que segue os sentidos das barbas. Ocasionalmente, alguns bastonetes apresentam-se embebidos ou ligados entre si por uma estrutura amorfa (Fig. 5.4, D).

Evidências de outros corpúsculos como bactérias, esporos e pólen atuais, estão sempre localizados acima da superfície do fóssil e, elementos com forma semelhante à “teias de aranha”, são interpretadas como hifas de fungos atuais (Fig. 5.4, F). Quando expostas ao vácuo do MEV, essas estruturas encolhem ou murcham (Fig. 5.4, E-F). Essa característica reforça a interpretação de sua real natureza, indicando que são pobremente mineralizadas e, portanto, de origem atual. Conforme todas essas evidências, é possível considerar que estas estruturas são produtos da contaminação por fungos causados pela exposição aérea durante o armazenamento, ou em campo.

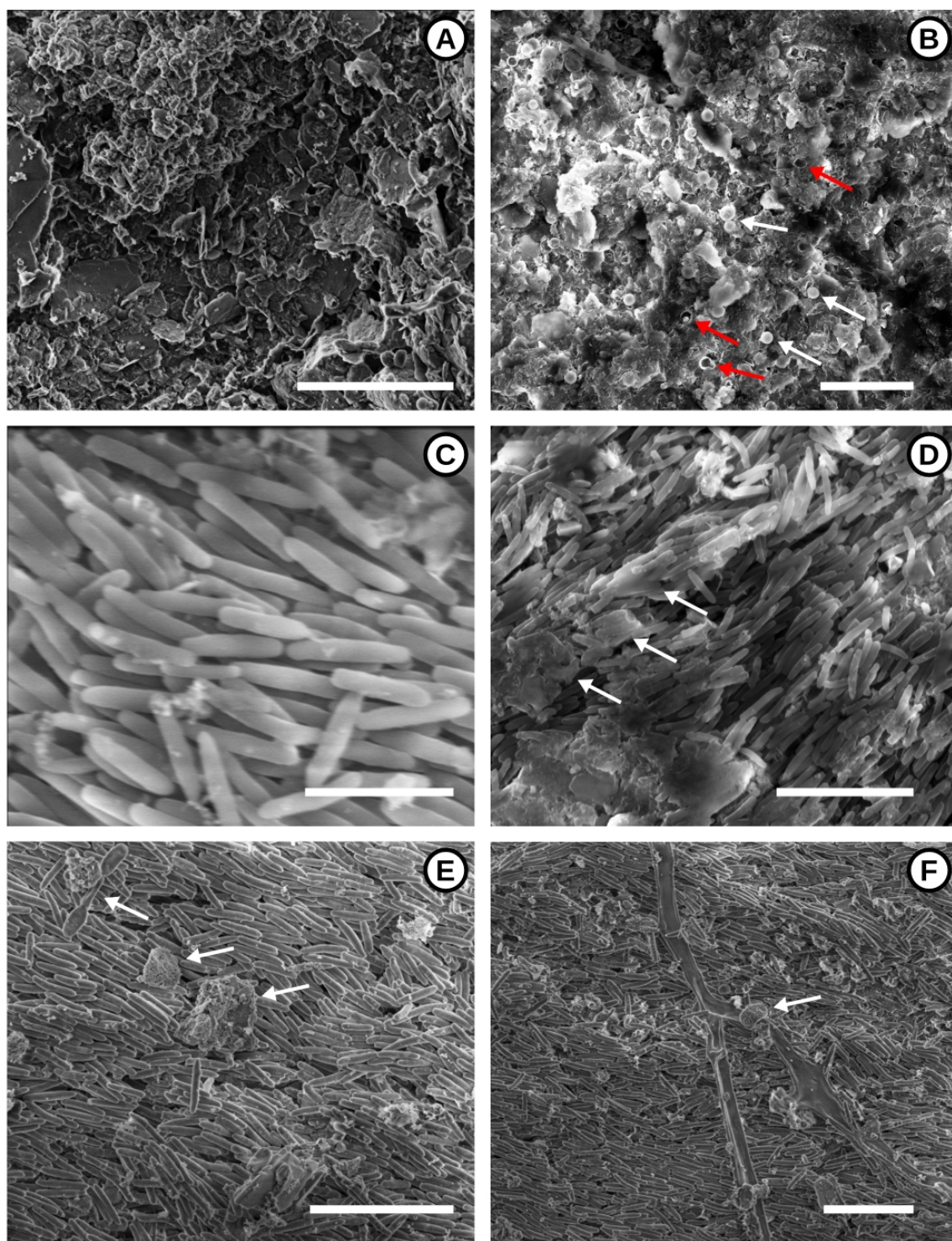


Figura 5.4. Micrografias da amostra GP/2E-8125. (A) Matriz apresentando minerais placoides e (B) textura grumosa com presença de microesferas de superfície intacta (setas brancas) e fragmentada com interior oco (setas vermelhas). (C) Estruturas com formato de bastonetes. (D) Bastonetes imersos em estruturas amorfas (setas). (E) Presença de contaminantes (setas), com ocorrência de filamentos de bactérias cocoides (seta superior esquerda) e esporomorfos de fungo. (F) estruturas em “teias de aranha” e esporomorfo (seta). Escalas: (A, D-F) 5 μm ; (B) 10 μm ; (C) 2 μm .

5.4. Espectroscopia de Energia Dispersiva (EDS)

5.4.1. Amostras da Formação Crato (GP/E2-8771 e GP/2E-7853)

Os espectros de EDS de GP/2E-8771 permitem observar as características dos elementos entre a matriz e o fóssil (Fig. 5.5; Tab. 10.1, Anexo A). Em ambas as regiões ocorrem valores significativos (>15%) de C, O e Ca, e concentrações baixas de Mg (<1%). Adicionalmente, os elementos Fe e S também ocorrem com valores consideráveis na pena (>1%), enquanto que o Na é representado por quantidades baixas.

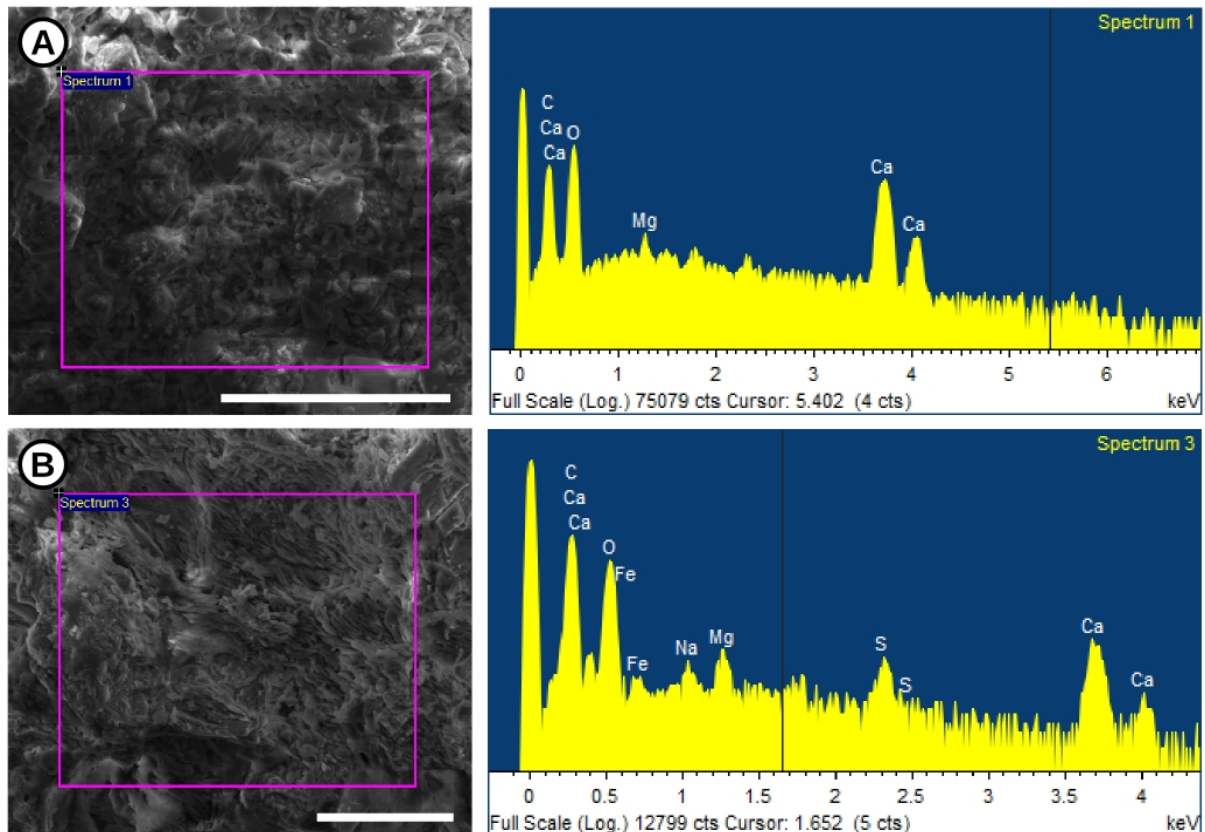


Figura 5.5. Espectros EDS da amostra GP/2E-8771. (A) Espectro da matriz e (B) da porção do fóssil. Escalas: (A) 20 µm; (B) 10 µm.

De forma similar, os espectros de EDS da amostra GP/2E-7853 apresentam em ambas as regiões, concentrações de C, O, Ca com valores significativos (>2%), enquanto o Al, Si, S, Fe apresentam quantidades mais baixas (<1%) (Fig. 5.6; Tab. 10.1, Anexo A). Em contrapartida, o Mg ocorre somente na matriz em proporções insignificantes (<1%) e restritos à porção da pena. Concentrações de Ca, Fe e Si ocorrem com maior intensidades no fóssil, ao passo que o Al, Cu, S e Zn apresentam valores pouco expressivos.

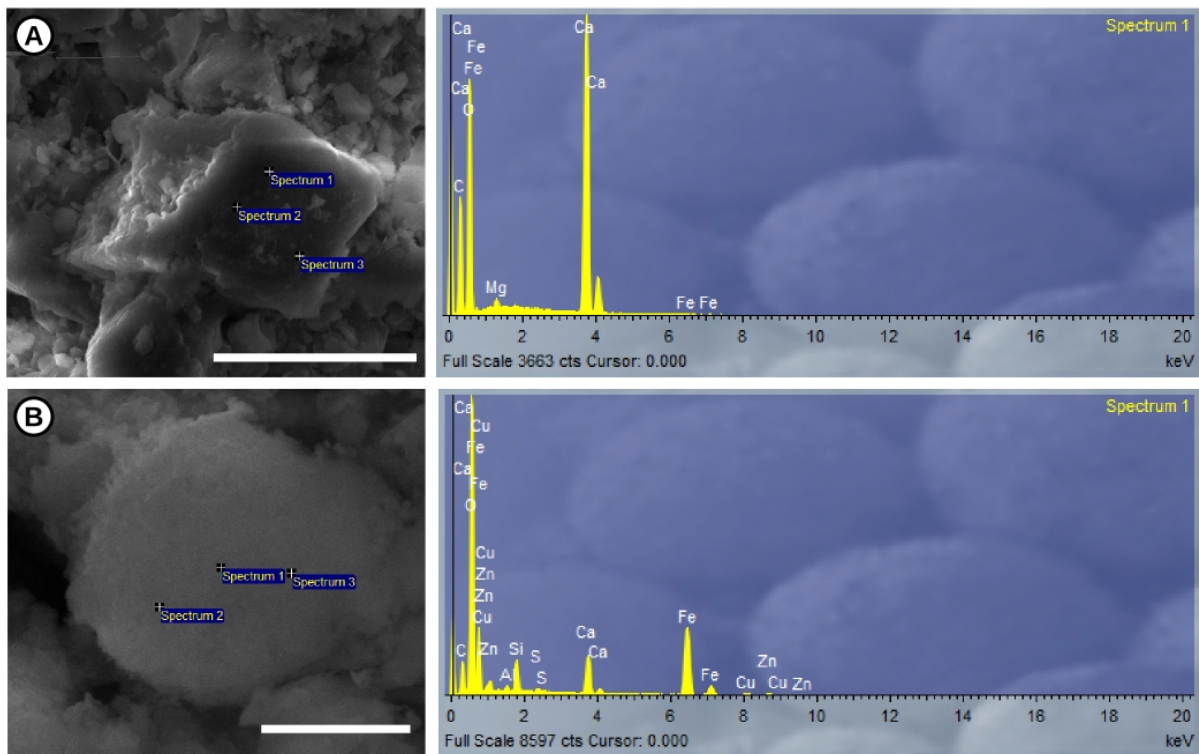


Figura 5.6. Espectros EDS da amostra GP/2E-7853. (A) Espectros da matriz e (B) das microesferas presentes na porção das fósil (barbas). Escalas: (A) 10 μm ; (B) 1 μm .

5.4.2. Amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125)

Os espectros da porção da matriz apresentam elementos típicos de minerais do grupo dos filossilicatos, com predominância dos elementos C, O, Al, Si, Mg, Fe e K, enquanto que na porção da pena estão presentes os elementos C, O e Fe. Na região dos melanossomos, os elementos mais abundantes são o C, O, Al, Si, Ca e Fe (Fig. 5.7, A e B; Tab. 10.1, Anexo A).

O mapeamento da porção da matriz e do fósil permitiu observar que a distribuição dos elementos ocorrem de forma bem definida (Fig. 5.7, C). É possível observar que o C está restrito à porção da pena enquanto os elementos Al, Mg, O, Si e K estão distribuídos somente na matriz. Por outro lado, o mapeamento da porção dos melanossomos evidenciou distribuição mais aleatória dos elementos por toda a região analisada (Fig. 10.1, Anexo B). Todavia, é possível perceber que o C está mais concentrado na porção dos melanossomos enquanto que o Al, Mg, O e Si estão mais espalhados nas estruturas amorfas associadas.

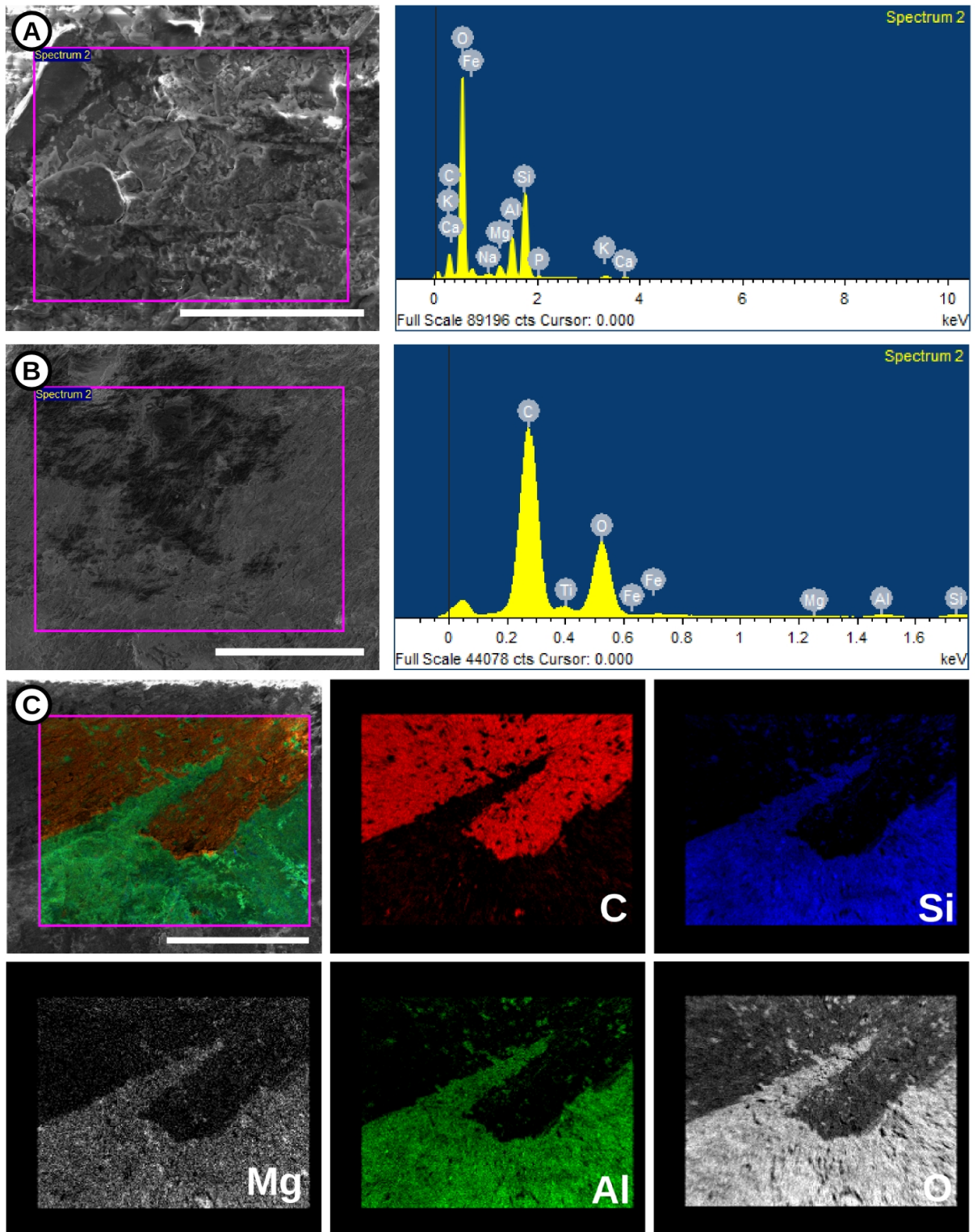


Figura 5.7. Espectros e mapeamento elementar de EDS da amostra GP/2E-8125. (A) Espectro da matriz e (B) do fóssil. (C) Mapa elementar da região onde a matriz faz contato com a pena, a primeira figura corresponde à composição entre os elementos mais intensos (C, Si, Mg, Al e O) de acordo com as suas distribuições, representadas pelas cores. Escalas: (A) e (B) 30 μm ; (C) 500 μm .

5.5. Espectroscopia Raman (RS)

5.5.1. Amostra GP/2E-7853 (Formação Crato)

Espectros da matriz mostram picos em 156-282-713-1087 cm^{-1} , onde os deslocamentos 156 e 1087 cm^{-1} apresentaram maior intensidade. Por outro lado, a região do fóssil exibe picos em diferentes posições de deslocamento, sendo localizados em 244-298-395-475-546 cm^{-1} . Dentre esses, os posicionados em 298 e 395 cm^{-1} são os mais intensos. Comparativamente, as bandas da matriz mostram similaridades com as do mineral padrão calcita, cujo os picos são localizados em 154-281-711-1085 cm^{-1} e os diagnósticos são os localizados em 281 e 1085 cm^{-1} . Quanto à região do fóssil, espectros mostram correlação com os óxidos hidróxidos de ferro mais comuns dessa unidade geológica, cujos picos ocorrem em 223-242-293-410-495-611 cm^{-1} (hematita) e 252-306-394-489-555-688-1008 cm^{-1} (goetita). Enquanto os mais intensos da hematita, são encontrados em 293-410-611 cm^{-1} , os da goetita localizam-se em 306-394-555 cm^{-1} , apresentando correlação com os picos do fóssil (Fig. 5.9).

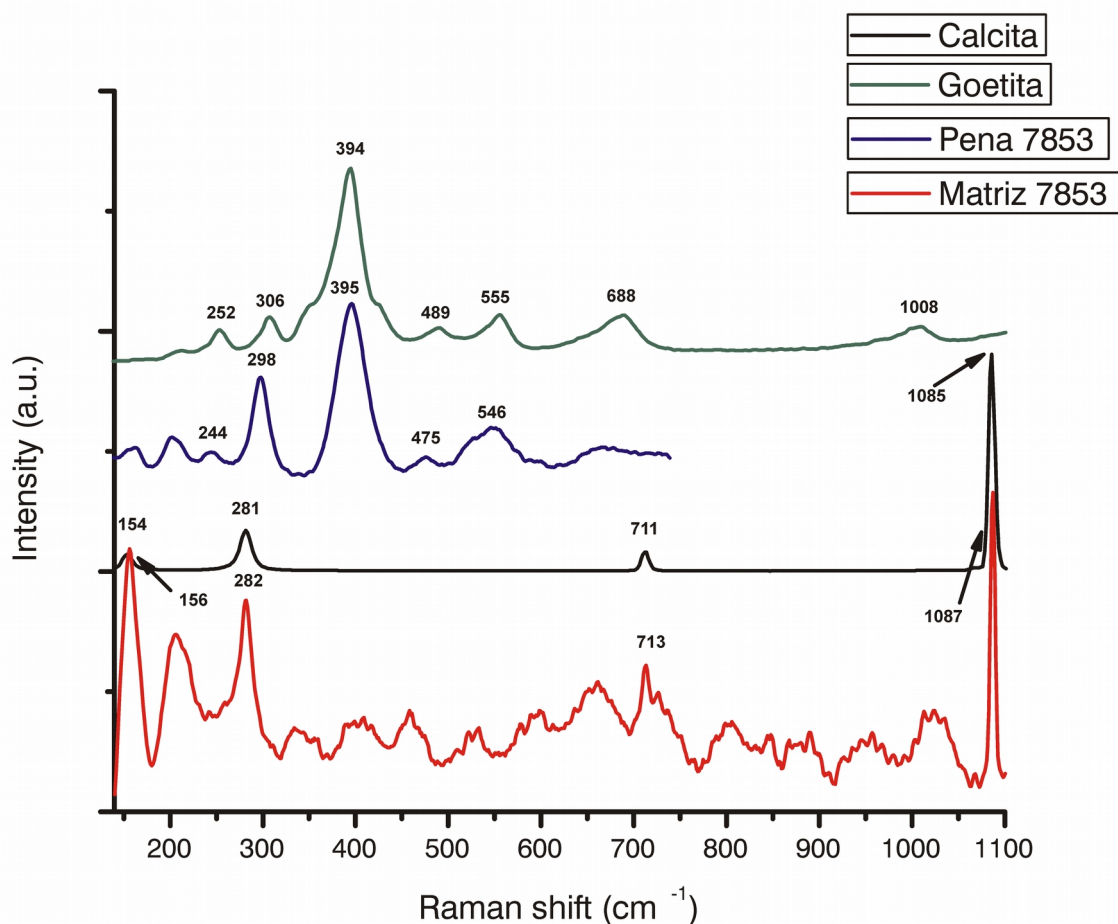


Figura 5.9. Espectros Raman da Amostra GP/2E-7853. Espectro tratado (*Smooth e Subtract baseline*)

5.5.2. GP/2E-8125 (Formação Tremembé)

A matriz dessa amostra não exibe nenhum espectro, contudo, é possível observar que ela se distingue da pena, que apresenta pico intenso em 1586 cm^{-1} com um ombro em 1372 cm^{-1} (Fig. 5.10). Comparado aos picos dos compostos carbonosos (carvão ativo e do grafite), que apresentam bandas típicas das bandas D e G (espectros ~ 1300 a 1600 cm^{-1}) (Lobo *et al.*, 2005), esse fóssil também exibe um espectro semelhante. Esse padrão sugere que no fóssil podem estar presentes ligações de C=N, C=O e N=N, CH₃ e C-NO₂. Conforme a espessura e posição do pico, esse espectro apresenta semelhança com da melanina, portanto, é possível estimar nessa amostra esses picos se tratem dos compostos NH₂ e NO₂, que por sua vez, são indicativos de biogenicidade e possível associação com a melanina, ou matriz de queratina.

