

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS E CIÊNCIAS EXATAS

Campus Rio Claro

**OS DIPNOIFORMES DA FORMAÇÃO ALCÂNTARA (ALBO-
CENOMANIANO), ILHA DO CAJUAL, MARANHÃO.**

Eliane Pinheiro de Sousa

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo J. Bertini

Dissertação de Mestrado elaborada
junto ao Programa de Pós-Graduação
em Geociências-Área de
Concentração em Geologia Regional,
para a obtenção do Título de Mestre
em Geociências

Rio Claro (SP)
2006

566 Sousa, Eliane Pinheiro de
S729d Os Dipnoiformes da Formação Alcântara (Albo-
Cenomaniano), Ilha do Cajual, Maranhão / Eliane Pinheiro
de Sousa. – Rio Claro : [s.n.], 2006
103 f. : il., tabs.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Geociências e Rio Claro

Orientador: Reinaldo José Bertini

1. Paleontologia. 2. Dipnóicos. 3. Placas dentárias. 4.
Laje do Coringa. 5. Bacia de São Luís-Grajaú. I. Título.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Reinaldo José Bertini

Prof. Dra. Dilce de Fátima Rossetti

Prof. Dra. Marise Sardenberg Salgado de Carvalho

Eliane Pinheiro de Sousa

Aluna

Rio Claro, _____ de _____ de _____

RESULTADO: _____

“A meus pais”

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Reinaldo José Bertini pela orientação e apoio ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal a Nível Superior), pelo apoio financeiro recebido, através da bolsa de mestrado.

À Universidade Federal do Maranhão, que através do Prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros, cedeu para análise o material utilizado neste trabalho.

A Agostinha Pereira, bióloga responsável pelo departamento de paleontologia do Centro de Pesquisa em História Natural e Arqueologia do Maranhão, pelo empréstimo de material para comparação e também amizade.

Ao Carlos Eduardo Viera Toledo, fundamental para a realização deste trabalho, me repassando todo seu conhecimento sobre os dipnóicos, fornecendo material bibliográfico e auxiliando na identificação do material.

Ao Prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros, pelas sugestões e revisões de texto e por sua amizade desde a graduação.

Ao Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim, Prof. Dr. Antonio Roberto Saad e Profa. Dra. Rosemary Rohn Davies pelas sugestões e correções dos textos preliminares da dissertação.

Aos amigos de laboratório Rodrigo Santucci, Marco Bradalise, Felipe Elias, André Pinheiro e Miriam Menegazzo, pelas sugestões, auxílio e pela convivência.

Ao amigo Felipe Alves Elias e Kelusodi Eduardo Filemom, pelo auxílio com parte das fotografias utilizadas neste trabalho.

À Lília Maria Dietrich-Bertini, pela constante ajuda no laboratório de Paleontologia do IGCE-UNESP/Rio Claro.

As amigas Daniele Naka, Graziela Chagas e especialmente Darciléa Castro pela amizade, dividindo as alegrias e problemas de uma casa.

Aos colegas de Pós-Graduação e todos aqueles que contribuíram para a realização deste trabalho.

Ao Paulo, pelo carinho e amizade.

Aos meus pais e irmãos pelo eterno apoio.

SUMÁRIO

ÍNDICE.....	i
Lista de figuras.....	iii
Lista de tabelas.....	vi
Resumo.....	vii
Abstract.....	viii
1-INTRODUÇÃO.....	1
2-OBJETIVOS.....	2
3-GEOLOGIA REGIONAL.....	3
4-REGISTROS FÓSSEIS DA BACIA DE SÃO LUÍS- GRAJAÚ.....	13
5-DIPNOIFORMES.....	16
6-MATERIAIS E MÉTODOS.....	35
7-CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	39
8-DIPNOIFORMES DA LAJE DO CORINGA.....	43
CONCLUSÕES.....	81
.	
REFERÊNCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	82