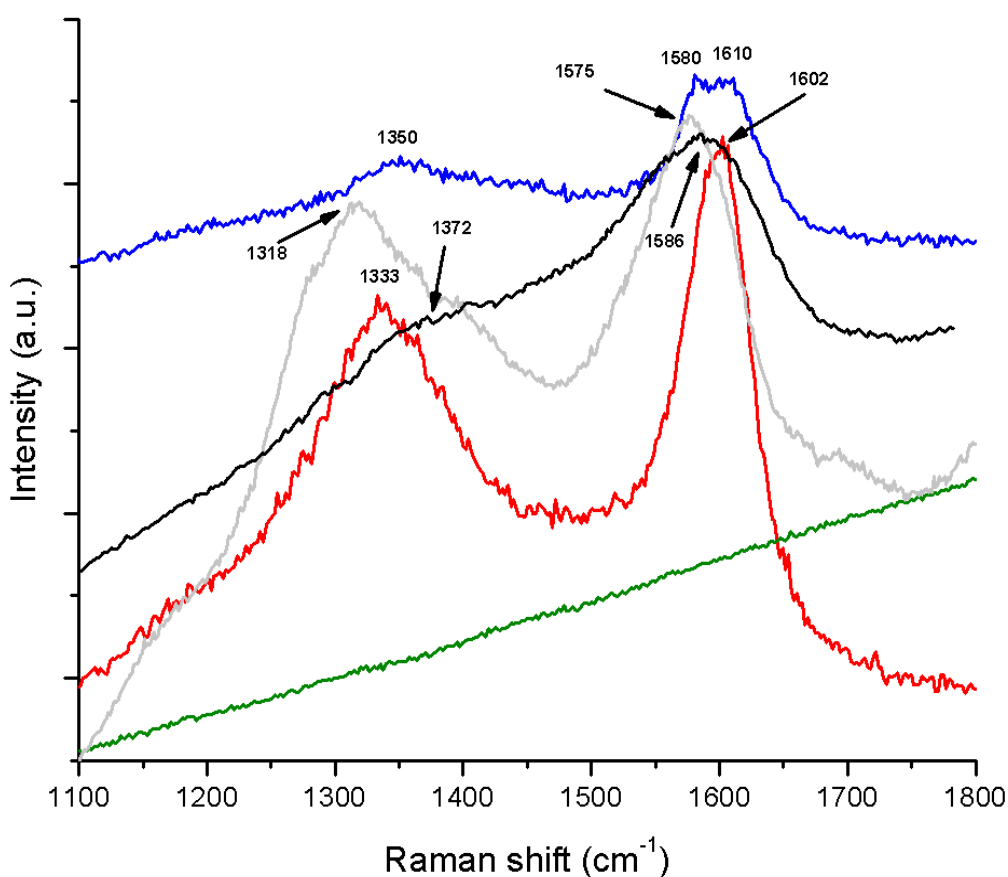


Figura 5.10. Espectros Raman da Amostra GP/2E-8125. Espectro sem tratamento.

5.6. Micro-Fluorescência de Raios-X de Luz Síncrotron (SR- μ XRF)

5.6.1. Amostras da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853)

Por ser uma técnica elementar mais sensível, a análise de SR- μ XRF se distingue do

EDS na identificação e distribuição de elementos pesados e quantidades traços como os metais Cu, Mn, Zn e o metal pesado Pb.

Em GP/2E-7853 exibe distribuição de elementos na porção da pena, enquanto que na matriz há grande concentração de Ca como esperado (Fig. 5.12). No fóssil, estão presentes o Cu, Fe e Zn, onde o ferro ocorre mais intensamente, seguido do Cu e do Zn. Também é possível observar que esses elementos estão presentes nos pontos alaranjados na matriz, que diferente da pena, também apresenta o Pb nessas regiões.

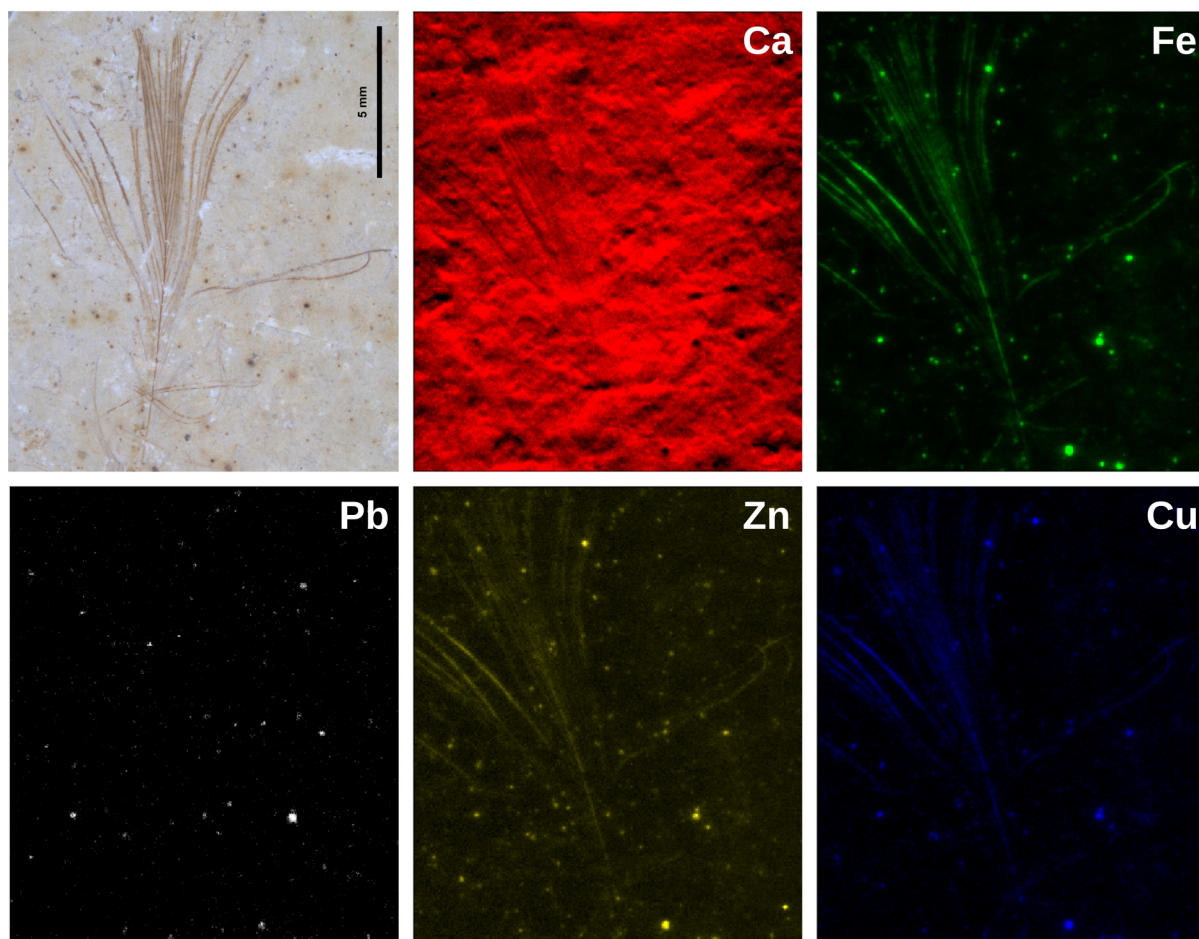


Figura 5.12. Mapeamento da amostra GP/2E-7853. Escala: 5 mm.

Contrastando com a amostra anterior, em GP/2E-8771 (Fig. 5.11), a distribuição dos elementos químicos ocorre principalmente na matriz que, exibe densa concentração de Ca. Nos coprólitos próximos à pena, onde Fe e Mn ocorrem com quantidades significativas e ao redor da pena é possível observar que existe sutil distribuição de Fe e Zn, mas sua presença na pena é pouco provável. Possivelmente esses elementos estão concentrados na região raspada, representada pela parte esbranquiçada da primeira figura.

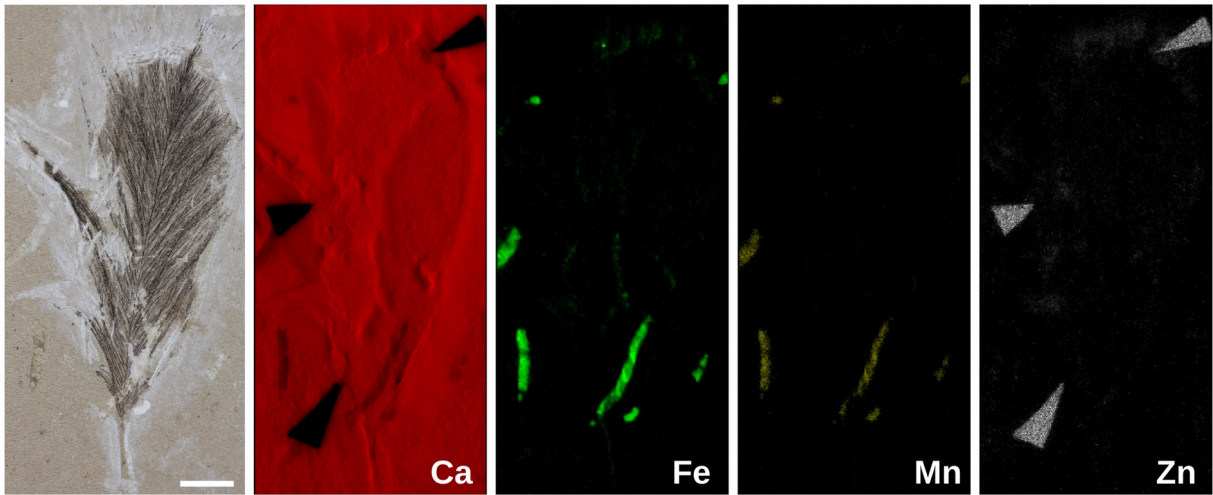


Figura 5.11. Mapeamento de SR- μ XRF da amostra GP/2E-8771. Cores falsas indicam a distribuição dos elementos. Escala: 5 mm.

5.6.2. Amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125)

Apesar de o SR- μ XRF não ser sensível o bastante para identificar o C e, assim como o espectro do P é comprometido pela borda de excitação similar a outro elemento, é possível observar no mapa que não há distribuição diferencial entre matriz e fóssil dos elementos Ca, Cu e Zn (Fig. 5.13). Isso indica que o fóssil não possui quantidades significativas desses elementos, nem mesmo em quantidade traço (o suficiente para identificação), corroborando para a interpretação de que se encontra preservado incarbonizado.

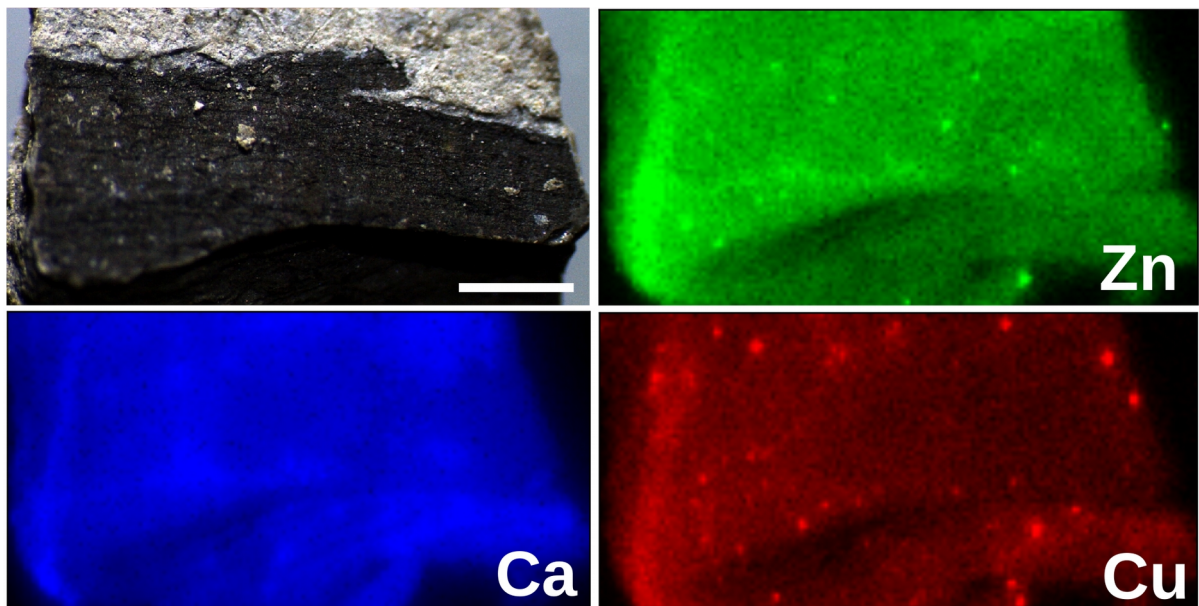


Figura 5.13. Mapeamento de SR- μ XRF da amostra GP/2E-8125 cores falsas indicam baixa concentração dos elementos no fóssil e na matriz. Escala: 1 mm.

6. DISCUSSÃO

6.1. Paleontologia Sistemática e Tafonomia Física

Os aspectos referentes a esses itens, foram abordados por Prado *et al.* (2016a, 2016b) e estão localizados em Apêndices A e B.

6.2. Análise das ultraestruturas

6.2.1. Ultraestruturas das amostras da Formação Crato (GP/2E-8771 e GP/2E-7853)

As ultraestruturas cúbicas identificadas por MEV na matriz dessas amostras, possuem características mineralógicas semelhantes aos cristais de carbonato de cálcio. Esta interpretação é corroborada pela petrografia (*e.g.*, textura, cimentação, estruturas) e geoquímica (composição química rica em C, Ca e O), que correspondem à calcita (Flügel, 2004). E uma vez que a matriz é dominada por cristais desse mineral (>95%), é possível classificar a matriz das amostras como *mudstones* (Dunham, 1962) e, mais precisamente, como *laminitos* (Terra *et al.*, 2010). A presença de laminações claras e escuras com matéria orgânica e eventuais minerais terrígenos, sugerem a presença de esteiras microbianas, tais como descritas em outros trabalhos (Dias Brito & Tibana, 2015; Fairchild *et al.*, 2015; Catto *et al.*, 2016; Osés *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017). Esta observação também é corroborada pela presença de cristais euédricos e subédricos (com arestas arredondadas), que nessa unidade, são indicativos de uma precipitação mediada por picoplânctons e bactérias (Heimhofer *et al.*, 2010; Catto *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017).

Quanto às microesferas, de acordo com a análise de microscopia e geoquímica, apesar de apresentarem um “arranjo cristalino” bastante similar aos dos cristais de pirita framboidais, estas, estão fortemente correlacionadas com o mineral goetita. Essa semelhança com os frambóides permite considerar que o mineral precursor do óxido, um sulfeto de ferro, precipitou por meio da atividade de bactérias redutoras de sulfato (BRS) (Osés *et al.*, 2016). A superfície irregular destas microesferas sugere agregados de pirita pelo acúmulo de cristais criptocristalinos (<1 µm), cuja formação ocorreu pela baixa quantidade de sulfato disponível para redução do sulfeto (Canfield & Raiswell, 1991). Esse fator inibiu tanto o crescimento de cristais euédricos quanto à formação de frambóides, permitindo que microcristais pudessem nuclear e se acumularem, formando assim, agregados esféricos de superfície irregular. Por outro lado, Osés *et al.* (2016) descrevem que o esgotamento de boa parte da fonte de sulfato

oriundo da matéria orgânica favoreceu a precipitação de microframbóides de pirita, que replicaram os tecidos moles dos insetos. Todavia, essa interpretação para as microesferas presentes nessas penas aparenta ser pouco provável, pois o aspecto superficial e sua dimensão média ($>1 \mu\text{m}$) não estão em total acordo com as características descritas por esses autores.

Com relação aos bastonetes encontrados em três dimensões, sua morfologia e limitada ocorrência no fóssil, indicam seu caráter biogênico. Uma vez que o paleolago Crato era recoberto, em parte, por esteiras microbianas, a presença dessas estruturas seria facilmente explicada como bactérias baciliformes fossilizadas (Wuttke, 1983; Liebig *et al.*, 1996). Contudo, estas estruturas também poderiam representar eumelanossomos, visto que também possuem características destes biocromos como por exemplo, forma, tamanho e distribuição (Vinther, 2015a, 2015b). Uma vez que melanossomos também já foram descritos em uma pena de contorno da mesma unidade (Vinther *et al.*, 2008) e, de acordo com as características observadas, como textura, distribuição restrita, alta densidade, organização e tamanhos regulares, pode-se admitir que esses bastonetes sejam eumelanossomos fósseis.

Se adotarmos a hipótese alternativa, que representariam bactérias, seria esperado que essas estruturas fossem encontradas disseminadas ao longo de toda a matriz além da região do fóssil, tal como ocorre nos análogos modernos (Westall & Rincé, 1994; Défarge *et al.*, 1996; Iniesto *et al.*, 2013, 2015a, 2015b, 2016). Além disso, seria possível observar algumas características típicas desses micro-organismos, como: (i) crescimento desordenado e arbitrário (*i.e.*, ocupando o espaço disponível); (ii) o tamanho das células muito variado e com densidade por μm^2 baixa; (iii) estariam presentes numa mesma região, mais de um morfotipo (*e.g.*, como cocoides, filamentos e bacilos); (iv) evidências de glicocálix preservado (*e.g.*, substâncias extracelulares poliméricas (EPS) ou *honeycombs*); (v) haveriam evidências de fissão binária, que ocorre sempre na porção central da célula (pelo *septum*), de forma perpendicular ao eixo de maior comprimento e com bordas arredondadas; e, (vi) evidências de flagelos e *pilus* (fimbriae), estruturas que permitem as bactérias se aderirem ao substrato (Westall & Rincé, 1994). A ausência dessas características nos bastonetes incarbonizados, permite considerar improvável essa hipótese.

Supostas bactérias fósseis foram recentemente noticiadas na matriz de carbonato da Formação Crato (Catto *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017). A precipitação de cristais de calcita nas membranas celulares, que formariam um invólucro ao redor desses micro-organismos, provavelmente seria responsável pela preservação (Wilby *et al.*, 1996; Briggs, 2003; Lith *et*

al., 2003; Spadafora *et al.*, 2010). Levando em conta suas características, como morfologia, distribuição e dimensão, existem diferenças marcantes com os bastonetes. As bactérias registradas na Formação Crato possuem formato esférico ou helicoidal (filamentosa), e sua superfície é lisa e regular. Esses micro-organismos estão sempre bastante dispersos na matriz carbonática e seu tamanho é bastante variado, com aproximadamente 6 a 18 μm (*contra* 1.43 a 1.6 μm dos bastonetes/esferas). Além disso, elas exibem evidências de diversas células com fissão binária, tanto na forma tridimensional (corpúsculos) como em moldes externo (Catto *et al.*, 2016: Fig. 7). As diferenças entre os micróbios, bastonetes e esferas reforçam ainda mais a improbabilidade dessa hipótese.

6.2.2. Ultraestruturas da amostra da Formação Tremembé (GP/2E-8125)

As estruturas placoides encontradas por toda a matriz possuem formas e elementos químicos típicos dos argilominerais. De fato, os folhelhos da Formação Tremembé são constituídos predominantemente pelos argilominerais do grupo da caulinita e esmectita (Brandt Netto *et al.*, 1991; Riccomini *et al.*, 1996). Por apresentarem uma forma semelhante aos “pés de alface”, conforme Riccomini *et al.* (1996), pode-se considerar que essas estruturas sejam representantes das montmorillonitas. A análise por EDS suporta essa interpretação, indicando que a matriz é rica em elementos típicos destes minerais, tais como o Al, Si e Mg.

Com relação às texturas grumosas e as microesferas, apesar de não ter sido possível realizar análises por EDS, sua interpretação é baseada na morfologia. Contudo, sua real natureza permanece especulativa. Por apresentar um aspecto bastante similar aos EPS, supõe-se que a primeira estrutura deva representar vestígios de preservação dessas substâncias (Westall & Rincé, 1994). Por outro lado, as microesferas identificadas em associação com esses EPS são interpretadas como evidências de bactérias fósseis, cuja membrana foi substituída ou recoberta pela precipitação de minerais silicosos, transformando-as em lepisferas de sílica (Alleon *et al.*, 2016).

Quanto aos bastonetes, de maneira similar a amostra GP/2E-8771, esses corpúsculos encontram-se preservados em três dimensões e possivelmente representem eumelanossomos fósseis. Diferentemente das bactérias, essas estruturas possuem características típicas dos melanossomos, o que permitem interpretá-las como tal, como por exemplo: (i) densidade alta; (ii) dimensão e morfologia regulares; (iii) ocorrência restrita; (iv) organização que obedece o sentido das barbas; (v) superfície ligeiramente irregular; e, (vi) preservação como corpos sólidos (Vinther, 2015a, 2015b).

6.3. Fossildiagênese das penas fósseis

6.3.1. *Penas fósseis GP/2E-8771 e GP/2E-8125*

A predominância de C e O nessas duas penas, indica que esses fósseis foram preservados por querogenização, que promoveu a perda dos elementos voláteis e a concentração de carbono. Contudo, a razão O:C (0.78:1 em GP/2E-8771; 0.65:1 e 0.56:1 em GP/2E-8125) sugere duas hipóteses para a presença do oxigênio: (i) os efeitos da diagênese nessas penas não foram acentuados; ou, (ii) houve um evento de oxigenação posterior (exposição).

A presença de Ca, Cu, Fe, Mn, S e Zn nas duas penas indica origem endógena para esses elementos, uma vez que a β -queratina e a melanina podem incorporá-los (Riley, 1996) portanto, biomarcadores desses pigmentos (Wogelius *et al.*, 2011; Manning *et al.*, 2013; Simpson *et al.*, 2013; Egerton *et al.*, 2015; Edwards *et al.*, 2016). Por outro lado, a presença desses elementos também poderia ter ocorrido por meio da fixação microbiana, que os incorporou pela atividade metabólica. De fato, os mapas de SR- μ XRF indicam que, com exceção do Ca que é ubíquo na matriz de GP/2E-8771, Cu, Fe, Mn e Zn são amplamente distribuídos. Esse padrão de organização, sugere que, alguns desses elementos foram imobilizados pela ação microbiana sobre a matéria orgânica. A ausência de S nos mapas, deve refletir dispersão irregular e baixa concentração, os quais superam os limites de detecção dos equipamentos.

A alta afinidade dos argilominerais em se ligarem à matéria orgânica favorece a preservação de moléculas orgânicas (Wilson & Butterfield, 2014; McMahon *et al.*, 2016; Neimark *et al.*, 2016a, 2016b). Em GP/2E-8125, a presença preponderante de Al e Si, e subordinada (<1%) de Mg, S, K, Ti e P, sugere que os filossilicatos da matriz tenham se ligado à pena em decomposição. E o baixo nível de permeabilidade do folhelho (Torres-Ribeiro & Borghi, 2007) deve ter inibido a migração de fluidos, íons e micro-organismos (McCoy *et al.*, 2015a, 2015b), contribuindo ainda mais para a preservação da melanina.