ÍNDICE

1- INTRODUÇÃO.....	1
2- OBJETIVOS.....	2
3- GEOLOGIA REGIONAL.....	3
3.1-Contexto geológico da Bacia de São Luís-Grajaú.....	3
3.2-Formações Codó e Grajaú.....	9
3.3-Grupo Itapecuru.....	10
3.3.1-Unidade Indiferenciada.....	10
3.3.2-Formação Alcântara.....	11
3.3.3-Formação Cujupe.....	11
3.4-Depósitos Cenozóicos.....	12
4- REGISTROS FÓSSEIS DA BACIA DE SÃO LUÍS-GRAJAÚ.....	13
5- DIPNOIFORMES.....	16
5.1-Generalidades.....	16
5.2-Placas dentárias.....	19
5.3-Registros das ocorrências de Dipnoiformes no Brasil.....	28
5.4-Registro de Dipnoiformes fósseis na América do Sul.....	30
5.5-Registro de Dipnoiformes fósseis na África.....	32
6- MATERIAIS E MÉTODOS.....	35
6.1-Materiais.....	35
6.2-Métodos.....	37
6.2.1-Etapas de campo.....	37
6.2.2-Análise morfológica.....	37
6.2.3-Lâminas histológicas.....	37
7- CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	39
8- DIPNOIFORMES DA LAJE DO CORINGA.....	43
8.1-Morfologia.....	43
8.1.1- <i>Asiatoceratodus tiguidiensis</i>	43
8.1.2- <i>Ceratodus africanus</i>	45
8.1.3-Morfótipo A.....	50
8.1.4-Morfótipo B.....	55
8.1.5-Morfótipo C.....	58

8.1.6-Morfótipo D.....	64
8.2-Histologia.....	68
<i>Ceratodus africanus</i>	68
Morfótipos A e B.....	70
Morfótipo D.....	74
8.3-Paleobiologia.....	77
8.4-Inferências paleobiogeográficas.....	79
CONCLUSÕES.....	81
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	82

Lista de figuras

Figura 1	Posicionamento das massas continentais no Neo-Cretáceo e localização da Bacia de São Luís-Grajaú na América do Sul.....	3
Figura 2	Mapa de localização da Bacia de São Luís-Grajaú na região meio-Norte do Brasil.....	4
Figura 3	Bacias da Província sedimentar do Meio-Norte do Brasil.....	6
Figura 4	Arcabouço estrutural e seqüências deposicionais que compõe o preenchimento sedimentar da Bacia São Luís-Grajaú.....	7
Figura 5	Propostas de subdivisões estratigráficas da Bacia de São Luís-Grajaú.....	8
Figura 6	Representantes atuais dos gêneros de Dipnoiformes.....	17
Figura 7	Mudanças no modelo do teto craniano de dipnóicos ao longo da historia evolutiva do grupo.....	18
Figura 8	Vista lateral do crânio de <i>Neoceratodus forsteri</i> , gênero vivente de Dipnoiformes da Austrália.....	21
Figura 9	Perfil oclusal de uma placa dentária de peixe dipnóico.....	22
Figura 10	Termos e suas prováveis correlações apresentadas para tecidos dentais em placas dentárias de Dipnoiformes.....	24
Figura 11	Corte transversal ao longo das cristas de uma placa dentária do gênero <i>Lepidosiren</i>	26
Figura 12	Organização de canais pulpares e tecidos dentários em três espécies atuais e uma espécie fóssil.....	27
Figura 13	Ocorrências de materiais fósseis de materiais fósseis de Dipnoiformes no Brasil.....	28
Figura 14	Placas dentárias apresentadas por Schultze (1991) para os táxons ocorrentes em sedimentos do Paleoceno da Bolívia.....	31
Figura 15	Placas dentárias apresentadas por Tabaste (1963) para os táxons ocorrentes no Norte da África.....	33
Figura 16	Placas dentárias apresentadas por Churcher & De Iuliis (2001) para os táxons ocorrentes em sedimentos do Cretáceo do Egito.....	34

Figura 17	Mapa de localização da Ilha do Cajual na Baía de São Marcos (Alcântara-Maranhão).....	40
Figura 18	Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Estado do Maranhão).....	41
Figura 19	Perfil oclusal das placas dentárias de <i>Asiatoceratodus tiguidiensis</i>	44
Figura 20	Perfil oclusal das placas dentárias de <i>Ceratodus africanus</i>	48
Figura 21	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.493, mostrando vale entre as cristas.....	49
Figura 22	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.493 em maior aumento, mostrando vale entre as cristas.....	49
Figura 23	Perfil oclusal das placas dentárias de referentes ao Morfótipo A	53
Figura 24	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.086.....	54
Figura 25	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.489.....	54
Figura 26	Perfil oclusal das placas dentárias referentes ao Morfótipo B	57
Figura 27	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.058.....	57
Figura 28	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.488.....	58
Figura 29	Perfil oclusal das placas dentárias referentes ao Morfótipo C	62
Figura 30	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.052.....	63
Figura 31	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.052.....	63
Figura 32	Perfil oclusal das placas dentárias referentes ao Morfótipo D	67
Figura 33	Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.080.....	68
Figura 34	Vista geral mostrando a distribuição paralela dos canais pulpares em <i>Ceratodus africanus</i>	69
Figura 35	Detalhe da Figura 34 mostrando canal pulpar, com avanço dos canalículos sobre a dentina.....	69
Figura 36	Detalhe da petrodentina, mostrando sua textura fibrosa e a textura granular da dentina e preenchimento dos canais pulpares.....	70
Figura 37	Tecido dental do morfótipo A, com distribuição irregular da dentina e petrodentina, em torno dos canais pulpares.....	71

Figura 38	Detalhe do tecido dental do morfótipo A, com distribuição irregular da petrodentina e dentina em torno dos canais pulpares.....	71
Figura 39	Corte transversal do tecido dental do morfótipo A, mostrando canalículos totalmente preenchidos por goethita/hematita e avançando até a petrodentina.....	72
Figura 40	Tecido dental do morfótipo B, com corte transversal, mostrando detalhes de textura fibrosa da petrodentina e textura granular da dentina.....	72
Figura 41	Detalhes da textura fibrosa da petrodentina e textura granular da dentina.....	73
Figura 42	Tecido dental do morfótipo B, com dentina circundando o canal pulpar e a petrodentina ao redor da dentina.....	73
Figura 43	Vista geral, em corte longitudinal de tecido dental do morfótipo D, mostrando textura fibrosa da petrodentina, textura granular da dentina e organização dos canais pulpares.....	74
Figura 44	Detalhe da petrodentina do morfótipo D, mostrando o crescimento das fibras a partir da dentina e canal vascular pulpal preenchido por hematita/goethita	75

Lista de tabelas

Tabela 1- Relação de placas dentárias referentes aos Dipnoiformes utilizados na análise.....	41
Tabela 2- Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo A	50.
Tabela 3- Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo B	55.
Tabela 4- Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo C	59.
Tabela 5- Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo D	64.

RESUMO

O presente trabalho trata do estudo da paleoictiofauna Dipnoiformes do afloramento Laje do Coringa, localizado na Ilha do Cajual (Alcântara-Maranhão). Estes depósitos são datados do Eocenomaniano e fazem parte da Formação Alcântara, Grupo Itapecuru (Bacia de São Luís-Grajaú). O material analisado é constituído por placas dentárias pertencentes à coleção paleontológica da Universidade Federal do Maranhão. O estudo morfológico e histológico da paleoictiofauna presente neste afloramento levou a conclusão de que a comunidade de peixes Dipnoiformes para esta localidade estaria representada por no mínimo seis táxons. Destes, três são registrados anteriormente para rochas do Cretáceo Norte africano (*Asiatoceratodus tiguidiensis*, *Ceratodus africanus*, *C. humei* ?); um morfótipo assemelha-se a placas dentárias de afinidade taxonômica indeterminada, registrada para depósitos do Paleoceno da Bolívia; e dois aparentemente não apresentam representantes similares na literatura. A ocorrência de táxons ainda desconhecidos, e a grande variação morfológica (a maior para o Cretáceo do Brasil), apresentada para os Dipnoiformes provenientes da Ilha do Cajual, tornam este um importante depósito para investigações evolutivas e paleobiogeográficas destes vertebrados no Brasil e no âmbito de Gondwana.