As análises de Raman em GP/2E-8125, indicam a presença das bandas D e G típicas dos carbonos desordenados (Lobo *et al.*, 2005). Caso essa amostra tivesse sofrido os efeitos de uma diagênese mais pronunciada, o espectro possivelmente apresentaria bandas típicas dos carbonos ordenados (Lobo *et al.*, 2005). Por outro lado, os picos identificados também apresentam similaridades com os espectros da melanina (Huang *et al.*, 2004; Galván & Jorge, 2015) e, as bandas dos compostos metila (CH₃⁻), grupo nitro (NO₂) e moléculas grupo amina

(NH₂), sugerindo a preservação dos compostos orgânicos originais.

As micrografias das duas penas exibem eumelanossomos frequentemente “quebrados” ou “amassados”, sugerindo eventos causados por mudanças diagenéticas como temperatura e pressão (McNamara *et al.*, 2013; Colleary *et al.*, 2015).

O processo de fossilização de melanossomos permanece controverso (Moyer *et al.*, 2014; Lindgren *et al.*, 2015a; Schweitzer *et al.*, 2015; Moyer *et al.*, 2016), porém, alguns autores sugerem que a preservação dessas estruturas é semelhante aos das bactérias, ou seja, através da precipitação de minerais nas membranas das organelas (Lindgren *et al.*, 2015b; Vinther, 2015a, 2015b). Assim, é possível imaginar uma via preservacional, onde o aumento da temperatura e pressão foram responsáveis pelo alto empacotamento dos melanossomos. Por sua vez, esses mesmos fatores teriam causado o “vazamento” de pequenas quantidades de melanina para a matriz, fazendo que os melanossomos encolhessem até 20% do seu tamanho original (McNamara *et al.*, 2013; Colleary *et al.*, 2015). Com o passar do tempo, o conteúdo interno teria sido concentrado, tornando essas organelas estruturas rígidas e sólidas que, sob o efeito contínuo da pressão e temperatura, promoveram os fraturamentos e alterações morfológicas. Assim, pode-se também sugerir que a presença dos elementos químicos identificados na porção da pena, sejam originados da melanina que escoou para a região da matriz de β -queratina e podem ser considerados como indicadores da presença de melanina fossilizada.

Deste modo, combinando a presença de bastonetes, baixa maturação diagenética e a existência desses elementos (C, Ca, O, Fe, Al e Si preponderantes e, Mg, S, K, Ti e P subordinados) e compostos identificados por EDS, SR- μ XRF e RS, é possível sugerir que ambas as penas possuem vestígios de melanina, visto que o grau de diagênese é um fator decisivo para a preservação desse biocromo (Glass *et al.*, 2012, 2013), bem como dos melanossomos (McNamara *et al.*, 2013; Colleary *et al.*, 2015). Todavia, uma vez que a pena da Formação Crato é mais antiga, a alteração geoquímica nessa amostra foi relativamente mais acentuada.

6.3.2. Preservação da matriz de queratina em GP/2E-8771 e GP/2E-8125

Dentre as feições presentes nessas amostras, as estruturas amorfas isoladas e com alguns melanossomos incorporados, possivelmente representam resquícios das fibras de queratina que não foram completamente degradadas. Apesar de rara, a preservação da queratina pode ocorrer (Pan *et al.*, 2016), sobretudo porque essas proteínas são bastante

resistentes a mudanças diagenéticas (Moyer *et al.*, 2016). Em geral, a degradação é promovida por bactérias que sintetizam enzimas proteases (queratinase), cuja ação queratinolítica pode deteriorar completamente em poucos dias (Goldstein *et al.*, 2004). Em contrapartida, esses micro-organismos não são capazes de degradar as regiões altamente melanizadas, uma vez que a melanina e os melanossomos possuem propriedades antimicrobianas (Riley, 1997; Mackintosh, 2001). Além disso, esse biocromo possui forte propriedade quelante com as funções aniônicas dos grupos funcionais carboxila (-COOH) e hidroxila (OH⁻), que conferem maior resistência à ação enzimática (Riley, 1997; Shawkey & Hill, 2004; Goldstein *et al.*, 2004).

A presença de melanossomos nessas penas, foi o principal responsável pela inibição da ação de bactérias na degradação da matriz de queratina. Uma vez que atingiram as porções melanizadas, este processo cessou e, por meio da ação antimicrobiana da melanina e dos melanossomos, esses micro-organismos acabaram sendo decompostos. Em contraste com os análogos atuais, cujos melanossomos são mais dispersos na matriz de queratina (Eliason *et al.*, 2016), foi a deterioração dessas proteínas na eodiagênese que promoveu a concentração dessas estruturas em agrupamentos altamente compactados, permitindo que a forma original da pena fosse mantida.

6.3.3. Pena fóssil GP/2E-7853 (Formação Crato)

De acordo com as micrografias, a amostra GP/2E-7853 não possui evidências de melanossomos ou de possível matriz de queratina, indicando que essa pena foi totalmente degradada, preservando-se apenas por impressão. Esse tipo de processo, eodiagenético, cujo molde ocorre a partir da mineralização da matriz, precede a degradação da pena. O processo de moldagem deve ter se iniciado brevemente após a incorporação na esteira microbiana, que envolvida pelo EPS que a replicou sua morfologia (Inesto *et al.*, 2016), e portanto, mantendo sua forma original durante a mineralização.

As análises geoquímicas e por MEV sugerem que o substrato do molde é composto por goetita de hábito botrioidal (microesferas) e criptocristalina. Juntos, esses minerais formam uma fina película que recobre os cristais romboédricos da matriz, conferindo a coloração alaranjada da pena. Uma vez que a β -queratina pode incorporar o S e N em sua estrutura molecular (Pan *et al.*, 2016), a decomposição na zona de redução de sulfato (ZRS) possivelmente liberou esses íons para o meio, favorecendo a precipitação da pirita eodiagenética na superfície do molde. Contudo, é possível que a quantidade de S liberado não

tenha sido suficiente para promover a nucleação das microesferas em grandes quantidades, favorecendo assim, a precipitação de filmes de pirita criptocristalina. A origem eodiagenética da pirita, também é reforçada pelas concentrações pontuais de Fe observadas no mapa de SR- μ XRF, com marcante similaridade com a goetita da pena. Esses pequenos pontos sugerem que a pirita precipitou preferencialmente nas regiões onde a matéria orgânica serviu como fonte de sulfato (SO_4^{2-}) para ser reduzido. Isso também explica porque esses minerais ocorrem em maior concentração na região da pena, em comparação com a matriz. E com relação a essas microesferas, apesar dos tamanhos e morfologias semelhantes aos feomelanossomos, essas estruturas se distribuem amplamente por toda a amostra, o que contrasta com a natureza restrita dessas organelas (Vinther, 2015a).

A ausência de melanossomos em GP/2E-7853 pode representar dois cenários: (i) foram perdidos durante o processo de fossilização; ou, (ii) originalmente eram ausentes nessa pena. Visto que essas estruturas foram identificadas em GP/2E-8771, em uma outra pena fóssil da mesma unidade (Vinther *et al.*, 2008), a perda durante o processo de fossilização torna-se muito improvável e difícil de justificar. A ausência original é a alternativa que melhor explica esse fenômeno.

Uma possível hipótese alternativa, seria a preservação diferencial nas fácies cinza e bege desses calcários (Osés, 2016). De fato, é possível observar que a amostra GP/2E-8771 está incarbonizada, enquanto GP/2E-7853 se preservou por impressão e piritização. Portanto, essa diferença preservacional deveria refletir as condições ambientais (*e.g.*, saturação de íons, pH, pK, Eh, anoxia, etc.) que ocorreram nessas fácies. Todavia, visto que essa hipótese ainda não foi testada em outras penas fósseis, essa interpretação permanece especulativa. Apesar de serem raras, a Bacia do Araripe possui registro suficiente desses fósseis preservados nas duas fácies, permitindo a realização de novos estudos.

6.4. Modelo de preservação

De acordo com as evidências apresentadas aqui, é possível sugerir um modelo de preservação das penas e dos melanossomos (Fig. 6.1). Contudo, é importante notar que o soterramento das penas GP/2E-8771 e GP/2E-8125 deve ter ocorrido em um intervalo de tempo muito curto, não ultrapassado algumas semanas. Por outro lado, a permanência na interface água-sedimento/Zona de redução de sulfato (ZRS) de GP/2E-7853 foi mais prolongada, permitindo que a pena fosse completamente decomposta e substituída por pirita.

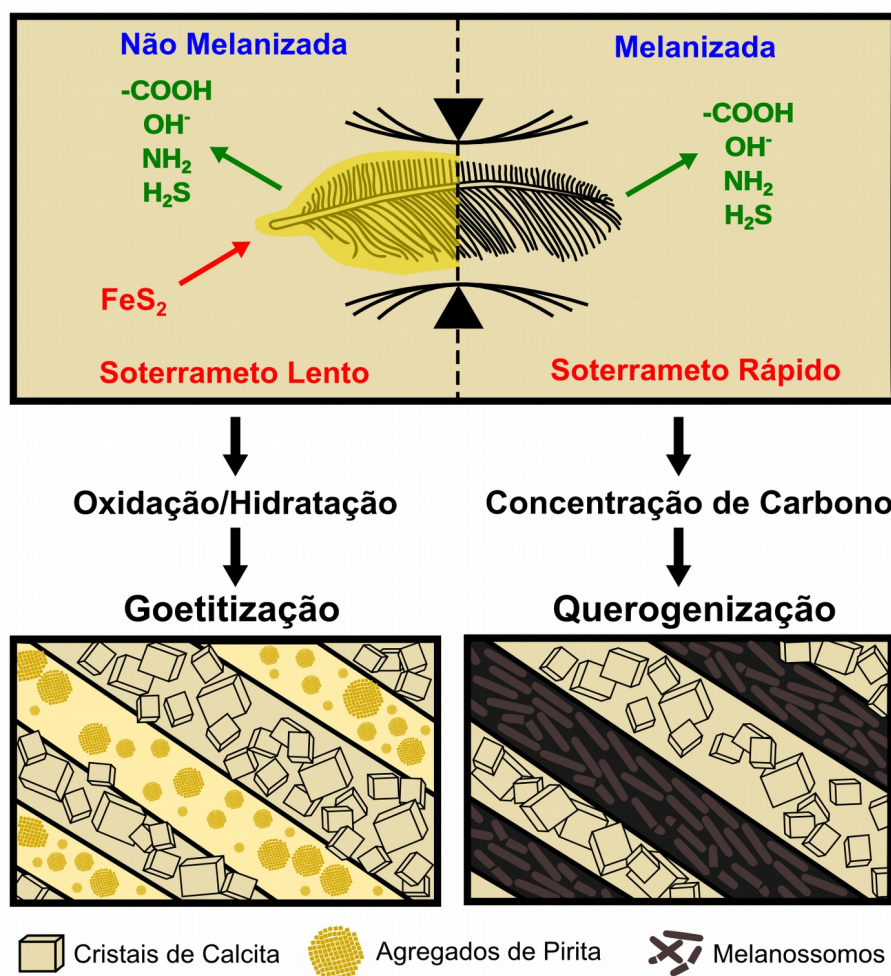


Figura 6.1. Modelo de preservação baseado nas amostras GP/2E-8771 e GP/2E-7853. A preservação pode ocorrer em duas vias, considerando o intervalo de tempo de soterramento, quantidade de oxigênio disponível e degradação da matriz de queratina. Em ambas, a preservação ocorre pela degradação da matriz de β -queratina e perda de elementos voláteis (grupos funcionais). A via da esquerda exhibe a preservação de penas não-melanizadas, que sofrem maior degradação e exposição à zona de redução de sulfato (ZRS). A permanência na ZRS permite que a pirita se precipite formando agregados que posteriormente são oxidados e, transformados em goetita (pseudomorfos de pirita). Na via da direita, a pena melanizada sofre soterramento rápido e a degradação da queratina é incompleta, permitindo que os melanossomos se concentrem. Durante a diagênese, os melanossomos passam a sofrer os efeitos da pressão e temperatura, que os fazem quebrar ou amassar, e os carboniza.

6.5. Implicações Paleoambientais

6.5.1. A coloração das penas

A morfologia dos eumelanossomos identificados em GP/2E-8771 e GP/2E-8125, permite sugerir que essas penas originalmente eram escuras ou apresentavam um padrão

levemente escuro. De fato, ao compararmos os tamanhos dessas estruturas com o banco de dados de Li *et al.* (2012), a cor mais provável – ainda que a correlação seja baixa (8771 com 0.27 e 8125 com -0.03) – cuja correspondência mais próxima, é a da cor cinza (Fig. 6.2; Anexo D). Por outro lado, a ausência original de melanossomos em GP/2E-7853, sugere dois possíveis cenários: (i) essa pena devia ser composta por outros tipos de biocromos, que são susceptíveis à degradação (*e.g.*, carotenoides e pteridinas); ou, (ii) que essa estrutura era despigmentada (de coloração clara, como branco ou creme).

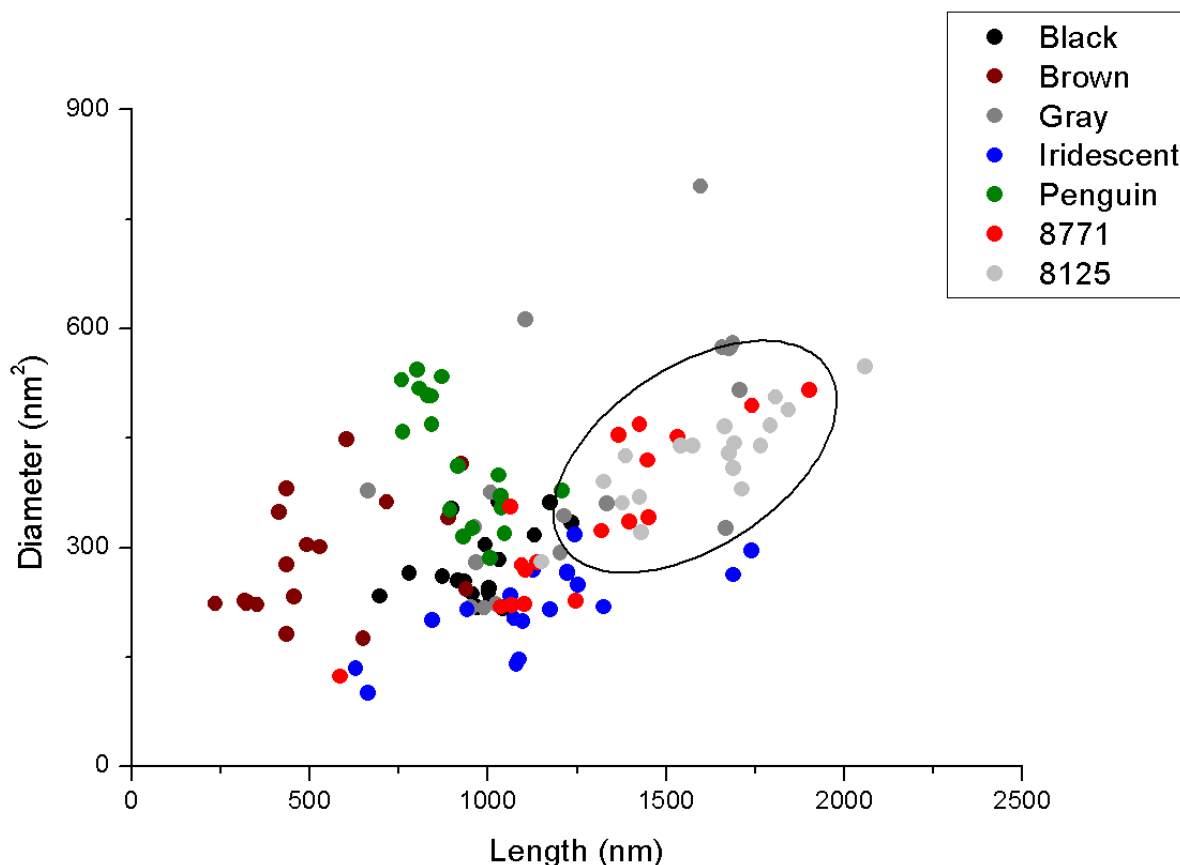


Figura 6.2. Análise de correlação entre cor e dimensões dos melanossomos de GP/2E-8771 e GP/2E-8125. Pontos dentro da elipse indica a afinidade do tamanho dos melanossomos das amostras com os do banco de dados de Li *et al.* (2012) (todos dados: n = 18), que sugere a possível cor da pena em vida.

Embora os carotenoides e as pteridinas sejam bastante propensos a degradação, vestígios desses pigmentos foram publicados em uma serpente do Mioceno de *Libros*, da Espanha (McNamara *et al.*, 2016b). Contudo, as evidências desses biocromos se limitam à derme do animal que preservou por fosfatização as camadas da pele (*i.e.*, epiderme, *stratum spongiosum*, *stratum compactum* e a membrana basal). Essa preservação excepcional permitiu identificar os cromatóforos e, em particular, os xantóforos, os quais estavam preenchidos por

grânulos de carotenoides e pteridinas.

Como é possível observar, as condições que permitiram preservar esses biocromos diferem radicalmente das da pena GP/2E-7853. Por esse motivo, a ideia que esses pigmentos estavam presentes nessa pena, não faz sentido diante das evidências disponíveis e, portanto, uma hipótese improvável. A ausência de pigmentos permite sugerir um padrão de coloração semelhante ao das aves modernas que habitam as regiões desérticas ou litorâneas, cuja plumagem é composta predominantemente de cores claras (branca e/ou cinza claro) (Tickell, 2003). Além disso, por se tratar de uma pluma, a posição dessa pena no corpo do animal favoreceu esse aspecto acrômico, uma vez que as penas de cobertura poderiam recobri-las (Lucas & Stettenheim, 1972). A única espécie de dinossauro aviano da Formação Crato, o euenantiornithine *Cratoavis cearensis* (Carvalho *et al.*, 2015a, 2015b) aparentemente também possui algumas penas com uma preservação similar. Por outro lado, outras penas, sobretudo as da cabeça, são mais escuras, possivelmente constituídas por melanossomos, que indicaria um padrão de coloração acinzentada ou rubra. A validade dessa interpretação depende da realização de análises geoquímicas e de microscopia, com a identificação das microestruturas e dos biomarcadores desses biocromos.

6.5.2. A Regra de Gloger: Ambiente e coloração

Ainda que a melanização seja produto de processos fisiológicos, ela também pode ser relacionada às condições ambientais, como temperatura e umidade (Grande *et al.*, 2004; Shawkey & Hill, 2004). A ligação entre a coloração e o ambiente é deduzida pela Regra de Gloger, que prevê que os tegumentos dos vertebrados endotérmicos, em geral, tendem a ser altamente pigmentados nas regiões mais próximas ao Equador (Gloger, 1833). Esse conceito tem sido observado em diversos táxons de aves e mamíferos (Kamillar & Bradley, 2011; Roulin *et al.*, 2011; Roulin & Randin, 2015). Alguns autores pressupõem que em certos casos, essa regra pode também ser aplicada em invertebrados, como insetos e moluscos (Rapoport, 1969).

A essência da Regra de Gloger, reside na ideia de que nas regiões tropicais, os integumentos altamente melanizados servem como indicadores de uma boa saúde, sendo um fator que atua diretamente na seleção sexual (Burt Jr & Ichida, 2004, Shawkey & Hill, 2004; Shawkey *et al.*, 2009). Adicionalmente, a melanização também é uma propriedade de defesa, sendo relacionada a coloração críptica (Gluckman & Cardoso, 2010) e proteção, pois oferece mais resistência aos danos causados pela degradação por parasitas, abrasão e radiação solar

(Bonser, 1995, Bonser & Dawson, 1999; Goldstein *et al.*, 2004; Gunderson *et al.*, 2008; Ross *et al.*, 2015). Essa regra também prediz que os morfotipos de penas mais extravagantes e coloridas, em geral, são mais frequentes em regiões onde a variação de temperatura e a diversidade de espécies é maior (Stevens, 1989; Pérez-Tris *et al.*, 2002). Logo, aves que habitam regiões áridas, possuem penas com morfotipo mais simples e com padrões de coloração geralmente claros (*e.g.*, marrom) e com tons foscas (Willoughby, 1969; Hill & McGraw, 2006).

Existem diversas razões para existência desta relação entre ambiente e coloração (*e.g.*, sinalização e proteção), mas a que constitui forte pressão seletiva é a diversidade de parasitas (Burt Jr & Ichida, 2004; McGraw *et al.*, 2005). De fato, é possível observar que em ambientes úmidos, a atividade queratinolítica é alta, contrastando com as regiões áridas (Burt Jr & Ichida, 2004, Shawkey & Hill, 2004). Em condições mais tropicais, os efeitos abrasivos aumentam enquanto a resistência diminui (Taylor *et al.*, 2004) e, as condições climáticas severas podem até mesmo despigmentar algumas porções da pena (Ross *et al.*, 2015).

Com exceção de mutações (*e.g.*, albinismo, leucismo ou flavismo) e pronunciado dimorfismo sexual, as aves atuais que habitam regiões áridas e semiáridas, geralmente possuem plumagens opacas com tons amarronzados (Willoughby, 1969). Grande parte das aves marinhas modernas têm uma plumagem monocromática, como por exemplo, as gaivotas (Laridae) e os pinguins (Sphenecidae) (Cowan, 1972; Cairns, 1986). Nessas aves, as cores escuras ocorrem nas regiões dorsais, e as claras na porção ventral, onde refletem as condições ambientais como a intensa exposição à radiação solar (Cairns, 1986).

6.5.3. A Regra de Gloger e as formações Crato e Tremembé

O período Cretáceo é marcado por clima quente (Föllmi, 2012), no nordeste do Brasil, as condições semiáridas prevaleceram durante boa parte do tempo de deposição cretacea (Rios-Netto & Regali, 2007). Contrastando com o período Cretáceo, o Paleógeno é marcado por um evento de resfriamento global que se iniciou após o Máximo Termal do Paleoceno–Eoceno (Zachos *et al.*, 2001; Pagani *et al.*, 2005). Na região sudeste, em especial na Bacia de Taubaté, durante este intervalo de tempo, passou do clima tropical semiúmido para tropical semiárido (Riccomini *et al.*, 1996). Conforme proposto pela Regra de Gloger, espera-se que então, a carga de parasitas plumícolas estivesse baixa e a plumagem tenha tido tons mais foscas e claros nestes fósseis que viveram durante a deposição nas duas unidades.

Embora contem um rico registro paleoentomológico (Martill *et al.*, 2007a), evidências

de parasitas plumícolas permanecem controversos. Enquanto a Formação Tremembé não registrou até agora espécies de ácaros ou piolhos (Martins Neto, 2005), na Formação Crato há registro de um único espécime, o ácaro *Pararainbowia martilli* (Dunlop, 2007). Segundo a Regra de Harrison, quando um gênero possui ampla distribuição, o tamanho do parasita é proporcional ao tamanho dos hospedeiros. Assim, devido ao seu tamanho (~18,1 mm), desproporcional aos parasitas plumícolas modernos (Johnson *et al.*, 2005), é possível que *P. martilli* parasitasse somente os animais maiores, tais como sugeridos para as pulgas gigantes da China (Huang *et al.*, 2012).