Palavras chaves: Dipnóicos, Placas dentárias, Laje do Coringa, Bacia de São Luís-Grajaú.

ABSTRACT

The current work refers to the study of the paleoichthyofauna of Dipnoiformes from the fossil site Laje do Coringa, located at the Cajual Island (Alcantara, State of Maranhão, Northeastern Brazil). These deposits, are dated as early Cenomanian, are part of the Alcântara Formation, Itapecuru Group (São Luís-Grajaú Basin). The analyzed material is composed of dental plates from the paleontological collection of the Universidade Federal do Maranhão. The morphological and histological descriptions of the paleoichthyofauna present in Laje do Coringa led the deduction of at least 6 taxa of Dipnoiforme. From these, three were previously recorded for North African Cretaceous deposits (*Asiatoceratodus tiguidiensis*, *Ceratodus africanus*, *C. Humei* ?); one resemble taxonomically undetermined dental plates from Paleocene deposits of Bolivia; and two have not been recorded in the literature yet. The occurrence of taxa still not previous documented in the literature, added to largest morphological variation among Brazilian Cretaceous of the Dipnoiformes from the Cajual Island makes this an important deposit for evolutive and paleobiogeographic investigations of these vertebrates in Brazil and in the Gondwana.

Key words: Dipnoans, Dental plates, Laje do Coringa, São Luís-Grajaú Basin

1- INTRODUÇÃO

A separação do supercontinente Gondwana está bem documentada em bacias sedimentares das margens Leste e Equatorial do Brasil, sendo que o registro paleontológico de fauna continental em estratos sedimentares meso/albianos é relativamente raro para o Brasil.

Depósitos Eocenomanianos da Formação Alcântara, Bacia de São Luís-Grajaú, apresentam fauna diversificada de paleovertebrados, que apresenta semelhanças com o registro faunístico contemporâneo do Norte da África (Medeiros, 2001; Medeiros & Schultz 2001, 2002).

O *bone bed* conhecido como Laje do Coringa (Corrêa Martins, 1997), localizado na Ilha do Cajual, Município de Alcântara, Estado do Maranhão, destaca-se no âmbito dos demais afloramentos desta unidade, por conter uma grande concentração e diversidade de material fossilífero. A assembléia registrada neste afloramento fornece informações únicas sobre a fauna que habitou o Norte-Nordeste brasileiro em meados do Cretáceo (Medeiros & Vilas Boas, 1999; Medeiros & Schultz 2001, 2002). Um dos grupos de vertebrados fósseis melhor representados nessa localidade é o dos peixes pulmonados. Este grupo surgiu no Eo-Devoniano, tendo ampla distribuição paleobiogeográfica, sendo encontrado até os dias atuais. O principal registro deste grupo, em estudos pós-paleozóicos inclui placas dentárias.

Este estudo consiste na descrição morfológica e histológica de Dipnoiformes com base na análise de placas dentárias coletadas nesta localidade.

As ocorrências de Dipnoiformes apresentadas neste trabalho fornecem novos dados sobre a paleoictiologia da Laje do Coringa, e poderão fornecer mais informações para o melhor entendimento de paleobiologia e paleobiogeografia deste período da história geológica no Norte-Nordeste do Brasil.

2- OBJETIVOS

O presente trabalho objetivou realizar uma análise das formas de Dipnoiformes representadas na Laje do Coringa. As seguintes abordagens foram propostas;

Descrição da morfologia dos táxons conhecidos e dos novos morfótipos;

Descrição da histologia dos morfótipos analisados e utilização dos dados obtidos como fundamento para possível classificação taxonômica.

3- Comparação dos táxons estudados com outras formas descritas no Brasil e outros países. Com base na comparação dos caracteres morfológicos macroscópicos e microscópicos das placas dentárias, determinação de seu *status* taxonômico em nível mais específico possível.

4- Investigação do grau de diversidade dos Dipnoiformes presentes na Laje do Coringa, reunindo informações sobre a paleobiologia e descrição das possíveis inferências paleobiogeográficas relacionadas a este grupo.

GEOLOGIA REGIONAL

3.1- Contexto geológico da Bacia de São Luís-Grajaú.

O rifteamento que culminou com a abertura do Oceano Atlântico, iniciada no Neocomiano, resultou na formação de várias bacias individualizadas no Leste e Nordeste do Brasil (Szatmari et al., 1987). Sendo que, as bacias localizadas na margem Equatorial, devido ao processo de transcorrência divergente, mostram um grau de complexidade estrutural maior que suas correspondentes da borda Leste (Szatmari et al., 1987; Aranha et al., 1990; Góes & Rossetti, 2001). Uma destas bacias é a de São Luís-Grajaú, a qual faz parte do Sistema de *Graben* do Gurupi (Góes & Rossetti, 2001) (Figura 1).

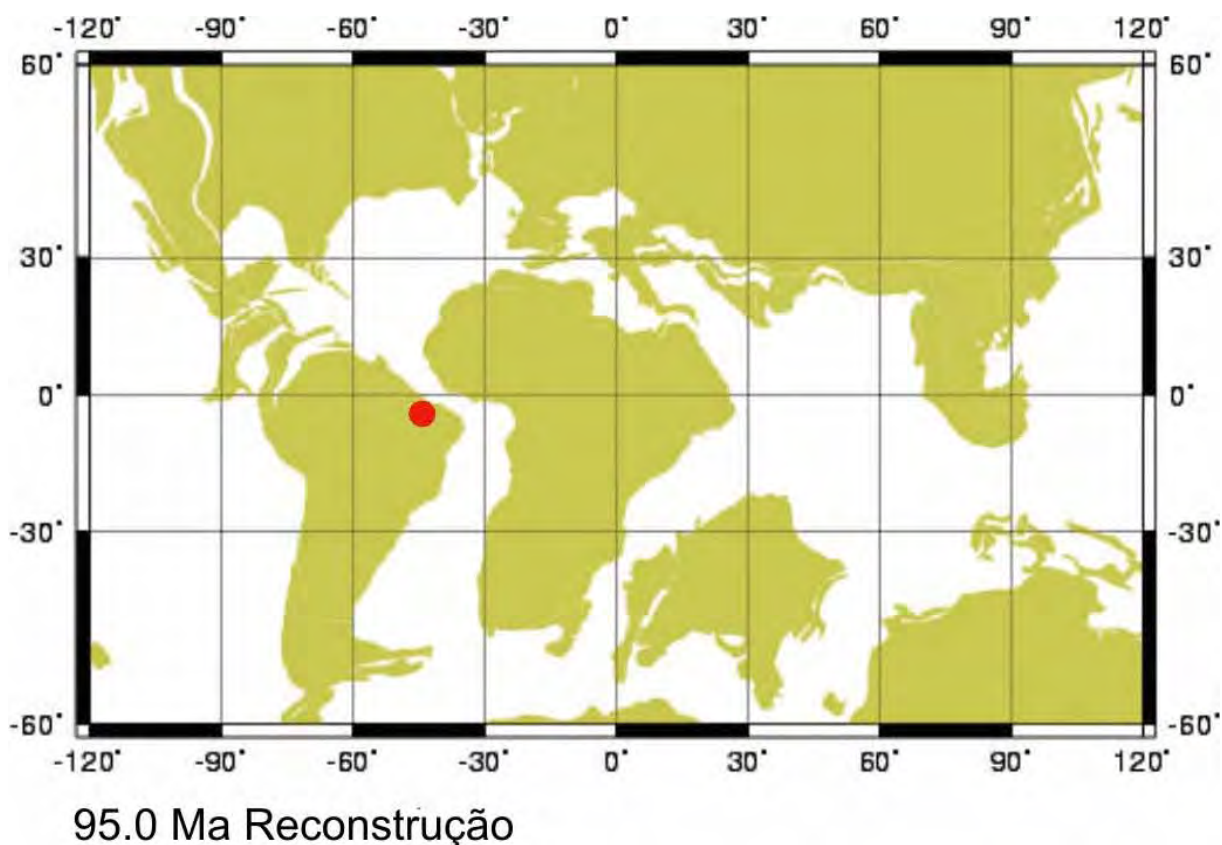


Figura 1-Posicionamento das massas continentais no Neo-Cretáceo e localização da Bacia de São Luís-Grajaú na América do Sul, indicada pelo círculo vermelho (compilado de <http://www.odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html>).

A Bacia de São Luís-Grajaú localiza-se em grande parte no Estado do Maranhão, com sedimentos depositados em um intervalo cronológico compreendido entre Aptiano e Mioceno/Plioceno (Klein & Ferreira, 1979; Góes et al., 1999; Góes & Rossetti, 2001). Está estabelecida sobre rochas gnáissicas, graníticas e metassedimentares do Cinturão de Dobramento Gurupi/Tocantins-Araguaia e Cráton de São Luís, bem como sobre as formações paleozóicas da Bacia do Parnaíba (Aranha et al., 1990; Rossetti, 2001a) (Figura 2).

Esta bacia sedimentar apresenta uma área de aproximadamente 250.000 km². Seus limites são a plataforma da Ilha de Santana a Norte, Lineamento Tocantins-Araguaia a Oeste, Lineamento Rio Parnaíba a Leste, Arco Capim a Noroeste, Arco Xambioá-Teresina a Sul (Rodrigues et al., 1990; Góes, 1995; Góes et al, 1999).