Em especial a Formação Crato, Martill & Davis (1998, 2001) relataram a ocorrência de microesferas amplamente distribuídas em uma rêmige (pena da asa) dessa mesma unidade, sugerindo que essas estruturas representariam ovos de parasitas plumícolas. Contudo, estudos posteriores questionaram essa interpretação propondo como explicação alternativa, que corresponderiam a ovos de ostracodes (Proctor, 2003). Esta contestação também é suportada pela diferença significativa no padrão de distribuição dos parasitas de penas penáceas atuais (Stefan *et al.*, 2015). Os melanossomos nas penas GP/2E-8771 e GP/2E-8125 possuem características que sugerem estreita relação com os padrões levemente escuros de coloração, enquanto GP/2E-7853 não apresenta nenhuma evidência de pigmentação, refletindo um possível padrão claro. Deste modo, a atual ausência de parasitas plumícolas nas duas unidades deve significar a baixa diversidade desses organismos, como esperado pela Regra de Gloger.

6.6. Formação Crato e Tremembé: Comparações e Analogias

As duas formações são de origem lacustre, onde viviam organismos abundantes e diversificados que, geralmente se conservaram em condições excepcionais. Diferenças de deposição, clima e cronologia, causaram algumas diferenças sedimentares e de fósseis.

Na Formação Crato, a presença de minerais de origem evaporítica (Martill *et al.*, 2007b) e o conteúdo palinomorfo e de plantas, indicam condições semiáridas prevalentes durante boa parte do tempo (Neumann *et al.*, 2003; Rios Netto & Regali, 2007). Por outro lado, a Formação Tremembé caracteriza-se pela alternância de clima tropical semiúmido e tropical semiárido (Riccomini *et al.*, 1996; Torres-Ribeiro & Borghi, 2007).

Com relação à natureza dos sedimentos, na Formação Crato predominam-se carbonatos precipitados por eventos de *Whitings* e bioinduzidos por esteiras microbianas (Heimhofer *et al.*, 2010; Catto *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017). Por outro lado, os sedimentos siliciclásticos da Formação Tremembé, são produtos da decomposição de rochas cristalinas

nos arredores do paleolago (Brandt-Neto *et al.*, 1991; Riccomini *et al.*, 1996).

A profundidade e extensão dos dois paleolagos variou de acordo com o regime climático. Os períodos de expansão e retração marcam os momentos mais úmidos, onde o aporte sedimentar e de água meteórica eram maiores que a taxa de evaporação (Neumann & Cabrera, 2002. Torres-Ribeiro & Borghi, 2007). Durante essa fase, a introdução da matéria orgânica alóctone (carcaças de animais e plantas terrestres) causou diminuição no nível de oxigênio, que passou a ser sequestrado pelos organismos decompositores heterotróficos durante seu metabolismo.

A Formação Crato não possui evidências de icnofósseis e bioturbação, indicando um fundo anóxico e calmo. A Formação Tremembé exhibe diversos icnogêneros (Carvalho & Fernandes, 1989) sugerindo ocasional oxigenação da coluna d'água e a possibilidade de alguns animais se alimentarem de esteiras microbianas.

Com o aumento da evaporação em épocas menos úmidas, em ambos os lagos, a profundidade diminuiu enquanto a salinidade aumentou, permitindo a ocorrência da precipitação de lâminas de halita (Formação Crato) e carbonato (Formação Tremembé), além das mortalidades catastróficas pelo aumento de salinidade (Riccomini *et al.*, 1996; Martill *et al.*, 20017a; Torres-Ribeiro & Borghi, 2007; Warren *et al.*, 2017).

No que diz respeito ao conteúdo fossilífero e fossilização, as duas unidades apresentam uma diversa e abundante biota (Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2002a, 2002b; Martill *et al.*, 2007a) cuja preservação é tão extraordinária, que permite caracterizá-las como *Konsentrat* e *Konservat-Lagerstätten* (Martill *et al.*, 2007a; Prado *et al.*, 2015).

Embora a presença de restos de organismos estritamente terrestres indicam transportes, estes devem ter sido esporádicos, de pequena duração e com fluxo predominantemente de baixa energia. De fato, o alto grau de articulação de plantas (Duarte & Mandarim-de-Lacerda, 1992; Mohr *et al.*, 2015) e animais (Malabarba, 2000; Simões *et al.*, 2015), indica transporte de curta distância e em baixa energia. Por outro lado, a ocorrência de alguns animais desarticulados, sobretudo insetos, indicam que alguns organismos permaneceram flutuando por um período prolongado de tempo, antes de serem finalmente soterrados ou aprisionados em esteiras microbianas (Prado *et al.*, 2016; Osés *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017). Curiosamente, organismos foram preservados piritizados (posteriormente oxidados) e querogenizados nas duas unidades, sugerindo uma fossilização mediada pelas bactérias redutoras de sulfato e por um soterramento rápido (Prado *et al.*, 2015; Osés *et al.*, 2016).

O fim da deposição dos sedimentos lacustres ocorreu de forma diferenciada nas duas unidades. Enquanto que na Formação Crato ela é marcada pela mudança para um ambiente de *sabkha* da Formação Ipubi (Nascimento *et al.*, 2016); na Formação Tremembé, houve mudança para um sistema fluvial da Formação São Paulo e dos depósitos Neógenos (Riccomini *et al.*, 2004).

7. CONCLUSÃO

Na presente dissertação foram abordados os aspectos paleobiológicos e tafonômicos de penas fósseis das bacias do Araripe (Cretáceo, NE, Brasil) e Taubaté (Paleógeno, SE), com o intuito de compreender: (i) como ocorrem no registro geológico; (ii) que animais poderiam possuir essas estruturas; (iii) os processos físico-químicos que promoveram sua preservação; (iv) as possíveis implicações paleobiológicas. Para atender esses objetivos, foram aplicadas análises de sistemática e taxonomia, tafonomia física e molecular, e aplicação de técnicas geoquímicas e de microscopia. Deste modo, os resultados obtidos no presente trabalho permitiram reconhecer, pela primeira vez os processos de preservação de penas fósseis das bacias do Araripe e de Taubaté.

Como é possível perceber no Capítulo 2 e 6 (item 6.7), a evolução tectônica das bacias do Araripe e Taubaté está diretamente associada aos eventos tectônicos ocorridos no Mesozoico e Cenozoico, cujo resultado foi a fragmentação do Gondwana e formação dos Andes (Marques *et al.*, 2014; Gianni *et al.*, 2015). Nas duas unidades, essa atividade foi responsável por reativar as zonas de cisalhamento pré-cambrianas, que na Bacia do Araripe se iniciou no final do Jurássico (Matos, 1992, 1999) e na Bacia de Taubaté no final do Paleoceno (Cogné *et al.*, 2013) (Capítulo 2 e 6, item 6.7).

Com o auxílio dos modelos evolutivos (Prum & Brush, 2002), morfológicos de penas fósseis e atuais (Lucas & Stettenheim, 1972; Sick, 1984; Proctor & Lynch, 1994; Xu & Guo, 2009), foi possível classificar estes espécimes como: (i) GP/2E-7853 e GP/2E-7854 – semiplumas; (ii) GP/2E-8771 e GP/2E-8125 – penas de contorno; (iii) GP/2E-8126 e GP/2E-8127 – penas simétricas (supostamente retrizes) (Apêndices A e B). Enquanto na Formação Tremembé essas estruturas pertenciam indubitavelmente a dinossauros avianos, na Formação Crato essa atribuição é mais controversa, uma vez que essas penas também ocorrem em dinossauros não avianos (Xing *et al.*, 2016a, 2016b). Portanto, a atribuição no nível de família não é possível, contudo, para os exemplares de idade cretacea reconhece-se que seja mais cuidadoso atribuí-las ao clado Coelurosauria e Maniraptoriforme, e Neornithes, para os de idade Paleógena. Este tipo de atribuição permite ao menos classificá-las ao nível de Divisão, Subdivisão e de Subclasse respectivamente (Prado *et al.*, 2016a, 2016b; Apêndices A e B).

Conforme visto em Prado *et al.* (2016a; 2016b; Apêndices A e B), de um modo geral,

o transporte eólico é o responsável pela ocorrência de penas no registro geológico, uma vez que esse agente é capaz de deslocar essas estruturas por grandes distâncias (Martill & Davis, 2001). Todavia, outras hipóteses também foram sugeridas, como por exemplo, pela predação de aves aquáticas por peixes de grande porte, cuja perda da pena também pode ter ocorrido por meio da “liberação de susto” (Prado *et al.*, 2016a). De qualquer modo, após serem depositadas rapidamente no fundo anóxico dos paleolagos Crato e Tremembé, a preservação ocorreu num ambiente redutor e com auxílio de esteiras microbianas presentes no substrato (Torres-Ribeiro & Borghi, 2007; Catto *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2017).

No Capítulo 6, pode-se verificar que nas duas unidades a preservação ocorreu em duas vias distintas e, em concordância com a hipótese proposta para peixes da Formação Crato (Osés, 2016): (i) pelo soterramento rápido; (ii) pela permanência prolongada nas esteiras microbianas. Na primeira via, o isolamento súbito do meio foi o responsável por impedir a completa degradação da matriz de queratina e a concentração de carbono por meio da perda dos grupos funcionais carboxila (-COOH), hidroxila (OH) e amina (NH₂). Em contrapartida, na segunda via, a preservação ocorreu em meio da atividade de micro-organismos presentes nas esteiras microbianas, que degradaram por completo a queratina, permitindo a formação de moldes externos e, a precipitação de filmes e esferas de sulfetos de ferro.

Portanto, de acordo com essa hipótese, é possível considerar que as amostras GP/2E-8771, GP/2E-7854 e GP/2E-8125 sofreram rápido soterramento, uma vez que apresentam preservação por querogenização, e são encontrados melanossomos em desses dois espécimes (GP/2E-8771 e GP/2E-8125). Por outro lado, de acordo com o estado de preservação, é muito provável que GP/2E-7853, GP/2E-8126 e GP/2E-8127 tenham tido um tempo de permanência maior na zona redutora de sulfato (Capítulos 5 e 6).

Além dessas duas variáveis, foi possível verificar que o grau de melanização também influenciou a degradação da matriz de queratina dessas penas, uma vez que os melanossomos e a melanina possuem propriedades antimicrobianas (Mackintosh, 2001). O alcance da porção melanizada em GP/2E-8771 e GP/2E-8125, promoveu a degradação de bactérias, resultando em uma decomposição incompleta e subsequente concentração de melanossomos. Já a ausência de melanização em GP/2E-7853, permitiu que houvesse uma completa deterioração da pena (Capítulo 6, item 6.3).

Com relação ao conteúdo ultraestrutural, nos fósseis do calcário da Formação Crato predominam cristais de calcita micrométricos (>5 µm) e em flocos (micrita). Enquanto

eumelanossomos (~1.43 a 1.6 μm) estão presentes na amostra GP/2E-8771, em GP/2E-7853 essas estruturas estão ausentes, sendo constituídas por estruturas esféricas (com Ø 1.78 $\mu\text{m} \pm 0.45$) que preenchem o molde externo. Em GP/2E-8125, além da similaridade ultraestrutural com as penas do Crato (microesferas com Ø 1.4 μm e eumelanossomos com tamanho de ~1.65 μm), é possível identificar estruturas cuja textura é grumosa (Capítulo 5 e 6). A associação desses últimos com as microesferas, sugerem que esses elementos representem evidências de esteiras microbianas, sendo indícios de bactérias e EPS fossilizados (Torres-Ribeiro & Borghi, 2007).

A presença de eumelanossomos em GP/2E-8771 e GP/2E-8125, sugere um padrão de coloração escuro. De fato, essa interpretação é levemente suportada pela análise do coeficiente de correlação, onde as dimensões dos melanossomos foram comparadas com as estruturas do banco de dados de Li *et al.* (2012), que indicaram associação com a cor cinza. Esse padrão de coloração, a baixa evidência de parasitas e as condições climáticas predominantemente semi-árida,/tropical-semiárida ratificam a predição feita pela Regra de Gloger. Além disso, sugere que os dinossauros avianos e não-avianos das duas unidades, possivelmente possuíam colorações similares às encontradas em aves marinhas ou da Caatinga, cuja diversidade de cores é baixa, por vezes restritas às cores preta, branca, cinza e marrom.

O presente trabalho revela o grande potencial que o estudo da pigmentação fóssil possui na reconstrução de organismos extintos, permitindo reconhecer aspectos paleoambientais pouco conhecidos. Por outro lado, esse estudo também levanta algumas perguntas referentes a: (i) como os padrões de coloração impactavam as relações intraespecífica e interespecíficas; (ii) qual relação entre parasitas e pigmentação; (iii) que mecanismo evolutivo promoveu esse padrão de coloração; (iv) relação entre a diversidade de penas e de dinossauros; (v) maior entendimento dos processos de preservação. O presente trabalho enaltece a importância que o estudo de pigmentação fóssil possui nas reconstruções paleoambientais, revelando ser possível a aplicação em outros organismos que apesar de serem bem estudados, informações sobre o padrão de coloração e as relações paleobiológicas ainda são desconhecidas, como é o caso dos pterossauros e lagartos.

8. REFERÊNCIAS

- AGIUS, C.; ROBERTS, R.J. 2003. Melano-macrophage centres and their role in fish pathology. *Journal of Fish Diseases*, Vol. **26** (9):499-509. DOI: 10.1046/j.1365-2761.2003.00485.x
- AKAZAKI, S.; TAKAHASHI, T.; NAKANO, Y.; NISHIDA, T.; MORI, H.; TAKAOKA, A.; AOKI, H.; CHEN, H.; KUNISADA, T.; KOIKE, K. 2014. Three-dimensional analysis of melanosomes isolated from B16 melanoma cells by using ultra high voltage electron microscopy. *Microscopy Research*, Vol. **2** (1):1-8. DOI: 10.4236/mr.2014.21001
- ALEM, V.A.T. 2015. Avaliação da produção e do fluxo de metano biogênico na Bacia de Taubaté, SP. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Geologia) Universidade de São Paulo. São Paulo-SP: *Instituto de Geociências*, 30 f.
- ALLEON, J.; BERNARD, S.; LE GUILLOU, C.; DAVAL, D.; SKOURI-PANET, F.; PONT, S.; DELBES, L.; ROBERT, F. 2016. Early entombment within silica minimizes the molecular degradation of microorganisms during advanced diagenesis. *Chemical Geology*, Vol. **437**, pp. 98-108. DOI: 10.1016/j.chemgeo.2016.05.034
- ARAI, M. 2000. Chapadas: Relicts of mid-Cretaceous interior seas in Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, Vol. **30** (3):432-434.
- ARAI, M. 2006. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do nordeste do Brasil. *Geociências*, Vol. **25** (1):7-15.
- ARAI, M. 2014. Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective. *Brazilian Journal of Geology*, Vol. **44** (2):339-350. DOI: 10.5327/Z2317-4889201400020012
- ARAI, M. 2016. Reply to the comments of Assine *et al.* (Comments on paper by M. Arai “Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective”). *Brazilian Journal of Geology*, Vol. **46** (1):9-13. DOI: 10.1590/2317-4889201620150046B
- ARAI, T.; HAMAJIMA, H.; KUWAHARA, S. 1980. Pyomelanin Production by *Pseudomonas aeruginosa*. *Microbiology and Immunology*, Vol. **24** (1):1-10. DOI: 10.1111/j.1348-0421.1980.tb00556.x
- ASSINE, M.L. 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geologia*, Vol. **22** (3):289-300.

- ASSINE, M.L. 1994. Paleocorrentes e paleogeografia na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geologia*, Vol. **24** (4): 223-232.
- ASSINE, M.L. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Vol. **15** (2):371-389.
- ASSINE, M.L.; QUAGLIO, F.; WARREN, L.V.; SIMÕES, M.G. 2016. Comments on paper by M. Arai “Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective”. *Brazilian Journal of Geology*, Vol. **46** (1):3-7. DOI: 10.1590/2317-4889201620150046A
- ASSINE, M.L.; CHAGAS, D.B.; MORALES, N.; FREITAS, F.I.; ARAÚJO, B.C. 2006. Camadas Batateira: Um importante marco estratigráfico do Aptiano da Bacia do Araripe. In: Anais do XLIII Congresso Brasileiro de Geologia. Aracajú-SE: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **1**, pp. 274.
- ASSINE, M.L.; PERINOTTO, J.A.J.; CUSTÓDIO, M.A.; NEUMANN, V.H.; VAREJÃO, F.G.; MESCOLOTTI, P.C. 2014. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Vol. **22** (1):3-28.
- BARDEN, H.E.; WOGELIUS, R.; LI, D.; MANNING, P.L.; EDWARDS, N.P.; van DONGEN, B.E. 2011. Morphological and geochemical evidence of eumelanin preservation in the feathers of the Early Cretaceous bird, *Gansus yumenensis*. *PLoS ONE*, Vol. **10** (6):e25494. DOI: 10.1371/journal.pone.0025494
- BARDEN, H.E.; BERGMANN, U.; EDWARDS, N.P.; EGERTON, V.M.; MANNING, P.L.; PERRY, S.; VAN VEELEEN, A.; WOGELIUS, R.A.; VAN DONGEN, B.E. 2015. Bacteria or melanosomes? A geochemical analysis of micro-bodies on a tadpole from the Oligocene Enspel Formation of Germany. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, Vol. **95** (1):33-45. DOI: 10.1007/s12549-014-0177-5
- BARDOLA, T. P. 2015. Caracterização paleoambiental dos carbonatos microbiais do membro crato, Formação Santana, Aptiano-Albiano da Bacia do Araripe. Dissertação (Mestrado em Geociências) Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS: *Instituto de Geociências*, 147 f.
- BARRETT, P.M.; EVANS, D.C.; CAMPIONE, N.E. 2015. Evolution of dinosaur epidermal structures. *Biology Letters*, Vol. **11** (6):20150229 DOI: 10.1098/rsbl.2015.0229
- BATISTA, Z.V.; VALENÇA, L.M.M.; SILVA, S.M.; NEUMANN, V.H.; SANTOS, C.A.; FAMBRINI, G.L. 2012. Análise de fácies da Formação Cariri, Bacia do Araripe,

- Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, Vol. **22** (2):3-20.
- BERGAMASCHI, S.; RODRIGUES, R.; PEREIRA, E. 2010. Oil shale from the Tremembé Formation, Taubaté Basin, Brazil. *In: AAPG International Conference and Exhibition. Rio de Janeiro-RJ: AAPG Search and Discovery*, Vol. **1**: 1-10.
- BERGMANN, U.; MORTON, R.W.; MANNING, P.L.; SELLERS, W.I.; FARRAR, S.; HUNTLEY, K.G.; WOGELIUS, R.A.; LARSON, P. 2010. *Archaeopteryx* feathers and bone chemistry fully revealed via synchrotron imaging. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. **107** (20):9060-9065. DOI: 10.1073/pnas.1001569107
- BERGMANN, U.; MANNING, P.L.; WOGELIUS, R.A. 2012. Chemical mapping of paleontological and archeological artifacts with synchrotron x-rays. *Annual Review of Analytical Chemistry*, Vol. **5**, pp. 361-389. DOI: 10.1146/annurev-anchem-062011-143019
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; MANDARIM-DE-LACERDA, A.F.; GARCIA, M.J.; CAMPOS, C.C. 2002a. Jazigo Rodovia Quiririm Campos do Jordão, km 11 (Tremembé), SP. *In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M.L.C. (Eds). 2002. Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil. Brasília: Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais*, Vol. **1**, pp. 55-62.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C.; MANDARIM-DE-LACERDA, A.F.; GARCIA, M.J.; CAMPOS, C.C. 2002b. Fazenda Santa Fé (Tremembé), SP: A maior associação de fósseis do Terciário brasileiro. *In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M.L.C. (Eds). 2002. Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil. Brasília: Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais*, Vol. **1**, pp. 63-71.
- BONSER, R.H. 1995. Melanin and the abrasion resistance of feathers. *The Condor*, Vol. **97** (2):590-590. DOI: 10.2307/1369048
- BONSER, R.H.C.; DAWSON, C. 1999. The structural mechanical properties of down feathers and biomimicking natural insulation materials. *Journal of Materials Science Letters*, Vol. **18** (21):1769-1770. DOI: 10.1023/A:1006631328233
- BRANDT-NETO, M.; RICCOMINI, C.; COIMBRA, A.M.; de MATOS, S.L.F. 1991. Argilominerais da Bacia de Taubaté, SP. *Boletim IG-USP. Publicação Especial*, (9):111-115.
- BRIGGS, D.E.G. 2003. The role of biofilms in the fossilization of non-biomineralized tissues.

- In*: KRUMBEIN, W.E.; PATERSON, D.M.; ZAVARZIN, G.A. (Eds.). 2003. Fossil and Recent Biofilm: A natural history of life on Earth. Amsterdam, Netherland: *Springer Netherlands*, pp. 281-290. DOI: 10.1007/978-94-017-0193-8_18
- BRIGGS, D.E.G.; SUMMONS, R.E. 2014. Ancient biomolecules: their origins, fossilization, and role in revealing the history of life. *Bioessays*, Vol. **36** (5):482-490. DOI: 10.1002/bies.201400010
- BRIGGS, D.E.G.; WILBY, P.R.; PÉREZ-MORENO, B.P.; SANZ, J.L.; FREGENAL-MARTÍNEZ, M. 1997. The mineralization of dinosaur soft-tissue in the Lower Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Journal of the Geological Society*, Vol. **154** (4):587-588. DOI: 10.1144/gsjgs.154.4.0587
- BRITO NEVES, B.B.; VAN SCHMUS, W.R.; FETTER, A. 2002. North-western Africa-North-eastern Brazil. Major tectonic links and correlation problems. *Journal of African Earth Sciences*, Vol. **34** (3-4):275-278. DOI: 10.1016/S0899-5362(02)00025-8
- BUENO, G.V. 1996. Serra do Tonã: um elo stratigráfico entre as bacias de Tucano Norte (BA) e Araripe (CE), nordeste do Brasil. *In*: Simpósio sobre o Cretáceo no Brasil, Rio Claro-SP: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **1**, pp. 143-146.
- BURGOYNE, T.; O'CONNOR, M N.; SEABRA, M C.; CUTLER, D.F.; FUTTER, C.E. 2015. Regulation of melanosome number, shape and movement in the zebrafish retinal pigment epithelium by OA1 and PMEL. *Journal of Cell Science*, Vol. **128** (7):1400-1407. DOI: 10.1242/jcs.164400
- BURTT JR, E.H.; ICHIDA, J.M. 2004. Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor*, Vol. **106** (3):681-686. DOI: 10.1650/7383
- BUSH, W.D., GARGUILO, J.; ZUCCA, F.A.; ALBERTINI, A.; ZECCA, L.; EDWARDS, G.S.; NEMANICH, R.J.; SIMON, J.D. 2006. The surface oxidation potential of human neuromelanin reveals a spherical architecture with a pheomelanin core and a eumelanin surface. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. **103** (40):14785-14789. DOI: 10.1073/pnas.0604010103
- CAIRNS, D.K. 1986. Plumage colour in pursuit-diving seabirds: Why do penguins wear tuxedos?. *Bird Behaviour*, Vol. **6** (2):58-65. DOI: 10.3727/015613886792195225
- CANFIELD, D.E.; RAISWELL, R. 1991. Pyrite formation and fossil preservation. *In*: ALLISON, P.A.; BRIGGS, D.E.G. 1991. Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record. *Springer*, pp. 337-387.