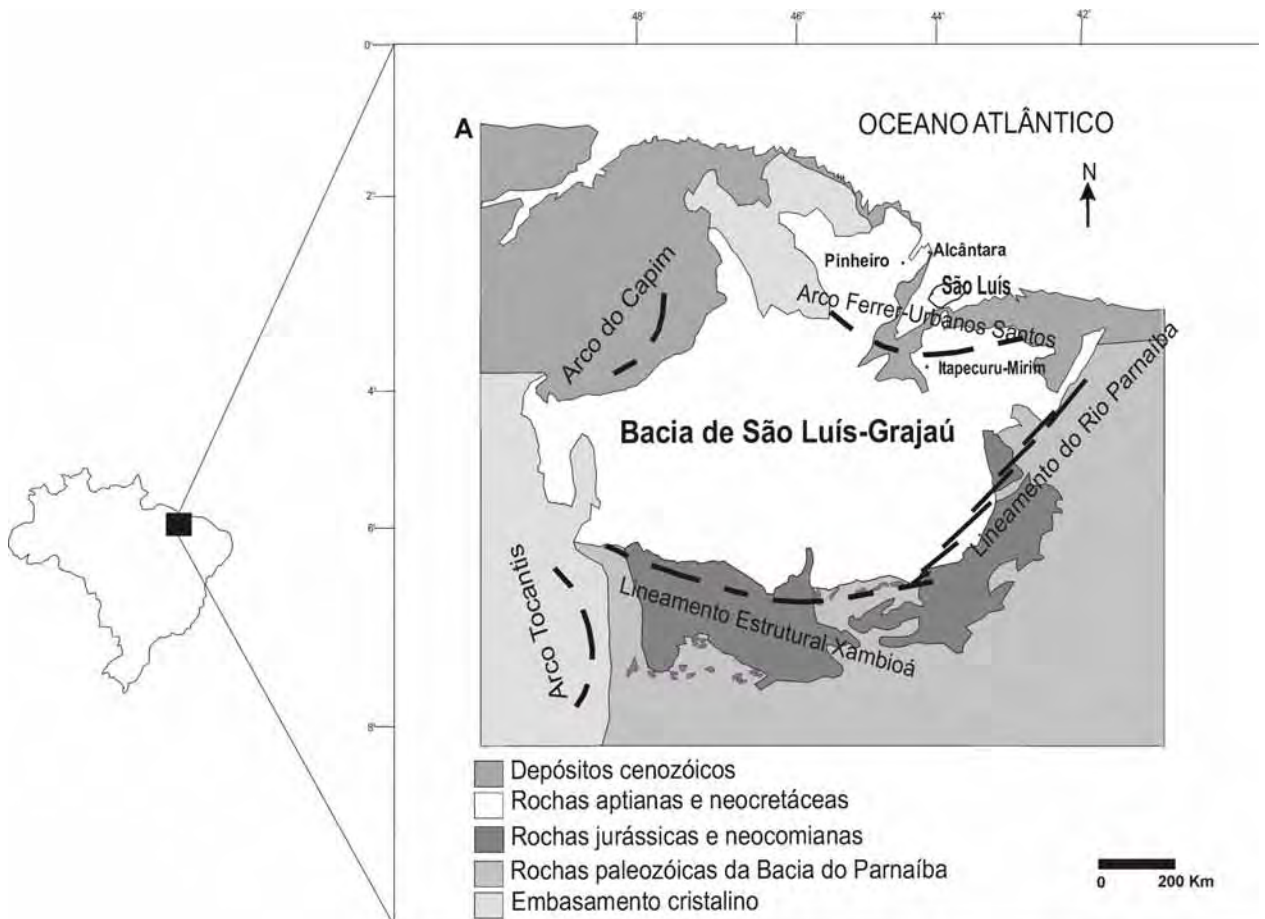


Figura 2- Mapa da localização da Bacia de São Luís-Grajaú na região meio-Norte do Brasil, com indicação dos principais lineamentos estruturais que limitam suas margens (Adaptado de Rossetti, 2003).

Considerada como uma bacia sedimentar distinta, a Bacia de São Luís apresentava uma área emersa de aproximadamente 15000 Km², localizada no litoral Norte do Estado do Maranhão, e orientada no sentido Noroeste-Sudeste (Rodrigues et al., 1990). Por sua vez, a Bacia do Grajaú foi formalizada por Góes (1995) e Góes & Coimbra (1996) para designar os depósitos cretácicos da porção Norte da Parnaíba, que foi desmembrada em quatro diferentes bacias: Parnaíba (Siluriano-Triássico), Alpercatas (Jurássico/Eo-Cretáceo), Grajaú (Cretáceo) e Espigão-Mestre (Cretáceo) (Góes & Coimbra, 1996) (Figura 3). Segundo Silva et al. (2003), a designação é pertinente, uma vez que sua evolução deu-se de maneira policíclica, compartimentada em bacias com gêneses, estilos tectônicos, preenchimento sedimentar e idades distintos.

A região correspondente à Bacia do Grajaú já havia sido anteriormente designada como uma estrutura bacinal à parte, por outros autores. Por exemplo, Resende & Pamplona (1970) denominaram-na de Bacia Epicontinental do Maranhão. Posteriormente Azevedo (1991) propôs a designação informal de Bacia de Codó, com origem relacionada ao processo de subsidência térmica. Também foi referida como Bacia do Capim por Borges et al. (1997).

Tradicionalmente considerado como limite Sul da Bacia de São Luís, o Arco Estrutural Ferrer-Urbano Santos foi reconhecido como uma estrutura intrabacinal e não uma barreira geográfica para a sedimentação nestas bacias (Góes et al., 1999; Rossetti et al., 2000; Góes & Rossetti, 2001). Góes & Rossetti (2001) propõem que o Arco Estrutural Ferrer-Urbano Santos foi soerguido em um tempo pré-Cretáceo, tendo sofrido reativações tectônicas durante o eo/meso-Albiano. Foi então posteriormente falhado, em função do esforço distensivo que levou ao desenvolvimento do Sistema de *Graben* Gurupi, do qual faz parte a Bacia de São Luís-Grajaú.