- CARNEY, R.M.; VINTHER, J.; SHAWKEY, M.D.; D'ALBA, L.; ACKERMANN, J. 2012. New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather. *Nature Communications*, Vol. **3**, pp. 1-6. DOI: 10.1038/ncomms1642
- CARVALHO, A.M.A.; VIDAL, A.C.; KIAN, C.H. 2011. Delimitação do embasamento da Bacia de Taubaté. *Revista do Instituto de Geociências – USP*, Vol. **11** (1):19-32. DOI: 10.5327/Z1519-874X2011000100002
- CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A. 1989. A Icnocenose da Bacia de Taubaté: Significado Paleoambiental. In: Sociedade Brasileira de Paleontologia. 1989. Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Curitiba-PR: *Sociedade Brasileira de Paleontologia*, Vol. **1** (1989):106-107.
- CARVALHO, I.S.; VIANA, M.S.S.; FILHO, M.F.D.L. 1995. Os icnofósseis de dinossauros da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará-Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **67** (4):433-442.
- CARVALHO, I.S.; FREITAS, F.I.; NEUMANN, V. 2012. Chapada do Araripe. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C.D.R.; ALMEIDA, F.F.M.; BARTORELLI, A. 2012. Geologia do Brasil. São Paulo-SP: *Beca*, pp. 510-513.
- CARVALHO, I.S.; NOVAS, F.E.; AGNOLÍN, F.L.; ISASI, M.P.; FREITAS, F.I.; ANDRADE, J.A. 2015a. A Mesozoic bird from Gondwana preserving feathers. *Nature Communications*, Vol. **6**, pp.1-5. DOI: 10.1038/ncomms8141
- CARVALHO, I.S.; NOVAS, F.E.; AGNOLÍN, F.L.; ISASI, M.P.; FREITAS, F.I.; ANDRADE, J.A. 2015b. Um novo gênero e espécie de Ave enantiornithine do Cretáceo Inferior do Brasil. *Brazilian Journal of Geology*, Vol. **45** (2):161-171. DOI: 10.1590/23174889201500020001
- CASSEDANE, J. 1965. Índice de sulfures sédimentaires de Taboca (Município de Crato, Etat du Ceará, Brésil). *Bulletin de la Société Géologique de France*, Vol. **S7-VII** (7):177-186. DOI: 10.2113/gssgfbull.S7-VII.1.177
- CASTRO, A.C.J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 1988a. Um coprólito de tetrápode na Bacia de Taubaté, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **60** (4):493-494.
- CASTRO, A.C.J.; FERNANDES, A.C.S.; CARVALHO, I.S. 1988b. Coprólitos de aves da Bacia de Taubaté, SP. In: Anais do XXXV Congresso Brasileiro de Geologia. Belém-PA: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **6**, pp. 2358-2370.

- CASTRO, D.L.; CASTELO BRANCO, R.M.G. 1999. Caracterização da arquitetura interna das bacias do Vale do Cariri (NE do Brasil) com base em modelagem gravimétrica 3-D. *Brazilian Journal of Geophysics*, Vol. **17** (2-3):129-144. DOI: 10.1590/S0102-261X1999000200003
- CASTRO, J.C.; VALENÇA, L.M.M.; NEUMANN, V.H. 2006. Ciclos e sequências deposicionais das Formações Rio da Batateira e Santana (Andar Alagoas), Bacia do Araripe, Brasil. *Geociências*, Vol. **25** (3):289-296.
- 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*, Vol. **341**, pp. 304-315. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2016.05.007
- CÉSARINI, J.P. 1996. Melanins and their possible roles through biological evolution. *Advances in Space Research*, Vol. **18** (12):35-40. DOI: 10.1016/0273-1177(96)00025-7
- CHAGAS, D.B.D.; ASSINE, M.L.; FREITAS, F.I.D. 2007. Fácies sedimentares e ambientes deposicionais da Formação Barbalha no Vale do Cariri, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Geociências*, Vol. **26** (4):313-322.
- CHAGAS, R.B.A.; MENDONÇA-FILHO, J.G.; MENDONÇA, J.O.; MENEZES, T.R. 2009. Caracterização palinofaciológica de uma sucessão sedimentar oligocênica da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté. *Revista Brasileira de Paleontologia*, Vol. **12** (3):257-266. DOI: 10.4072/rbp.2009.3.08
- CLARKE, J.A. 2013. Feathers before flight. *Science*, Vol. **340** (6133):690–692 DOI: 10.1126/science.1235463
- CLARKE, J.A.; KSEPKA, D.T.; SALAS-GISMONDI, R.; ALTAMIRANO, A.J.; SHAWKEY, M.D.; D'ALBA, L.; VINTHER, J.; DEVRIES, T.J.; BABY, P. 2010. Fossil evidence for evolution of the shape and color of penguin feathers. *Science*, Vol. **330** (6006):954-957. DOI: 10.1126/science.1193604
- CLARKE, J.A.; CHATTERJEE, S.; LI, Z.; RIEDE, T.; AGNOLIN, F.; GOLLER, F.; ISASI, M.P.; MARTINIONI, D.R.; MUSSEL, F.J.; NOVAS, F.E. 2016. Fossil evidence of the avian vocal organ from the Mesozoic. *Nature*, Vol. **538** (7626):502-505. DOI: 10.1038/nature19852
- CLEMENTS, T.; DOLOCAN, A.; MARTIN, P.; PURNELL, M.A.; VINTHER, J.; GABBOTT, S.E. 2016. The eyes of *Tullimonstrum* reveal a vertebrate affinity. *Nature*, Vol. **532** (7600):500-503. DOI: 10.1038/nature17647

- COGNÉ, N.; GALLAGHER, K.; COBBOLD, P.R. 2011. Post-rift reactivation of the onshore margin of southeast Brazil: Evidence from apatite (U–Th)/He and fission-track data. *Earth and Planetary Science Letters*, Vol. **309** (1):118-130. DOI: 10.1016/j.epsl.2011.06.025
- COGNÉ, N.; COBOOLD, P.R.; RICCOMINI, C.; GALLAGHER, K. 2013. Tectonic setting of the Taubaté Basin (southeastern Brazil): Insights from regional seismic profiles and outcrop data. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. **42**, pp. 194-204. DOI: 10.1016/j.jsames.2012.09.011
- COLLEARY, C.; DOLOCAN, A.; GARDNER, J.; SINGH, S.; WUTTKE, M.; RABENSTEIN, R.; HABERSETZER, J.; SCHAAL, S.; FESEHA, M.; CLEMENS, M.; JACOBS, B.F.; CURRANO, E.D.; JACOBS, L.L.; SYLVESTERSEN, R.L.; GABBOTT, S.E.; VINTHER, J. 2015. Chemical, experimental, and morphological evidence for diagenetically altered melanin in exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, Vol. **112** (41):12592-12597. DOI: 10.1073/pnas.1509831112
- COIMBRA, J.C.; ARAI, M.; CARREÑO, A.L. 2002. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Geobios*, Vol. **35** (6):687-698. DOI: 10.1016/S0016-6995(02)00082-7
- COWAN, P.J. 1972. The contrast and coloration of sea-birds: An experimental approach. *Ibis*, Vol. **114** (3):390-393. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1972.tb00837.x
- DANCE, A. 2016. News Feature: Prehistoric animals, in living color. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, Vol. **113** (31):8552-8556. DOI: 10.1073/pnas.1610795113
- DAVIS, P.G.; BRIGGS, D.E.G. 1995. Fossilization of feathers. *Geology*, Vol. **23** (9):783-786. DOI: 10.1130/0091-7613(1995)023<0783:FOF>2.3.CO;2
- DAVIS, P.G.; BRIGGS, D.E.G. 1998. The impact of decay and disarticulation on the preservation of fossils birds. *Palaios*, Vol. **13** (1):3-13. DOI: 10.1043/0883-1351(1998)013<0003:TIODAD>2.0.CO;2
- DECKER, H.; VAN HOLDE, K.E. 2010. Oxygen and the Evolution of Life. *Springer*. 183 p.
- DÉFARGE, C.; TRICHET, J.; JAUNET, A.M.; ROBERT, M.; TRIBBLE, J.; SANSONE, F.J. 1996. Texture of microbial sediments revealed by cryo-scanning electron microscopy. *Journal of Sedimentary Research*, Vol. **66** (5):935-947. DOI: 10.1306/D4268446-2B26-

11D7-8648000102C1865D

- DELGADO, A.D.O.; BUCK, P.V.; OSÉS, G.L.; GHILARDI, R.P.; RANGEL, E.C.; PACHECO, M.L.A.F. 2014. Paleometry: A brand new area in Brazilian science. *Materials Research*, Vol. **17** (6):1434-1441. DOI: 10.1590/1516-1439.288514
- DELL'ANGELICA, E.C. 2003. Melanosome biogenesis: shedding light on the origin of an obscure organelle. *Trends in Cell Biology*, Vol. **13** (10):503-506. DOI: 10.1016/j.tcb.2003.08.001
- DIAS-BRITO, D.; TIBANA, P. 2015. Calcários do Cretáceo do Brasil, um atlas. Rio Claro-SP: UNESPETRO.
- DOVE, C.J.; KOCH, S.L. 2011. Microscopy of feathers: a practical guide for forensic feather identification. *Microscope*, Vol. **59** (2):15-61.
- DUARTE, L., & MANDARIM-DE-LACERDA, A. F. 1992. Flora Cenozóica do Brasil: Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, São Paulo. I. Celastraceae, Loganiaceae e Typhaceae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **64** (1):29-41.
- DUBEY, S.; ROULIN, A. 2014. Evolutionary and biomedical consequences of internal melanins. *Pigment Cell & Melanoma Research*, Vol. **27** (3):327-338. DOI: 10.1111/pcmr.12231
- DUNHAM, R.J. 1962. Classification of carbonate rocks according to depositional textures. In: HAM, W.E. (ed.). 1962. Classification of carbonate rocks – A symposium. *American Association of Petroleum Geologists – Memoir*, Vol. **1**, pp. 108-121.
- DUNLOP, J.A. 2007. A large parasitengonid mite (Acari, Erythraeoidea) from the early Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Fossil Record*, Vol. **10** (2):91-98. DOI: 10.1002/mmng.200700001
- EDWARDS, N.P.; MANNING, P.L.; WOGELIUS, R.A. 2014. Pigments through time. *Pigment Cell & Melanoma Research*, Vol. **27** (5):684-685. DOI: 10.1111/pcmr.12271
- EDWARDS, N.P.; VAN VEELLEN, A.; ANNÉ, J.; MANNING, P.L.; BERGMANN, U.; SELLERS, W.I.; EGERTON, V.M.; SOKARAS, D.; ALONSO-MORI, R.; WAKAMATSU, K.; ITO, S.; WOGELIUS, R.A. 2016. Elemental characterisation of melanin in feathers via synchrotron X-ray imaging and absorption spectroscopy. *Scientific Reports*, Vol. **6**, pp: 34002. DOI: 10.1038/srep34002
- EGERTON, V.M.; WOGELIUS, R.A.; NORELL, M.A.; EDWARDS, N.P.; SELLERS, W.I.; BERGMANN, U.; SOKARAS, D.; ALONSO-MORI, R.; IGNATYEV, K.; VAN

- VEELEN, A.; ANNÉ, J.; VAN DONGEN, B.; KNOLL, F.; MANNING, P.L. 2015. The mapping and differentiation of biological and environmental elemental signatures in the fossil remains of a 50 million year old bird. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, Vol. **30** (3):627-634. DOI: 10.139/c4a00395k
- ELIASON, C.M.; BITTON, P.P.; SHAWKEY, M.D. 2013. How hollow melanosomes affect iridescent colour production in birds. *Proceedings of The Royal Society B*, Vol. **280** (1767):20131505. DOI: 10.1098/rspb.2013.1505
- ELIASON, C.M.; SHAWKEY, M.D.; CLARKE, J.A. 2016. Evolutionary shifts in the melanin-based color system of birds. *Evolution*, Vol. **70** (2):445-455. DOI: 10.1111/evo.12855
- FAIRCHILD, T.R.; ROHN, R.; DIAS-BRITO, D. 2015. Microbialitos do Brasil: do Pré-Cambriano ao recente, um atlas. Rio Claro-SP: *UNESPETRO*.
- FAMBRINI, G.L.; NEUMANN, V.H.M.L.; SILVA-FILHO, W.F.; VALENÇA, L.M.M.; LIMA-FILHO, M.; BARBOSA, J.A.; TESSER-JÚNIOR, S.; SOUZA, B.Y.C. 2007. Sistemas lacustres da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil: Resposta à subsidência e tectônica de Bacias Rifte. *In: XXII Simpósio de Geologia do Nordeste*. Natal-RN: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **1** (1):227.
- FAMBRINI, G.L.; MENEZES-FILHO, J.A.B.; JESUÍNO, P.C.L.; ARAÚJO, J.T.; LIMA DURVAL, L.G.; NEUMANN, V.H.D.M.L. 2015. Sucessão faciológica da Formação Barbalha, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, Vol. **25** (1):137-164. DOI: 10.18190/1980-8208/estudosgeologicos.v25n1p137-164
- FARA, E.; SARAIVA, A.Á.F.; CAMPOS, D.A.; MOREIRA, J.K.; SIEBRA, D.C.; KELLNER, A.W.A. 2005. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. **218** (1):145-160. DOI: 10.1016/j.palaeo.2004.12.012
- FARIA, D.L.A.; LOPES, F.N. 2007. Heated goethite and natural hematite: can raman spectroscopy be used to differentiate them? *Vibrational Spectroscopy*, Vol. **45** (2):117-121. DOI: 10.1016/j.vibspec.2007.07.003
- FARINA, M. 1974. Seqüência plumbífera do Araripe — mineralização sulfetada no Cretáceo sedimentar brasileiro. *In: Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia*. Porto

- Alegre-RS: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **6**, pp. 61-77.
- FENG, R.; MALEY, J.M.; SCHATTE, G.; HOFFMEYER, R.E.; BRINK, K.S.; ELLIS, T.; BRINKMAN, D.; SAMMYNAIKEN, R. 2016. Chemical and structural information from the enamel of a *Troodon* tooth leading to an understanding of diet and environment. *Applied Spectroscopy*, Vol. **70** (11):1883–1890. DOI: 10.1177/0003702816653123
- FERNANDES, F.L.; CHANG, H.K. 2001. Modelagem gravimétrica da Bacia de Taubaté – Vale do Rio Paraíba do Sul, leste do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geofísica*, Vol. **19** (2):131-144. DOI: 10.1590/S0102-261X2001000200002
- FERNANDES, F.L.; CHANG, H.K. 2003. Arcabouço estrutural da Bacia de Taubaté-SP. In: Simpósio Nacional de Estudos Tectônicos. Búzios-RJ: *Sociedade Brasileira de Geologia*. Boletim de Resumos, Vol. **9**, pp. 367-370.
- FERRARI, A.C.; ROBERTSON, J. 2000. Interpretation of Raman spectra of disordered and amorphous carbon. *Physical review B*, Vol. **61** (20):14095. DOI: 10.1103/PhysRevB.61.14095
- FERRARI, A.C.; ROBERTSON, J. 2001. Resonant Raman spectroscopy of disordered, amorphous, and diamondlike carbon. *Physical Review B*, Vol. **64** (7):075414. DOI: 10.1103/PhysRevB.64.075414
- FISHELSON, L.; GOLANI, D.; RUSSELL, B.; GALIL, B.; GOREN, M. 2012. Melanization of the alimentary tract in lizardfishes (Teleostei, Aulopiformes, Synodontidae). *Environmental Biology of Fishes*, Vol. **95** (2):195-200. DOI: 10.1007/s10641-012-9982-8
- FIELD, D.J.; D'ALBA, L.; VINTHER, J.; WEBB, S.M.; GEARTY, W.; SHAWKEY, M.D. 2013. Melanin concentration gradients in modern and fossil feathers. *PLoS ONE*, Vol. **8** (3):1-6. DOI: 10.1371/journal.pone.0059451
- FLÜGEL, E. 2004. Microfacies of carbonate rocks: Analysis, interpretation and application. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg*, 976 p.
- FÖLLMI, K.B. 2012. Early Cretaceous life, climate and anoxia. *Cretaceous Research*, Vol. **35**, pp. 230-257. DOI: 10.1016/j.cretres.2011.12.005
- FOLK, R.L. 1980. Petrology of sedimentary rocks. 2nd Edition. Austin, Texas: *Hemphill Publishing Company*, 182 p.
- FRANCO-MAGALHAES, A.O.B.; CUGLIERI, M.A.A.; HACKSPACHER, P.C.; SAAD, A.R. 2014. Long-term landscape evolution and post-rift reactivation in the southeastern Brazilian passive continental margin: Taubaté Basin. *International Journal of Earth*

Sciences, Vol. **103** (2): 441-453. DOI: 10.1007/s00531-013-0967-4

- FRANZEN, J.L. 1985. Exceptional preservation of Eocene vertebrates in the lake deposit of Grube Messel (West Germany). *Philosophical Transactions of Royal Society B.*, Vol. **311** (1148): 181-186. DOI: 10.1098/rstb.1985.0150
- FREITAS, B.T. 2014. A Formação Marizal (Aptiano) na Bacia do Tucano (BA): Contribuições à análise da arquitetura de depósitos fluviais e implicações paleobiogeográficas. Tese (Doutor em Geologia) Universidade de São Paulo. São Paulo-SP: *Instituto de Geociências*, 175 f.
- GABBOTT, S.E.; DONOGHUE, P.C.; SANSOM, R.S.; VINTHER, J.; DOLOCAN, A.; PURNELL, M.A. 2016. Pigmented anatomy in Carboniferous cyclostomes and the evolution of the vertebrate eye. *Proceedings of the Royal Society B*, Vol. **283** (1836):20161151. DOI: 10.1098/rspb.2016.1151
- GALVÁN, I.; JORGE, A. 2015. Dispersive Raman spectroscopy allows the identification and quantification of melanin types. *Ecology and Evolution*, Vol. **5** (7):1425-1431. DOI: 10.1002/ece3.1453
- GIANNI, G.M.; NAVARRETE, C.G.; FOLGUERA, A. 2015. Synorogenic foreland rifts and transtensional basins: A review of Andean imprints on the evolution of the San Jorge Gulf, Salta Group and Taubaté basins. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. **64** (2):288-306. DOI: 10.1016/j.jsames.2015.08.004
- GLASS, K.; ITO, S.; WILBY, P.R.; SOTA, T.; NAKAMURA, A.; BOWERS, C.R.; VINTHER, J.; DUTTA, S.; SUMMONS, R.; BRIGGS, D.E.G.; WAKAMATSU, K.; SIMON, J.D. 2012. Direct chemical evidence for eumelanin pigment from the Jurassic period. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. **109** (26):10218-10223. DOI: 10.1073/pnas.1118448109
- GLASS, K.; ITO, S.; WILBY, P.R.; SOTA, T.; NAKAMURA, A.; BOWERS, C.R.; MILLER, K.E.; DUTTA, S.; SUMMONS, R.E.; BRIGGS, D.E.G.; WAKAMATSU, K.; SIMON, J.D. 2013. Impact of diagenesis and maturation on the survival of eumelanin in the fossil record. *Organic Geochemistry*, Vol. **64**. pp. 29-37. DOI: 10.1016/j.orggeochem.2013.09.002
- GLOGER, C.L. 1833. Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klima's. Alemanha: *Breslau August Schulz & Co.*, 197 p.
- GLUCKMAN, T.L.; CARDOSO, G.C. 2010. The dual function of barred plumage in birds:

- camouflage and communication. *Journal of Evolutionary Biology*, Vol. **23** (11):2501-2506. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02109.x
- GOLDSTEIN, G.; FLORY, K.R.; BROWNE, B.A.; MAJID, S.; ICHIDA, J.M.; BURTT, E.H., JR. 2004. Bacterial degradation of black and white feathers. *The Auk*, Vol. **121** (3):656-659. DOI: 10.1642/0004-8038(2004)121[0656:BDOBAW]2.0.CO;2
- GORNIK, T.; HARASZTI, T.; GARAMUS, V.M.; BUCK, A.R.; SENKBEIL, T.; PRIEBE, M.; HEDBERG-BUENZ, A.; KOEHN, D.; GRUNZE, M.; ANDERSON, M.G.; ROSENHAHN. 2014. Nano-scale morphology of melanosomes revealed by small-angle X-ray scattering. *PLoS One*, Vol. **9** (3):e90884. DOI: 10.1371/journal.pone.0101746
- GRANDE, J.M.; NEGRO, J.M.; TORRES, M.J. 2004. The evolution of bird plumage colouration a role for a feather degrading bacteria. *Ardeola*, Vol. **51** (2):375-383.
- GREN, J.A.; SJÖVALL, P.; ERIKSSON, M.E.; SYLVESTERSEN, R.L.; MARONE, F.; SIGFRIDSSON CLAUSS, K.G.; TAYLOR, G.J.; CARLSON, S.; UVDAL, P.; LINDGREN, J. 2017. Molecular and microstructural inventory of an isolated fossil bird feather from the Eocene Fur Formation of Denmark. *Palaeontology*, Vol. **60** (1):73-90. DOI: 10.1111/pala.12271
- GRIMALDI, D.; CASE, G.R. 1995. A feather in amber from the Upper Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates*, (3126):1-6.
- GUERIAU, P.; BERTRAND, L. 2015. Deciphering exceptional preservation of fossils through trace elemental imaging. *Microscopy Today*, Vol. **23** (3):20-25. DOI: 10.1017/S1551929515000024
- GUNDERSON, A.R., FRAME, A.M.; SWADDLE, J.P.; FORSYTH, M.H. 2008. Resistance of melanized feathers to bacterial degradation. *Journal of Avian Biology*, Vol. **39** (5):539-545. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2008.04413.x
- HADLEY, M.E. 1972. Functional significance of vertebrate integumental pigmentation. *American Zoologist*, Vol. **12** (1):63-76. DOI: 10.1093/icb/12.1.63
- 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*, Vol. **17** (2):118-122.
- HAUGARVOLL, E.; THORSEN, J.; LAANE, M.; HUANG, Q.; KOPPANG, E.O. 2006. Melanogenesis and evidence for melanosome transport to the plasma membrane in a CD83+ teleost leukocyte cell line. *Pigment Cell Research*, Vol. **19** (3):214-225. DOI:

10.1111/j.1600-0749.2006.00297.x

- 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*, Vol. **57** (2):677-694. DOI: 10.1111/j.1365-3091.2009.01114.x
- HILL, G.E.; MCGRAW, K.J. 2006. Bird Coloration Volume II: Function and Evolution. Cambridge-Massachusetts: *Harvard University Press*, p. 477.
- HORČIČKO, J.; BOROVSANÝ, J.; DUCHOŇ, J.; PROCHÁZKOVÁ, B. 1973. Distribution of zinc and copper in pigmented tissues. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie*, Vol. **354** (2):203-204. DOI: 10.1515/bchm2.1973.354.1.203
- HUANG, D.; ENGEL, M.S.; CAI, C.; WU, H.; NEL, A. 2012. Diverse transitional giant fleas from the Mesozoic era of China. *Nature*, Vol. **483** (7388):201-204. DOI: 10.1038/nature10839
- HUANG, Z.; LUI, H.; CHEN, X.K.; ALAJLAN, A.; MCLEAN, D.I.; ZENG, H. 2004. Raman spectroscopy of in vivo cutaneous melanin. *Journal of Biomedical Optics*, Vol. **9** (6):1198-1205. DOI: 10.1117/1.1805553
- INIESTO, M.; LOPEZ-ARCHILLA, A.I.; FREGENAL-MARTÍNEZ, M.; BUSCALIONI, A.D.; GUERRERO, M.C. 2013. Involvement of microbial mats in delayed decay: an experimental essay on fish preservation. *Palaios*, Vol. **28** (1):56-66. DOI: 10.2110/palo.2011.p11-099r
- INIESTO, M.; LAGUNA, C.; FLORIN, M.; GUERRERO, M.C.; CHICOTE, A.; BUSCALIONI, A.D.; LOPEZ-ARCHILLA, A.I. 2015a. The impact of microbial mats and their microenvironmental conditions in early decay of fish. *Palaios*, Vol. **30** (11):792-801. DOI: 10.2110/palo.2014.086
- INIESTO, M.; ZEYEN, N.; LÓPEZ-ARCHILLA, A.I.; BERNARD, S.; BUSCALIONI, Á.D.; GUERRERO, M.C.; BENZERARA, K. 2015b. Preservation in microbial mats: mineralization by a talc-like phase of a fish embedded in a microbial sarcophagus. *Frontiers in Earth Science*, Vol. **3**., pp. 1-13. DOI: 10.3389/feart.2015.00051
- INIESTO, M.; BUSCALIONI, Á.D.; GUERRERO, M.C.; BENZERARA, K.; MOREIRA, D.; LÓPEZ-ARCHILLA, A.I. 2016. Involvement of microbial mats in early fossilization by decay delay and formation of impressions and replicas of vertebrates and invertebrates. *Scientific Reports*, Vol. **6**:25716. DOI: 10.1038/srep25716

- ITO, S. 2003. A chemist's view of melanogenesis. *Pigment Cell Research*, Vol. **16** (3):230-236. DOI: 10.1034/j.1600-0749.2003.00037.x
- JACKSON, F.D.; JIN, X.; SCHIMITT, J.G. 2009. Fungi in a Lower Cretaceous turtle egg from China: Evidence of ecological interactions. *Palaios*, Vol. **24** (12):840-845. DOI: 10.2110/palo.2009.p09-053r
- JOHNSON, K.P.; BUSH, S.E.; CLAYTON, D.H. 2005. Correlated evolution of host and parasite size: Tests of Harrison's rule using birds and lice. *Evolution* Vol., **59** (8):1744-1753. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01823.x
- KAMILAR, J.M.; BRADLEY, B.J. 2011. Interspecific variation in primate coat colour supports Gloger's rule. *Journal of Biogeography*, Vol. **38** (12):2270-2277. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02587.x
- KELLNER, A.W.A. 2002. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M.L.C. (Eds). 2002. Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil. Brasília: *Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais*, Vol. **1**, pp. 121-130.
- KIM, K.S.; LOCKLEY, M.G.; LIM, J.D.; BUCKLEY, L.; XING, L. 2016. Small scale scrapes suggest avian display behavior by diminutive Cretaceous theropods. *Cretaceous Research*, Vol. **66**, pp. 1-5. DOI:10.1016/j.cretres.2016.04.019
- KNIGHT, T.K.; BINGHAM, P.S.; LEWIS, R.D.; SAVRDA, C.E. 2011. Feathers of the Ingersoll Shale, Eutaw Formation (Upper Cretaceous), eastern Alabama: the largest collection of feathers from north America Mesozoic rocks. *Palaios*, Vol. **26** (6):364-376. DOI: 10.2110/palo.2010.p10-091r
- KOSCHOWITZ, M.C.; FISCHER, C.; SANDER, M. 2014. Beyond the rainbow. *Science* Vol. **346** (6208):416-418 DOI: 10.1126/science.1258957
- LI, Q.; GAO, K.Q.; VINTHER, J.; SHAWKEY, M.; CLARKE, J.A.; D'ALBA, L.; MENG, Q.; BRIGGS, D.E.G.; PRUM, R.O. 2010. Plumage color patterns of an extinct dinosaur. *Science*, Vol. **327** (5971):1369-1372. DOI: 10.1126/science.1186290
- LI, Q.; GAO, K.Q.; MENG, Q.; CLARKE, J.A.; SHAWKEY, M.D.; D'ALBA, L.; PEI, R.; ELLISON, M.; NORELL, M.A.; VINTHER, J. 2012. Reconstruction of *Microraptor* and the evolution of iridescent plumage. *Science*, Vol. **335** (6073):1215-1219. DOI: 10.1126/science.1213780

- LI, Q.; CLARKE, J.A.; GAO, K.Q.; ZHOU, C.F.; MENG, Q.; LI, D.; D'ALBA, L.; SHAWKEY, M.D. 2014. Melanosome evolution indicates a key physiological shift within feathered dinosaurs. *Nature*, Vol. **507** (7492):350-353. DOI: 10.1038/nature12973
- LIEBIG, K.; WESTALL, F.; SCHMITZ, M. 1996. A study of fossil microstructures from the Eocene Messel Formation using Transmission Electron Microscopy. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Monatshefte*, (4):218-231.
- LIMA, M.R. 1978. Estudo palinológico preliminar de um folhelho betuminoso da Formação Missão Velha, Chapada do Araripe. *Boletim-IG*, Vol. **9**, pp. 136-139.
- LIMA, M.R.; PERINOTTO, J.A.J. 1984. Palinologia de sedimentos da parte superior da Formação Missão Velha, Bacia do Araripe. *Geociências*, Vol. **3** (1):67-76.
- LIMA, M.R.; SALARD-CHEBOLDAEFF, M.; SUGUIO, K. 1985. Étude palynologique de la Formation Tremembé, Tertiaire du Basin de Taubaté (Etat de São Paulo, Brésil), d'après les échantillons du sondage n. 42 du CNP. In: CAMPOS, D.A. (Ed.). 1985. Coletânea de trabalhos Paleontológicos. Brasília-DF: *Departamento Nacional de Produção Mineral*, pp. 379-393.
- LINDGREN, J. 2016. Fossil pigments. *Current Biology*, Vol. **26** (11):R445-R446. DOI: 10.1016/j.cub.2016.01.058
- LINDGREN, J.; UVDAL, P.; SJÖVALL, P.; NILSSON, D.E.; ENGDAHL, A.; SCHULTZ, B.P.; THIEL, V. 2012. Molecular preservation of the pigment melanin in fossil melanosomes. *Nature Communications*, Vol. **3**. pp. 824-831. DOI: 10.1038/ncomms1819
- LINDGREN, J.; SJÖVALL, P.; CARNEY, R.M.; UVDAL, P.; GREN, J.A.; DYKE, G.; SCHULTZ, B.P.; SHAWKEY, M.D.; BARNES, K.R.; POLCYN, M.J. 2014. Skin pigmentation provides evidence of convergent melanism in extinct marine reptiles. *Nature*, Vol. **506** (7489):484–488. DOI: 10.1038/nature12899
- LINDGREN, J.; MOYER, A.; SCHWEITZER, M.H.; SJÖVALL, P.; UVDAL, P.; NILSSON, D.E.; HEIMDAL, J.; ENGDAHL, A.; GREN, J.A.; SCHULTZ, B.P.; KEAR, B.P. 2015a. Interpreting melanin-based coloration through deep time: a critical review. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, Vol. **282** (1813):20150614. DOI: 10.1098/rspb.2015.0614
- LINDGREN, J.; SJÖVALL, P.; CARNEY, R.M.; CINCOTTA, A.; UVDAL, P.; HUTCHESON, S.W.; GUSTAFSSON, O.; LEFÈVRE, U.; ESCUILLIÉ, F.; HEIMDAL, J.; ENGDAHL, A.; GREN, J.A.; KEAR, B.P.; WAKAMATSU, K.; YANS, J.;

- GODEFROIT, P. 2015b. Molecular composition and ultrastructure of Jurassic paravian feathers. *Scientific Reports*, Vol. **5**, pp. 1-13 DOI: 10.1038/srep13520
- LINS, C.A.C. 2011. Mapeamento geoquímico da Bacia do Araripe. *In: XIII Brasileiro de Geoquímica – III Simpósio de Geoquímica dos países do Mercosul*. Gramado-RS: *Sociedade Brasileira de Geoquímica*, pp. 1745-1748.
- LOBO, A.O.; MARTIN, A.A.; ANTUNES, E.F.; TRAVA-AIROLDI, V.J.; CORAT, E.J. 2005. Caracterização de materiais carbonosos por espectroscopia Raman. *Revista Brasileira de Aplicações de Vácuo*, Vol. **24** (2):98-103. DOI: 10.17563/rbav.v24i2.99
- LOCKLEY, M.G.; MCCREA, R.T.; BUCKLEY, L.G.; LIM, J.D.; MATTHEWS, N.A.; BREITHAUPT, B.H.; HOUCK, K.J.; GIERLINSKI, G.D.; SURMIK, D.; KIM, K.S.; XING, L.; KONG, D.Y.; CART, K.; MARTIN, J.; HADDEN, G. 2016. Theropod courtship: large scale physical evidence of display arenas and avian-like scrape ceremony behaviour by Cretaceous dinosaurs. *Scientific Reports*, Vol. **6**, pp. 1-10. DOI: 10.1038/srep18952
- LOUREIRO, M.R.B; CARDOSO, J.N. 1987. Avaliação geoquímica de um perfil estratigráfico do xisto do Vale do Paraíba (Tremembé). *In: Congresso Brasileiro de Geoquímica*. Porto Alegre-RS: *Sociedade Brasileira de Geoquímica*, Vol. **2**, pp. 507-520.
- LOUREIRO, M.R.B; CARDOSO, J.N. 1990. Aromatic hydrocarbons in the Paraíba Valley oil shale. *Organic Geochemistry*, Vol. **15** (4): 351-359. DOI: 10.1016/0146-6380(90)90161-R
- LOWE, C.B.; CLARKE, J.A.; BAKER, A.J.; HAUSSLER, D.; EDWARDS, S.V. 2015. Feather development genes and associated regulatory innovation predate the origin of Dinosauria. *Molecular Biology and Evolution*, Vol. **32** (1):23-28. DOI: 10.1093/molbev/msu309
- LUCAS, A.M.; STETTENHEIM, P.R. 1972. Avian Anatomy: Integument (Part 1 & 2). *Agriculture Handbook*, 362, 750 p.
- MABESOONE, J.M. 1986. Petrografia de alguns sedimentos calcários e microclásticos do Grupo Araripe (Nordeste do Brasil). *In: Anais do XXXIV Congresso Brasileiro de Geologia*. Goiânia-GO: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **1**, pp. 262-270
- MACKINTOSH, J.A. 2001. The antimicrobial properties of melanocytes, melanosomes and melanin and the evolution of black skin. *Journal of Theoretical Biology*, Vol. **211** (2):101-

113. DOI: 10.1006/jtbi.2001.2331

- MAISEY, J.G. (Ed.). 1991. Santana Fossils: an Illustrated Atlas. New Jersey: *TFH Publications Inc.* 459 p.
- MALABARBA, M.C. 2000. Os peixes da Formação Tremembé e paleobiogeografia da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos*, Vol. **5** (6):36-46.
- MANNING, P.L.; EDWARDS, N.P.; WOGELIUS, R.A.; BERGMANN, U.; BARDEN, H.E.; LARSON, P.L.; SCHWARZ-WINGS, D.; EGERTON, V.M.; SOKARAS, D.; MORI, R.A.; SELLERS, W.I. 2013. Synchrotron-based chemical imaging reveals plumage patterns in a 150 million year old early bird. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, Vol. **28** (7):1024-1030. DOI: 10.1039/C3JA50077B
- MARQUES, A. 1990. Evolução tectono-sedimentar e perspectivas exploratórias da Bacia de Taubaté, São Paulo, Brasil. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Vol. **4** (3):253-262.
- MARQUES, F.O.; NOGUEIRA, F.C.C.; BEZERRA, F.H.R.; CASTRO, D.L. 2014. The Araripe Basin in NE Brazil: An intracontinental graben inverted to a high-standing horst. *Tectonophysics*, Vol. **630**, pp. 251-264. DOI: 10.1016/j.tecto.2014.05.029
- MARTILL, D.M. 1987. Prokaryote mats replacing soft tissues in Mesozoic marine reptiles. *Modern Geology*, Vol. **11** (3):265-269.
- MARTILL, D.M. 1993. Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. Field Guide to Fossils no. 5. London: *The Palaeontological Association*, 159 p.
- MARTILL, D.M. 2008. First pterosaur remains from the Exu Formation (Cretaceous) of the Araripe Basin, Brazil. *Zitteliana*, Vol. **28** (Series B):243-248.
- MARTILL, D.M.; WILBY, P.R. 1994. Lithified prokaryotes associated with fossil soft tissues from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. *Kaupia*, Vol. **2** (1):71-77.
- MARTILL, D.M.; DAVIS, P.G. 1998. Did dinosaurs come up to scratch?. *Nature*, Vol. **396** (6711):528-529. DOI: 10.1038/25027
- MARTILL, D.M.; DAVIS, P.G. 2001. A feather with possible ectoparasite eggs from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, Vol. **219** (3):241-259.
- MARTILL, D.M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R.F. (Eds). 2007a. The Crato fossil beds of Brazil: A window into an ancient world. Cambridge: *Cambridge University Press*, 674 p.
- MARTILL, D.M.; LOVERIDGE, R.F.; HEIMHOFER, U. 2007b. Halite pseudomorphs in the

- Crato Formation (Early Cretaceous, Late Aptian-Early Albian), Araripe Basin, northeast Brazil: further evidence for hypersalinity. *Cretaceous Research*, Vol. **28** (4):613-620. DOI: 10.1016/j.cretres.2006.10.003
- MARTILL, D.M.; LOVERIDGE, L.R.; HEIMHOFER, U. 2008. Dolomite pipes in the Crato Formation fossil Lagerstätte (Lower Cretaceous, Aptian), of northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, Vol. **29** (1):78-86. DOI: 10.1016/j.cretres.2007.04.007
- MARTIN, L.D.; ROTHSCHILD, B.M.; BURNHAM, D.A. 2016. *Hesperornis* escapes plesiosaur attack. *Cretaceous Reserach*, Vol. **63**, pp. 23-27. DOI: 10.1016/j.cretres.2016.02.005
- MARTINS NETO, R.G. 2005. Estágio atual da paleoartropodologia brasileira: Hexápodes, Miriápodes, Crustáceos (Isopoda, Decapoda, Eucrustacea e Copepoda) e Quelicerados. *Arquivos do Museu Nacional*, Vol., **63** (3):471-494.
- MATOS, R.M.D. 1992. The northeast Brazilian rift system. *Tectonics*, Vol. **11** (4):766-791. DOI: 10.1029/91TC03092
- MATOS, R.M.D. 1999. History of the northeast Brazilian rift system: kinematic implications for the break-up between Brazil and West Africa. *Geological Society, Special Publications*, Vol. **153** (1):55-73. DOI: 10.1144/GSL.SP.1999.153.01.04
- MCCOY, V.E.; YOUNG, R.T.; BRIGGS, D.E. 2015a. Sediment permeability and the preservation of soft-tissues in concretions: An experimental study. *Palaios*, Vol. **30** (8):608-612. DOI: 10.2110/palo.2015.002
- MCCOY, V.E.; YOUNG, R.T.; BRIGGS, D.E. 2015b. Factors controlling exceptional preservation in concretions. *Palaios*, Vol. **30** (4):272-280. DOI: 10.2110/palo.2014.081
- MCGRAW, K.J.; SAFRAN, R.J.; WAKAMATSU, K. 2005. How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology*, Vol. **19** (5), 816-821. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2005.01032.x
- MCKELLAR, R.C.; CHATTERTON, B.D.E.; WOLFE, A.P.; CURRIE, P.J. 2011. A diverse assemblage of Late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science*, Vol. **333** (6049):1619-1622. DOI: 10.1126/science.1203344
- MCMAHON, S.; ANDERSON, R.P.; SAUPE, E.E.; BRIGGS, D.E. 2016. Experimental evidence that clay inhibits bacterial decomposers: Implications for preservation of organic fossils. *Geology*, Vol. **44** (10):867-870. DOI: 10.1130/G38454.1
- MCNAMARA, M.E. 2013. The taphonomy of colour in fossil insects and feathers.

- Paleontology*, Vol. **56** (3):557-575. DOI: 10.1111/pala.12044
- MCNAMARA, M.E.; BRIGGS, D.E.G.; ORR, P.J.; FIELD, D.J.; WANG, Z. 2013. Experimental maturation of feathers: implications for reconstructions of fossil feather colour. *Biology Letters*, Vol. **9** (3):1-6. DOI: 10.1098/rsbl.2013.0184
- MCNAMARA, M.E.; VON DONGEN, B.E.; LOCKYER, N.P.; BULL, I.D.; ORR, P.J. 2016a. Fossilization of melanosomes via sulfurization. *Palaeontology*, Vol. **59** (3):337-350. DOI: 10.1111/pala.12238
- MCNAMARA, M.E.; ORR, P.J.; KEARNS, S.L.; ALCALÁ, L.; ANADÓN, P.; PEÑALVER, E. 2016b. Reconstructing carotenoid-based and structural coloration in fossil skin. *Current Biology*, Vol. **26** (8), 1075-1082. DOI: 10.1016/j.cub.2016.02.038
- MENDONÇA FILHO, J.G.; CHAGAS, R.B.A.; MENEZES, T.R.; MENDONÇA, J.O.; SILVA, F.S.; SABADINI-SANTOS, E. 2010. Organic facies of the Oligocene lacustrine system in the Cenozoic Taubaté Basin, Southern Brazil. *International Journal of Coal Geology*, Vol. **84** (3):166-178. DOI: 10.1016/j.coal.2010.07.004
- MOHR, B.A.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.; LOVERIDGE, R.; PONS, D.; SUCERQUIA, P.A.; CASTRO-FERNANDES, M.C. 2015. *Ruffordia goeppertii* (Schizaeales, Anemiaceae) – a common fern from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeast Brazil. *Cretaceous Research*, Vol. **54**, pp. 17-26. DOI: 10.1016/j.cretres.2014.11.006
- MORAIS-NETO, J.M.; HEGARTY, K.; KARNER, G.D. 2006. Abordagem preliminar sobre paleotemperatura e evolução do relevo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, a partir da análise de traços de fissão em apatita. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Vol. **14** (1):113-119.
- MORALES, N.; ASSINE, M.L. 2015. Chapada do Araripe: A highlands oasis incrustated into the semi-arid region of northeastern Brazil. In: VIEIRA, B.C.; SALGADO, A.A.R.; SANTOS, L.J.C. 2015. Landscapes and landforms of Brazil. Amsterdam: *Springer Netherlands*, pp. 231-242. DOI: 10.1007/978-94-017-8023-0_21
- MOURA, G.J.B.; BARRETO, A.M.F. 2006. Aspectos tafonômicos da anurofauna da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, Vol. **16** (1):3-15.
- MOURA, M.V.; BORGHI, L. 2005. Análise das fácies siliciclásticas da parte superior da Formação Santana (Bacia do Araripe): Caracterização de potenciais rochas-reservatório.

In: 3º Congresso Brasileiro de P&D em Petróleo e Gás. Salvador-BA: *Instituto Brasileiro de Petróleo e Gás*, Vol. **1**, pp. 1-6.

- MOYER, A.E.; ZHENG, W.; JOHNSON, E.A.; LAMANNA, M.C.; LI, D.Q.; LACOVARA, K.J.; SCHWEITZER, M.H. 2014. Melanosomes or microbes: testing an alternative hypothesis for the origin of microbodies in fossil feathers. *Scientific Reports*, Vol. **5**, pp. 1-9. DOI: 10.1038/srep04233
- MOYER, A.E.; ZHENG, W.; SCHWEITZER, M.H. 2016. Keratin durability has implications for the fossil record: Results from a 10 year feather degradation experiment. *PLoS One*, Vol. **11** (7):e0157699. DOI: 10.1371/journal.pone.0157699
- NAIMARK, E.; KALININA, M.; SHOKUROV, A.; BOEVA, N.; MARKOV, A.; ZAYTSEVA, L. 2016a. Decaying in different clays: implications for soft-tissue preservation. *Palaeontology*, Vol. **59** (4):583-595. DOI: 10.1111/pala.12246
- NAIMARK, E.B.; KALININA, M.A.; SHOKUROV, A.V.; MARKOV, A.V.; BOEVA, N.M. 2016b. Decaying of *Artemia salina* in clay colloids: 14-month experimental formation of subfossils. *Journal of Paleontology*, Vol. **90** (3):472-484. DOI: 10.1017/jpa.2016.23
- NAKAGAWA, H.; HORI, Y.; SATO, S.; FIZPATRICK, T.B.; MARTUZA, R.L. 1984. The nature and origin of the melanin macroglobule. *Journal of Investigative Dermatology*, Vol. **83** (2):134-139. DOI: 10.1111/1523-1747.ep12263325
- NAPPI, A.J.; CHRISTENSEN, B.M. 2005. Melanogenesis and associated cytotoxic reactions: applications to insect innate immunity. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, Vol. **35** (5):443-459. DOI: 10.1016/j.ibmb.2005.01.014
- NASCIMENTO, D.R.; SILVA FILHO, W.F.; FREIRE, J.G.; SANTOS, F.H. 2016. Syngenetic and diagenetic features of evaporite-lutite successions of the Ipubi Formation, Araripe Basin, Santana do Cariri, NE Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. **72**, pp. 315-327. DOI: 10.1016/j.jsames.2016.10.001
- NEUMANN, V.H.M.L. 1999. Estratigrafia, sedimentologia, geoquímica y diagenesis de los sistemas lacustres Aptiense-Albienses de la Cuenca de Araripe (Noreste de Brasil). Tese (Doutor em Ciências Geológicas) Universidade de Barcelona. Barcelona, Espanha: *Faculdade de Geologia*, 250 f.
- NEUMANN, V.H.; CABRERA, L. 2000. Significance and genetic interpretation of the sequential organization of the Aptian-Albian lacustrine system of the Araripe Basin. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **72** (4):607-608.

- NEUMANN, V.H.; CABRERA, L. 2002. Características hidrogeológicas gerais, mudanças de salinidade e caráter endorréico do sistema lacustre Cretáceo do Araripe, NE Brasil. *Revista de Geologia*, Vol. **15**, pp. 43-54.
- NEUMANN, V.H.; ASSINE, M.L. 2015. Stratigraphic proposal to the Post Rift I tectonic-sedimentary sequence of Araripe Basin, Northeastern Brazil. *In: 2nd International Congress on Stratigraphy*. Graz, Austria: *International Commission on Stratigraphy*, Vol. **1**, pp. 274-274.
- 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*, Vol. **54** (1-2):21-40. DOI: 10.1016/S0166-5162(03)00018-1
- NEUMANN, V.H.; CABRERA, L.; MABESOONE, J.M.; VALENÇA, L.M.M.; SILVA, A.L. 2002. Ambiente sedimentar e facies da sequência lacustre Aptiana-Albiana da Bacia do Araripe, NE do Brasil. *In: Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil/2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur*. São Pedro-SP: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **1**, pp. 37-41.
- OHMURO, K.; OKADA, S.; SATO, T.; MURAKAMI, K.; SATAKE, S.; ASAHINA, M.; NUMAKIYAUCHI, S.; OHSHIMA, K. 1993. Morphogenesis of compound melanosomes in melanoma cells of a gray horse. *Journal of Veterinary Medical Science*, Vol. **55** (4):677-680. DOI: 10.1292/jvms.55.677
- OLIVEIRA, C.; FRANCO-BELUSSI, L. 2012. Melanic pigmentation in ectothermic vertebrates: occurrence and function. *In: MA, X.-P.; SUN, X.-X. 2012. Melanin: Biosynthesis, Functions and Health Effects*. Nova Science Publishers, pp. 213-225.
- OLSON, S.L.; ALVARENGA, H.M.F. 2002. A new genus of small teratorn from the Middle Tertiary of the Taubaté Basin, Brazil (Aves: Terathornitidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, Vol. **115** (4):701-705.
- OSÉS, G.L. 2016. Taphonomy of fossil groups from the Crato Member (Santana Formation, Araripe Basin, Early Cretaceous, north-east Brazil): Geobiological, palaeoecological, and palaeoenvironmental implications. Dissertação (Mestrado em Geoquímica e Geotectônica), Universidade de São Paulo. São Paulo-SP: *Instituto de Geociências*, 126 f.
- OSÉS, G.L.; PETRI, S.; BECKER-KERBER, B.; ROMERO, G.R.; RIZZUTTO, M.A.; RODRIGUES, F.; GALANTE, D.; SILVA, T.F.; CURADO, J.F.; RANGEL, E.C.;

- RIBEIRO, R.P.; PACHECO, M.L.A.F. 2016. Deciphering the preservation of fossil insects: a case study from the Crato Member, Early Cretaceous of Brazil. *PeerJ*, Vol. **4**, pp. e2756. DOI: 10.7717/peerj.2756
- PADILHA, A.L.; TRIVEDI, N.B.; VITORELLO, I.; COSTA, J.M. 1991. Geophysical constraints on tectonic models of the Taubaté Basin, southeastern Brazil. *Tectonophysics*, Vol. **196** (1):157-172. DOI: 10.1016/0040-1951(91)90294-3
- PAGANI, M.; ZACHOS, J.C.; FREEMAN, K.H.; TIPPLE, B.; BOHATY, S. 2005. Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science*, Vol. **309** (5734):600-603. DOI: 10.1126/science.11110063
- PAN, Y.; ZHENG, W.; MOYER, A.E.; O'CONNOR, J.K.; WANG, M.; ZHENG, X.; WANG, X.; SCHOROETER, E.R.; ZHOU, Z.; SCHWEITZER, M.H. 2016. Molecular evidence of keratin and melanosomes in feathers of the Early Cretaceous bird *Eoconfuciusornis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, Vol. **113** (49):E7900-E7907. DOI: 10.1073/pnas.1617168113
- PAULA-COUTO, C.; MEZZALIRA, S. 1971. Nova conceituação geocronológica de Tremembé, Estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **43** (Supl. p.):473-488.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R.; TELLERIA, J.L. 2002. Parasites and the blackcap's tail: implications for the evolution of feather ornaments. *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. **76** (4):481-492. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2002.00083.x
- PERRICHOT, V.; MARION, L.; NÉRAUDAU, D.; VULLO, R.; TAFFOREAU, P. 2008. The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, Vol. **275** (1639):1197-1202 DOI: 10.1098/rspb.2008.0003
- PERSONS, W.S.; CURRIE, P.J. 2015. Bristles before down: a new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution*, Vol. **69** (4):857-862. DOI: 10.1111/evo.12634
- PETEYA, J.A.; GAO, K.-Q.; LI, Q.; CLARKE, J.; D'ALBA, L.; SHAWKEY, M.D. 2014. The link between melanosomes and metabolism: New evidence from Middle-Late Jurassic agnathans and amphibians from northeastern China. In: GSA Annual Meeting. Vancouver-British Columbia, Canadá: *The Geological Society of America*, paper N° 108-13.
- PETEYA, J.A.; CLARKE, J.A.; LI, Q.; GAO, K.-Q.; SHAWKEY, M.D. 2017. The plumage and colouration of an enantiornithine bird from the early Cretaceous of China.

- Palaeontology*, Vol. **60** (1):55-71. DOI: 10.1111/pala.12270
- PEULVAST, J.-P.; BÉTARD, F. 2015. A history of basin inversion, scarp retreat and shallow denudation: The Araripe Basin as a keystone for understanding long-term landscape evolution in NE Brazil. *Geomorphology*, Vol. **233**, pp. 20-40. DOI: 10.1016/j.geomorph.2014.10.009
- PIRES, E.F.; GUERRA-SOMMER, M. 2011. Growth ring analysis of fossil coniferous woods from Early Cretaceous of Araripe Basin (Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **83** (2):409-423. DOI: 10.1590/S0001-37652011005000005
- PÓCSIK, I.; HUNDHAUSEN, M.; KOÓS, M.; LEY, L. 1998. Origin of the D peak in the Raman spectrum of microcrystalline graphite. *Journal of Non-Crystalline Solids*, Vol. **227**, pp. 1083-1086. DOI: 10.1016/S0022-3093(98)00349-4
- PRADO, G.M.E.M.; KERBER, B.B.; OSÉS, G.L.; CAMPO, V.B.D.; ROMERO, G.R.; GALANTE, D.; RODRIGUES, F. 2015. The exquisite preservation of the biota from Tremembé Formation (Taubaté Basin): a Paleogene *Konservat-Lagerstätten* of Brazil. Paleontologia em Destaque (Edição especial), Boletim de Resumos do XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato-CE: *Revista Brasileira de Paleontologia*, Vol. **1** (1):225-226.
- PRADO, G.; ANELLI, L.E.; PETRI, S.; ROMERO, G.R. 2016a. New occurrences of fossilized feathers: systematics and taphonomy of the Santana Formation of the Araripe Basin (Cretaceous), NE, Brazil. *PeerJ*, Vol. **4**, pp. e1916. DOI: 10.7717/peerj.1916
- PRADO, G.; ANELLI, L.E.; PACHECO, M.L.A.F.; PETRI, S.; ROMERO, G.R. 2016b. Systematic and taphonomic insights of fossilized feathers: A new occurrence from the Oligocene of Taubaté Basin (SE, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. **72**, pp. 169-177. DOI: 10.1016/j.jsames.2016.09.006
- PROCTOR, H.C. 2003. Feather mites (Acari: Astigmata): ecology, behavior, and evolution. *Annual Review of Entomology*, Vol. **48** (1):185-209. DOI: 10.1146/annurev.ento.48.091801.112725
- PROCTOR, N.S.; LYNCH, P.J. 1993. Manual of ornithology: avian structure and function. New Heaven: *Yale University Press*, 340 p.
- PRUM, R.O.; BRUSH, A.H. 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly Review of Biology*, Vol. **77** (3):261-295. DOI: 10.1086/341993
- RAGONHA, E.W. 1982. Evolução Tecto-Sedimentar da Bacia de Taubaté com fundamento

- na sua ictiofauna. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **54** (4):679-689.
- RAPOPORT, E.H. 1969. Gloger's rule and pigmentation of Collembola. *Evolution*, Vol. **23** (4):622-626. DOI: 10.2307/2406857
- RAPOSO, G.; MARKS, M.S. 2007. Melanosomes — dark organelles enlighten endosomal membrane transport. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, Vol. **8** (10):786-797. DOI: 10.1038/nrm2258
- REGALI, M.S.P. 1989. A idade dos evaporitos da plataforma continental do Ceará, Brasil, e sua relação com os outros evaporitos das bacias nordestinas. *Boletim IG-USP – Publicação Especial*, Vol **7** (1):139-143.
- RIBEIRO, G.C. 2010. Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil. Dissertação (Mestrado em Zoologia) Universidade de São Paulo. São Paulo-SP: *Instituto de Biociências*, 51 f.
- RICCOMINI, C. 1989. O rift continental do sudeste do Brasil. Tese (Doutorado em Geociências) Universidade de São Paulo, São Paulo-SP: *Instituto de Geociências*.
- RICCOMINI, C.; COIMBRA, A.M.; SUGUIO, K.; MIHÁLY, P.; MATURANA, E.C. 1991. Nova unidade litoestratigráfica cenozóica da bacia de Taubaté, SP: Formação Pindamonhangaba. *Boletim IG-USP. Publicação Especial*, (9):141-149.
- RICCOMINI, C.; COIMBRA, A.M.; SANT'ANNA, L.G.; NETO, M.B.; VALARELLI, J.V. 1996. Argilominerais do paleolago Tremembé e sistemas deposicionais relacionados (Paleógeno, Rift Continental do Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*, Vol. **26** (3):167-180.
- RICCOMINI, C.; SANT'ANNA, L.G.; FERRARI, A.L. 2004. Evolução geológica do rift continental do sudeste do Brasil. In: MANTESSO NETO, V.; BARTORELLI, A.; CARNEIRO, C.D.R.; BRITO-NEVES, B.B. (Eds.). 2004. Geologia do continente Sul-Americano: Evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida. São Paulo-SP: *Editora Beca*, pp. 383-405.
- RILEY, P.A. 1997. Melanin. *International Journal of Biochemical Cell Biology*, Vol. **29** (11):1235-1239. DOI: 10.1016/S1357-2725(97)00013-7
- RIOS-NETTO, A.M.; REGALI, M.S.P. 2007. Estudo bioestratigráfico, paleoclimático e paleoambiental do intervalo Alagoas (Cretáceo Inferior) da bacia do Araripe, nordeste do Brasil (Poço 1-PS-11-CE). In: CARVALHO, I.S.; CASSAB, R.C.T.; SCHWANKE, C.;

- CARVALHO, M.A.; FERNANDES, A.C.S.; RODRIGUES, M.A.C.; CARVALHO, M.S.S.; ARAI, M.; OLIVEIRA, M.E.Q. (Eds.). 2007. Paleontologia: Cenários de Vida. Rio de Janeiro: *Editora Interciência*, Vol. **2**, 479-488.
- RIOS-NETTO, A.M.; REGALI, M.S.P.; CARVALHO, I.S.; FREITAS, F.I. 2012. Palinostratigrafia do intervalo Alagoas da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, Vol. **42** (2):331-342. DOI: 10.5327/Z0375-75362012000200009
- RIQUELME, F.; RUVALCABA-SIL, J.L.; ALVARADO-ORTEGA, J. 2009. Palaeometry: Non-destructive analysis of fossil materials. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Vol. **61** (2):177-183.
- ROBBINS, L.L.; BLACKWELDER, P.L. 1992. Biochemical and ultrastructural evidence for the origin of whittings: A biologically induced calcium carbonate precipitation mechanism. *Geology*, Vol. **20** (5):464-468. DOI: 10.1130/0091-7613(1992)020<0464:BAUEFT>2.3.CO;2
- ROCHA, L.M.; MOREIRA, L.M.A. 2007. Diagnóstico laboratorial do albinismo oculocutâneo. *Jornal Brasileiro de Patologia e Medicina Laboratorial*, Vol. **43** (1):25-30. DOI: 10.1590/S1676-24442007000100006
- RODRIGUES, K.C. 2015. Caracterização petrográfica dos "carbonatos" laminados do Membro Crato, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Trabalho de Formatura (Graduação em Geologia) Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre-RS: *Instituto de Geociências*, 167 f.
- ROJAS, F.E.M. 2009. Estratigrafia de seqüências do intervalo Aptiano ao Albiano da Bacia do Araripe, NE do Brasil. Dissertação (Mestrado em Geodinâmica e Geofísica) Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal-RN: *Centro de Ciências Exatas e da Terra*, 122 f.
- ROSS, J.D.; KELLY, J.F.; BRIDGE, E.S.; ENGEL, M.H.; REINKING, D.L.; BOYLE, W.A. 2015. Pallid bands in feathers and associated stable isotope signatures reveal effects of severe weather stressors on fledgling sparrows. *PeerJ*, Vol. **3**:e814. DOI: 10.7717/peerj.814
- ROULIN, A.; RANDIN, C. 2015. Gloger's rule in North American barn owls. *The Auk*, Vol. **132** (2):321-332. DOI: 10.1642/AUK-14-167.1
- ROULIN, A.; BURRI, B.; ANTONIAZZA, S. 2011. Owl melanin-based plumage redness is more frequent near than away from the equator: Implications on the effect of climate

- change on biodiversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. **102** (3): 573-582. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01614.x
- RÓŻANOWSKA, M.; SARNA, T.; LAND, E.J.; TRUSCOTT, T.G. 1999. Free radical scavenging properties of melanin: interaction of eu- and pheo-melanin models with reducing and oxidising radicals. *Free Radical Biology and Medicine*, Vol. **26** (5):518-525. DOI: 10.1016/S0891-5849(98)00234-2
- RRUFF. 2014. RRUFF projet. Tucson: University of Arizona. Disponível em: <<http://rruff.info/>>. Acessado em: 09/01/2015.
- SANT'ANNA, L.G.; RICCOMINI, C. 2001. Cimentação hidrotermal em depósitos sedimentares paleogênicos do rift continental do sudeste do Brasil: mineralogia e relações tectônicas. *Brazilian Journal of Geology*, Vol. **31** (2):231-240.
- SARNA, T.; PILAS, B.; LAND, E.J.; TRUSCOTT, T.G. 1986. Interaction of radicals from water radiolysis with melanin. *Biochimica et Biophysica Acta – General Subjects*, Vol. **883** (1):162-167. DOI: 10.1016/0304-4165(86)90147-9
- SCHERER, C.M.; GOLDBERG, K.; BARDOLA, T. 2015. Facies architecture and sequence stratigraphy of an early post-rift fluvial succession, Aptian Barbalha Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Sedimentary Geology*, Vol. **322**, pp. 43-62. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2015.03.010
- SCHMITZ, L; MOTANI, R. 2011. Nocturnality in dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology. *Science*, Vol. **332** (6030):705–708 DOI: 10.1126/science.1200043.
- SCHWARTZ, D.T. 2011. Raman spectroscopy: Introductory Tutorial. Department of Chemical Engineering, *University of Washington*. 17 p. Disponível em: <<http://goo.gl/kmL2CR>>. Acessado em 5 de junho de 2014.
- SCHWEITZER, M.H.; AVCI, R.; COLLIER, T.; GOODWIN, M.B. 2008. Microscopic, chemical and molecular methods for examining fossil preservation. *Comptes Rendus Palevol*, Vol. **7** (2):159-184. DOI: 10.1016/j.crpv.2008.02.005
- SCHWEITZER, M.H.; LINDGREN, J.; MOYER, A.E. 2015. Melanosomes and ancient coloration re-examined: A response to Vinther 2015 (DOI 10.1002/bies.201500018). *BioEssays*, Vol. **37** (11):1174-1183. DOI: 10.1002/bies.201500061
- SETHI, M.; CRAYTHORNE, E.; AL-ARASHI, M.Y.; BHAWAN, J.; STEFANATO, C.M. 2014. Macromelanosomes: their significantly greater presence in the margins of a lentigo maligna versus solar lentigo. *The American Journal of Dermatopathology*, Vol. **36** (6):490-

492. DOI: 10.1097/DAD.0000000000000010
- SHAWKEY, M.D.; HILL, G.E. 2004. Feathers at a fine scale. *The Auk*, Vol. **121** (3):652-655. DOI: 10.1642/0004-8038(2004)121[0652:FAAFS]2.0.CO;2
- SHAWKEY, M.D.; PILLAI, S.R.; HILL, G.E. 2009. Do feather-degrading bacteria affect sexually selected plumage? *Naturwissenschaften*, Vol. **96** (1):123-128. DOI: 10.1007/s00114-008-0462-0
- SICK, H. 1984. Ornitologia brasileira, uma introdução. Vol. **I**. Brasília: *Editora Universidade de Brasília*. 481 p.
- SILVA, A.L.; NEUMANN, V.H.; CABRERA, L. 2002. Fácies carbonáticas laminadas da Formação Crato (Aptiano), Bacia do Araripe: Litofácies, microfácies e microestruturas. In: Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil/2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur. São Pedro-SP: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **1**, pp. 31-36.
- SILVA, M.A.M. 1986. Lower Cretaceous unconformity truncating evaporite-carbonate sequence, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, Vol. **16** (3):306-310.
- SILVA, M.A.M. 1988. Evaporitos do Cretáceo da Bacia do Araripe: Ambientes de deposição e história diagenética. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Vol. **2** (1):53-63.
- SIMÕES, T.R.; CALDWELL, M.W.; KELLNER, A.W. 2015. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates. *Journal of Systematic Palaeontology*, Vol. **13** (7):601-614. DOI: 10.1080/14772019.2014.947342.
- SIMPSON, M.J.; GLASS, K.E.; WILSON, J.W.; WILBY, P.R.; SIMON, J.D.; WARREN, W.S. 2013. Pump-probe microscopic imaging of Jurassic-aged eumelanin. *The Journal of Physical Chemistry Letters*, Vol. **4** (11):1924-1927. DOI: 10.1021/jz4008036
- SOUTO, P.R.F.; ANDRADE, J.A.F.; FREITAS, F.I. 2001. Análise e distribuição dos coprólitos da Bacia do Araripe. In: Resumos da Paleo 2000. *Revista Brasileira de Paleontologia*, Vol. **1** (2):144.
- SPADAFORA, A.; PERRI, E.; MCKENZIE, J.A.; VASCONCELOS, C. 2010. Microbial biomineralization processes forming modern Ca:Mg carbonate stromatolites. *Sedimentology*, Vol. **57** (1):27-40. DOI: 10.1111/j.1365-3091.2009.01083.x
- SRIVASTAVA, N.K. 1996. Estromatolitos cretácicos continentais na Bacia do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **68** (2):267-267.

- STEFAN, L.M.; GÓMEZ-DÍAZ, E.; ELGUERO, E.; PROCTOR, H.C.; MCCOY, K.D.; GONZÁLEZ-SOLÍS, J. 2015. Niche Partitioning of Feather Mites within a Seabird Host, *Calonectris borealis*. *PLoS One*, Vol. **10** (12):e0144728. DOI: 10.1371/journal.pone.0144728
- STEVENS, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, Vol. **133** (2):240-256. DOI: 10.1086/284913
- STRAKER, L.C. 2016. Quantitative characterization and comparative study of feather melanosome internal morphology using surface analysis. *Micron*, Vol. **82**, pp. 17-24. DOI: 10.1016/j.micron.2015.12.007
- SUGUIO, K. 2003. Geologia sedimentar. São Paulo: *Edgard Blücher*, 400 p.
- SUGUIO, K.; VESPUCCI, J.B.O. 1985. Turbiditos lacustres da Bacia de Taubaté, SP. In: 5º Simpósio Regional de Geologia. *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **1**, pp. 243-250.
- SYRIO, V.N.; RIOS-NETTO, A.M. 2002. Ostracodes from the Rio da Batateira Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin): preliminary results on systematics, biostratigraphy and paleoecology. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Vol. **74** (2):369.
- TANAKA, G.; PARKER, A.R.; HASEGAWA, Y.; SIVETER, D.J.; YAMAMOTO, R.; MIYASHITA, K.; TAKAHASHI, Y.; ITO, S.; WAKAMATSU, K.; MUKUDA, T.; MATSUURA, M.; TOMIKAWA, K.; FURUTANI, M.; SUZUKI, K.; MAEDA, H. 2014. Mineralized rods and cones suggest colour vision in a 300 Myr-old fossil fish. *Nature Communications*, Vol. **5**, pp. 1-6. DOI: 10.1038/ncomms6920
- TAYLOR, A.M.; BONSER, R.H.C.; FARRENT, J.W. 2004. The influence of hydration on the tensile and compressive properties of avian keratinous tissues. *Journal of Materials Science*, Vol. **39** (3):939-942. DOI: 10.1023/B:JMISC.0000012925.92504.08
- TERRA, G.J.S.; SPADINI, A.R.; FRANÇA, A.B.; SOMBRA, C.L.; ZAMBONATO, E.E.; JUSCHAKS, L.C.S.; ARIENTI, L.M.; ERTHAL, M.M.; BLAETH, M.; FRANCO, M.P.; MATSUDA, N.S.; SILVA N.G.C.; JUNIOR, A.M.; D'AVILA, R.S.F.; SOUZA, R.S.; TNIETTO, S.N.; ANJOS, S.M.C.; CAMPINHO, V.S.; WINTER, W.R. 2010. Classificação de rochas carbonáticas aplicável às bacias sedimentares brasileiras. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Vol. **18** (1):9-29.
- TICKELL, W.L.N. 2003. White plumage. *Waterbirds*, Vol. **26** (1):1-12. DOI: 10.1675/1524-4695(2003)026[0001:WP]2.0.CO;2

- THOMAS, D.B.; MCGOVERIN, C.M.; MCGRAW, K.J.; JAMES, H.F.; MADDEN, O. 2013. Vibrational spectroscopic analyses of unique yellow feather pigments (spheniscins) in penguins. *Journal of The Royal Society Interface*, Vol. **10** (83):20121065. DOI: 10.1098/rsif.2012.1065
- THOMPSON, J.B.; SCHULTZE-LAM, S.; BEVERIDGE, T.J.; DES MARAIS, D.J. 1997. Whitings events, biogenic origin due the photosynthetic activity of cyanobacterial picoplankton. *Limnological and Oceanography*, Vol. **42** (1):133-141. DOI: 10.4319/lo.1997.42.1.0133
- TORRES-RIBEIRO, M.; BORGHI, L. 2007. O uso de microfácies sedimentares na caracterização de potenciais rochas selantes e geradoras de um sistema lacustre paleogênico na Bacia de Taubaté. In: 4º PDPETRO. Campinas-SP: *Associação Brasileira de Geólogos de Petróleo*, Vol. **1**, pp. 1-6.
- VAN LITH, Y., WARTHMAN, R., VASCONCELOS, C.; MCKENZIE, J.A. 2003. Microbial fossilization in carbonate sediments: a result of the bacterial surface involvement in dolomite precipitation. *Sedimentology*, Vol. **50** (2):237-245. DOI: 10.1046/j.1365-3091.2003.00550.x
- 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*, Vol. **67**, pp. 44-58. DOI: 10.1016/j.cretres.2016.06.014
- VEIGA, E.C. 2009. Tafoflora paleogena da Formação Tremembé. Dissertação (Mestrado em Análise Geoambiental). *Centro de Pós-Graduação e Pesquisa – Universidade de Guarulhos*, 178 p.
- VIANA, J.S.; ARAÚJO, E.S.; MENOR, E.A. 1970. Estudo preliminar de mineralização nos folhelhos da Formação Santana Chapada do Araripe – CE. In: XXIV Congresso Brasileiro de Geologia. Brasília-DF: *Sociedade Brasileira de Geologia*, Vol. **24** (1):139-140.
- VIANA, M.S.S.; NEUMANN, V.H.L. 2002. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M.L.C. (eds). 2002. *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. Brasília:

- VIDAL, A.C.; FERNANDES, F.L.; KIANG, C.H. 2004. Distribuição dos arenitos na Bacia de Taubaté–SP. *Geociências*, Vol. **23** (1/2):55-66.
- VINTHER, J. 2015a. A guide to the field of palaeo colour. *BioEssays*, Vol. **37** (6):643-656. DOI: 10.1002/bies.201500018
- VINTHER, J. 2015b. Fossil melanosomes or bacteria? A wealth of findings favours melanosomes. *BioEssays*, Vol. **38** (3):220-225. DOI: 10.1002/bies.201500168
- VINTHER, J.; BRIGGS, D.E.G.; PRUM, R.O.; SARANATHAN, V. 2008. The colour of fossil feathers. *Biology Letters*, Vol. **4** (5):522-525. DOI: 10.1098/rsbl.2008.0302
- VINTHER, J.; BRIGGS, D.E.G.; CLARKE, J.; MAYR, G.; PRUM, R.O. 2010. Structural coloration in a fossil feather. *Biology Letters*, Vol. **6** (1):128-131. DOI: 10.1098/rsbl.2009.0524
- VINTHER, J.; NICHOLLS, R.; LAUTENSCHLAGER, S.; PITTMAN, M.; KAYE, T.G.; RAYFIELD, E.; MAYR, G.; CUTHILL, I.C. 2016. 3D camouflage in an ornithischian dinosaur. *Current Biology*, Vol. **26** (18):2456-2462. DOI: 10.1016/j.cub.2016.06.065
- VITEK, N.S.; VINTHER, J.; SCHIFFBAUER, J.D.; BRIGGS, D.E.G.; PRUM, R.O. 2013. Exceptional three-dimensional preservation and colouration of an iridescent fossil feather from the Middle Eocene Messel Oil Shale. *Paläontologische Zeitschrift*, Vol. **87** (4):493-503. DOI: 10.1007/s12542-013-0173-5
- WAKAMATSU, K.; NAGAO, A.; WATANABE, M.; NAKAO, K.; ITO, S. 2017. Pheomelanogenesis is promoted at a weakly acidic pH. *Pigment Cell & Melanoma Research*, *In press*. DOI: 10.1111/pcmr.12587
- WANG, X.; JI, Y.; KUROSU, M.; JI, Q. 2016. Four-winged dinosaurs or sexual dimorphism of dinosaurs. *Journal of Geology*, Vol. **40** (1):1-6.
- 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*, Vol. **63** (1):1-19. DOI: 10.1007/s10347-016-0484-6
- WASMEIER, C.; HUME, A.N.; BOLASCO, G.; SEABRA, M.C. 2008. Melanosomes at a glance. *Journal of Cell Science*, Vol. **121** (24): 3995-3999. DOI: 10.1242/jcs.040667
- WASSERMANN, H.P. 1965. Leukocytes and melanin pigmentation: demonstration of pigmented leukocytes in blood of amphibians, reptiles and normal man. *Journal of*

- Investigative Dermatology*, Vol. **45** (2):104-109. DOI:10.1038/jid.1965.101
- WESTALL, F.; RINCÉ, Y. 1994. Biofilms, microbial mats and microbe-particle interactions: electron microscope observations from diatomaceous sediments. *Sedimentology*, Vol. **41** (1):147-162. DOI: 10.1111/j.1365-3091.1994.tb01396.x
- WETMORE, A. 1943. The occurrence of feather impressions in the Miocene deposits of Maryland. *The Auk*, Vol. **60** (3):440–441 DOI: 10.2307/4079268.
- WILBY, P.R.; BRIGGS, D.E.; BERNIER, P.; GAILLARD, C. 1996. Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues. *Geology*, Vol. **24** (9):787-790. DOI: 10.1130/0091-7613(1996)024<0787:ROMMIT>2.3.CO;2
- WILLIAMS, C.M.; RICHTER, C.S.; MACKENZIE, J.M., Jr; SHIH, J.C.H. 1990. Isolation, identification and characterization of a feather-degrading bacterium. *Applied and Environmental Microbiology*, Vol. **56** (6):1509-1515. DOI: 10.3923/ijps.2007.689.693
- WILLOUGHBY, E.J. 1974. Desert coloration in birds of the central Namib Desert. *Scientific Papers of the Namib Desert Research Station*, Vol. **1974** (44):39-68.
- WILSON, L.A.; & BUTTERFIELD, N.J. 2014. Sediment effects on the preservation of Burgess Shale–type compression fossils. *Palaios*, Vol. **29** (4):145-154. DOI: 10.2110/palo.2013.075
- WOGELIUS, R.A.; MANNING, P.L.; BARDEN, H.E.; EDWARDS, N.P.; WEBB, S.M.; SELLERS, W.I.; TAYLOR, K.G.; LARSON, P.L.; DODSON, P.; YOU, H.; DA-QUING, L.; BERGMANN, U. 2011. Trace metals as biomarkers for eumelanin pigment in the fossil record. *Science*, Vol. **333** (6049):1622-1626. DOI: 10.1126/science.1205748
- WUTTKE, M. 1983. Weichteil-Erhaltung'durch lithifizierte Mikroorganismen bei mitteleozänen Vertebraten aus den Ölschiefern der `Grube Messel'bei Darmstadt. *Senckenbergiana Lethaea*, Vol. 64 (5/6):509-527.
- XING, L.; MCKELLAR, R.C.; WANG, M.; BAI, M.; O'CONNOR, J.K.; BENTON, M.J.; ZHANG, J.; WANG, Y.; TSENG, K.; LOCKELEY, M.G.; LI, G.; ZHANG, W.; XU, X. 2016a. Mummified precocial bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber. *Nature Communications*, Vol. **7**, pp. 1-7. DOI: 10.1038/ncomms12089
- XING, L.; MCKELLAR, R.C.; XU, X.; LI, G.; BAI, M.; PERSONS, W.S.; MIYASHITA, T.; BENTON, M.J.; ZHANG, J.; WOLFE, A.P.; YI, Q.; TSENG, K.; RAN, H.; CURRIE, P.J. 2016b. A Feathered Dinosaur Tail with Primitive Plumage Trapped in Mid-Cretaceous Amber. *Current Biology*, Vol. **26** (24):3352-3360. DOI: 10.1016/j.cub.2016.10.008

- XU, X.; GUO, Y. 2009. The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica*, Vol. **47** (4):311-329.
- YABUUCHI, E. OHYAMA, A. 1972. Characterization of “pyomelanin”-producing strains of *Pseudomonas aeruginosa*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, Vol. **22** (2):53-64. DOI: 10.1099/00207713-22-2-53
- ZACHOS, J.; PAGANI, M.; SLOAN, L.; THOMAS, E.; BILLUPS, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, Vol. **292** (5517):686-693. DOI: 10.1126/science.1059412
- ZHANG, F.; KEARNS, S.L.; ORR, P.J.; BENTON, M.J.; ZHOU, Z.; JOHNSON, D.; XU, X.; WANG, X. 2010. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature*, Vol. **463** (7284):1075-1078. DOI: 10.1038/nature08740
- ZHANG, X.; SHU, D.; HAN, J.; ZHANG, Z.; LIU, J.; FU, D. 2014. Triggers for the Cambrian explosion: Hypotheses and problems. *Gondwana Research*, Vol. **25** (3):896-909. DOI: 10.1016/j.gr.2013.06.001

9. APÊNDICES

9.1. Apêndice A – Artigo 1.

PRADO, G.; ANELLI, L.E.; PETRI, S.; ROMERO, G.R. 2016a. New occurrences of fossilized feathers: systematics and taphonomy of the Santana Formation of the Araripe Basin (Cretaceous), NE, Brazil. *PeerJ*, Vol. 4, pp. e1916. DOI: 10.7717/peerj.1916

9.2. Apêndice B – Artigo 2

PRADO, G.; ANELLI, L.E.; PACHECO, M.L.A.F.; PETRI, S.; ROMERO, G.R. 2016b. Systematic and taphonomic insights of fossilized feathers: A new occurrence from the Oligocene of Taubaté Basin (SE, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 72, pp. 169-177. DOI: 10.1016/j.jsames.2016.09.006

10. ANEXOS

- 10.1. ANEXO A** – Tabela 10.1. EDS das amostras analisadas. Todos os valores maiores que 1% (peso) estão em negrito. Legenda: M1, M2 e M3 – Medidas (espectros).
- 10.2. ANEXO B** – Figura 10.1. Mapeamento EDS da amostra 8125 da porção dos melanossomos e Figura 10.2. Mapeamento Raman da amostra 7853. (A) Composto desconhecido. (B) Calcita. (C) Composição das cores falsas de A e B.
- 10.3. ANEXO C** – Tabela 10.2. Medidas dos melanossomos utilizadas para correlações e estatística descritiva e Tabela 10.3. Correlação entre as medidas dos melanossomos e as amostras estudadas
- 10.4. ANEXO D** – Figura 10.3. Gráficos de correlação de tamanho e diâmetro entre os melanossomos de GP/2E-8771 e GP/2E-8125 com os presentes no banco de dados de Li *et al.* (2112).

10.1. Anexo A

Tabela 10.1. EDS das amostras analisadas. Todos os valores maiores que 1% (peso) estão em negrito. Legenda: M1, M2 e M3 – Medidas (espectros).

Elementos	GP/2E-8771		GP/2E-7853						GP/2E-8125		
	Matriz	Fóssil	Matriz			Fóssil (esfera)			Matriz	Fóssil	
			M1	M2	M3	M1	M2	M3		Pena	Melanossomos
C	16.8	49.68	26.85	28.85	23.92	20.28	20	20.73	16.37	57.99	58.03
O	52.75	38.50	63.48	62.14	62.61	67.60	66.78	67.12	48.56	37.89	32.53
Na	-	0.44	-	-	-	-	-	-	0.28	-	-
Mg	0.63	0.89	0.38	0.39	0.42	-	-	-	1.47	0.17	0.39
Al	-	-	-	0.10	0.21	0.25	0.29	0.22	5.52	0.52	1.27
Si	-	-	-	0.23	0.39	1.58	1.66	1.59	14.7	0.78	3.63
P	-	-	-	-	-	-	-	-	0.41	-	0.14
S	-	1.33	-	-	0.03	0.11	-	0.11	-	-	0.46
K	-	-	-	-	-	-	-	-	1.25	-	0.16
Ca	29.83	6.58	9.22	8.01	12.13	2.07	2.20	2.47	0.70	-	1.06
Ti	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.13
Fe	-	2.58	0.08	0.29	0.20	7.38	8.36	7.11	10.73	2.64	2.06
Cu	-	-	-	-	-	0.30	0.31	0.27	-	-	-
Zn	-	-	-	-	-	0.43	0.41	0.38	-	-	0.16
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

10.2. Anexo B

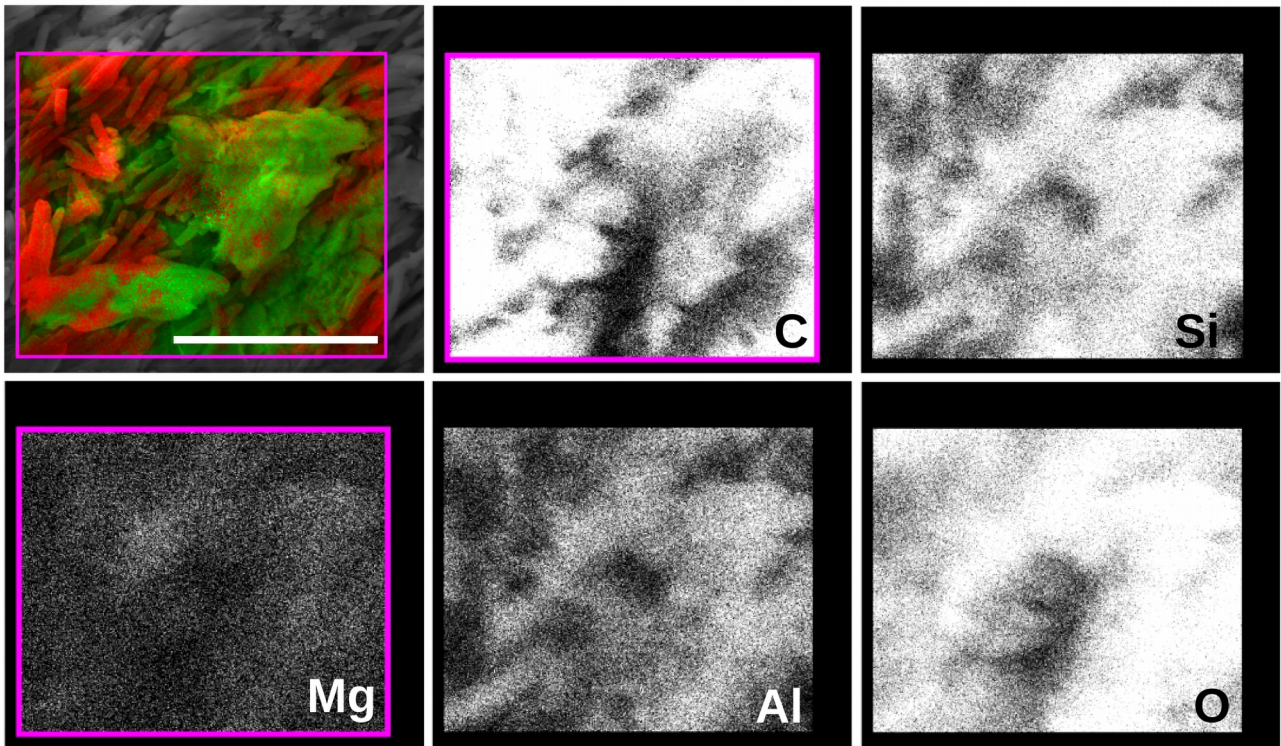


Figura 10.1. Mapeamento EDS da amostra 8125 da porção dos melanossomos.

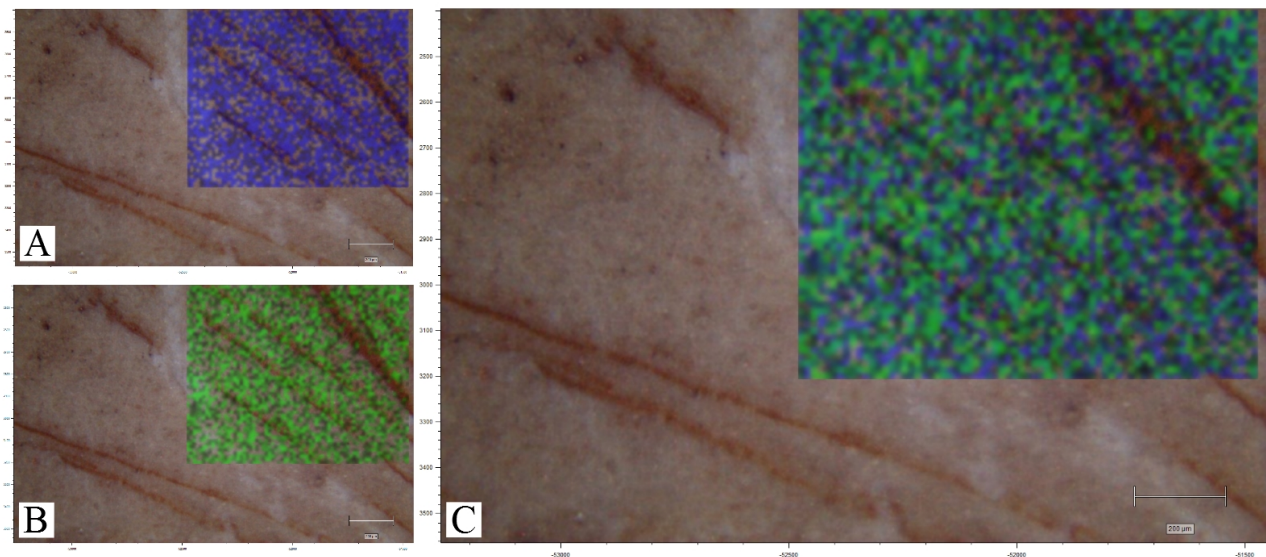


Figura 10.2. Mapeamento Raman da amostra 7853. (A) Composto desconhecido. (B) Calcita. (C) Composição das cores falsas de A e B.

10.3. Anexo C

Tabela 10.2. Medidas dos melanossomos utilizadas para correlações e estatística descritiva.

#Measures	Amostras-Tamanho/Diâmetro (nm)													
	Black		Brown		Grey		Iridescent		Penguin		8125		8771	
	Tamanho	Diâmetro	Tamanho	Diâmetro	Tamanho	Diâmetro	Tamanho	Diâmetro	Tamanho	Diâmetro	Tamanho	Diâmetro	Tamanho	Diâmetro
1	1.003	244.2	492	304	1.597	795.098	1.325	218.882	915	411.286	1.574	439.146	1.382	391.106
2	1.031	363.167	434	181.697	1.668	326.390	1.740	296.136	761	458.125	1.426	369.334	1.619	380.465
3	1.130	316.765	323	226.072	1.202	293	1.253	248.9	832	507.833	1.677	429.312	1.163	268.653
4	872	260.2	715	362.534	1.681	574.653	1.688	262.8	931	314.833	1.386	425.502	1.421	365.197
5	779	265.120	650	175.9	1.008	375.78	941	215.530	1.037	354.917	1.691	443.042	1.148	261.744
6	1.002	238.658	527	301.2	1.707	516.160	1.080	140.751	842	468.714	1.792	467.712	1.360	395.760
7	696	233.336	435	381.072	966	280.125	628	134.105	956	326.632	1.808	506.240	1.342	352.946
8	915	254.8	924	414.084	1.214	343.333	1.222	265.3	1.036	371	1.689	408.738	978	245.478
9	1.008	226.000	938	243.333	1.333	360.25	1.222	266.3	893	351.778	2.058	547.428	1.050	234.150
10	993	303.739	235	223.167	1.105	612.667	1.174	215.256	1.047	319	1.765	439.485	1.063	356.105
11	956	236.3	318	227.274	1.657	574.726	1.063	234.046	1.006	285.4	1.541	439.185	1.532	451.940
12	1.234	334.130	603	448.381	1.676	572.847	1.073	202.798	807	517.965	1.712	380.064	1.318	322.910
13	970	218.005	888	340.583	1.687	580.347	662	100.894	841	507.412	1.377	360.774	1.095	275.940
14	1.042	216.667	322	223.2	989	217.2	1.127	268.642	870	534.233	1.843	488.395	1.247	226.954
15	1.032	283.375	455	233.1	663	378.100	1.088	146.557	758	529.895	1.430	320.320	1.105	268.515
16	897	353.264	352	221.477	1.022	222.34	843	200.596	1.207	378.214	1.150	280.600	1.138	279.948
17	934	254.3	413	348.553	951	218.053	1.243	317.833	1.029	399	1.324	390.580	1.902	515.442
18	1.174	361.511	435	277.019	963	327.743	1.098	199.034	801	543.625	1.664	465.920	1.066	220.662
Média	982	285.672	526	278.253	1.283	435.752	1.137	206.504	920	365.091	1.606	422.321	1.274	322.995
SD	125	54.240	211	111.251	335	196.747	276	59.627	117	184.185	218	63.436	231	80.970
CV	12,7%	19,0%	40,2%	40,0%	26,1%	45,2%	24,3%	28,9%	12,7%	50,4%	13,5%	15,0%	18,1%	25,1%
Mediana	998	283.375	445	260.176	1.208	447.130	1.113	209.027	904	411.286	1.671	434.229	1.205	301.429

Tabela 10.3. Correlação entre as medidas dos melanossomos e as amostras estudadas

CC (Melan.)	8125	8771
Black	0,13	-0,11
Brown	0,16	-0,32
Grey	-0,03	0,27
Iridescent	-0,08	0,36
Penguin	-0,24	-0,01
8125	-	-0,35
8771	-0,35	-

10.4. Anexo D

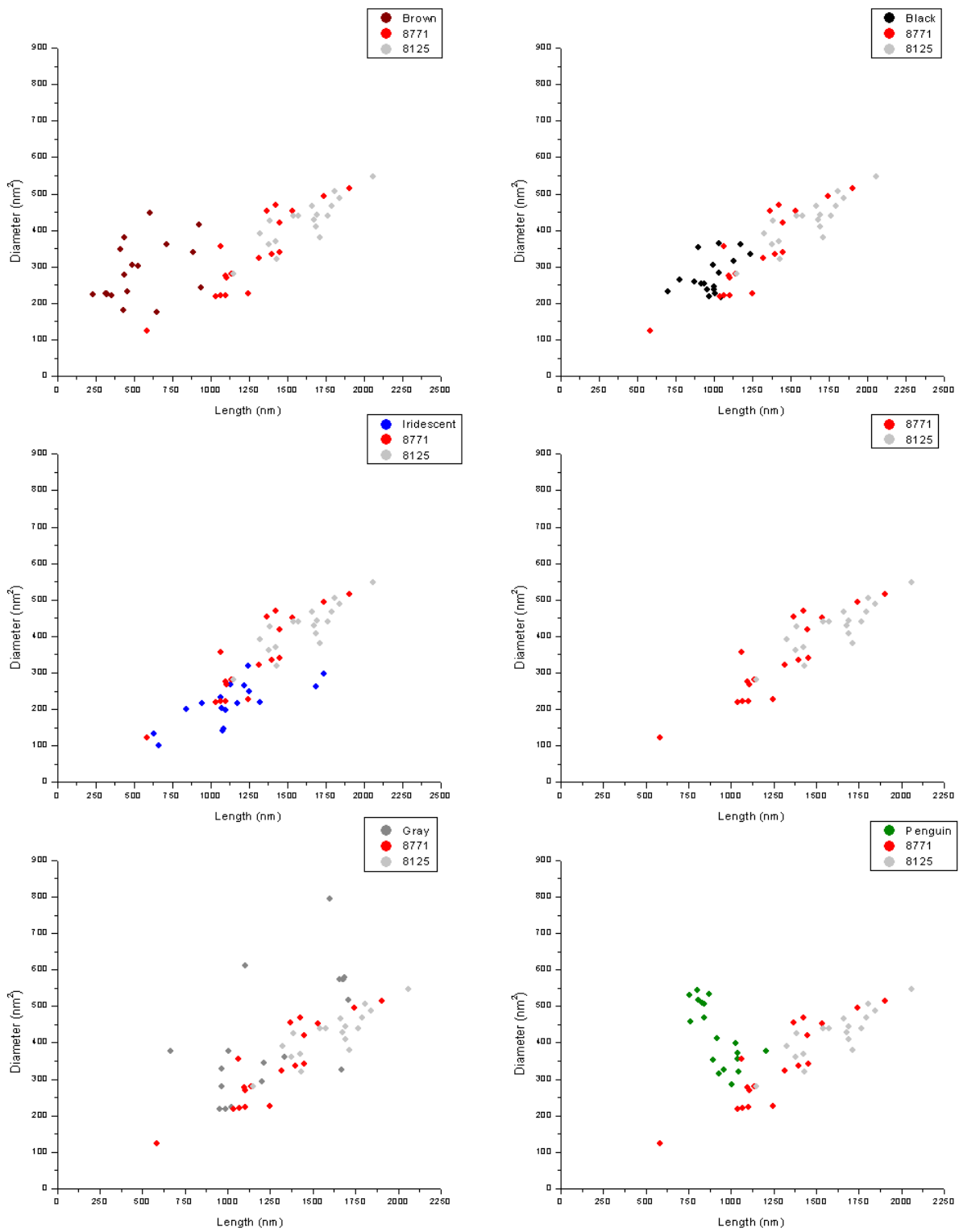


Figura 10.3. Gráficos de correlação de tamanho e diâmetro entre os melanossomos de GP/2E-8771 e GP/2E-8125 com os presentes no banco de dados de Li *et al.* (2012).