Este fato é evidenciado pela presença de três seqüências deposicionais, definidas por discordâncias regionais, que foram identificadas para as bacias São Luís e Grajaú. Estas seqüências podem ser mapeadas continuamente, em uma seção Norte-Sul, por até 600 Km de distância, quando então se adelçam, configurando geometrias em cunha, que terminam progressivamente contra uma discordância basal que trunca depósitos paleozóicos da Bacia do Parnaíba (Góes & Rossetti, 2001) (Figura 4).

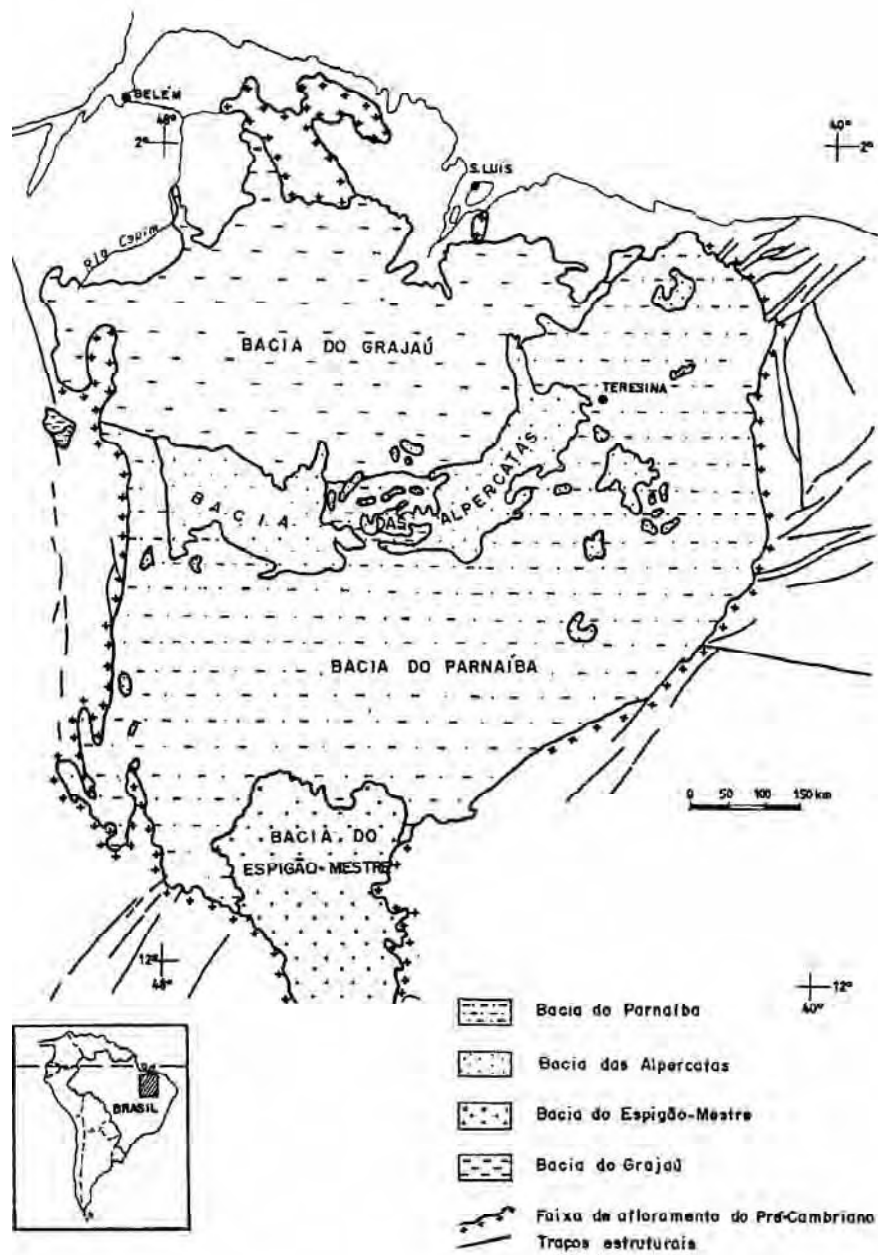


Figura 3- Bacias da Província sedimentar do Meio-Norte do Brasil (Compilado de Góes & Coimbra, 1996).

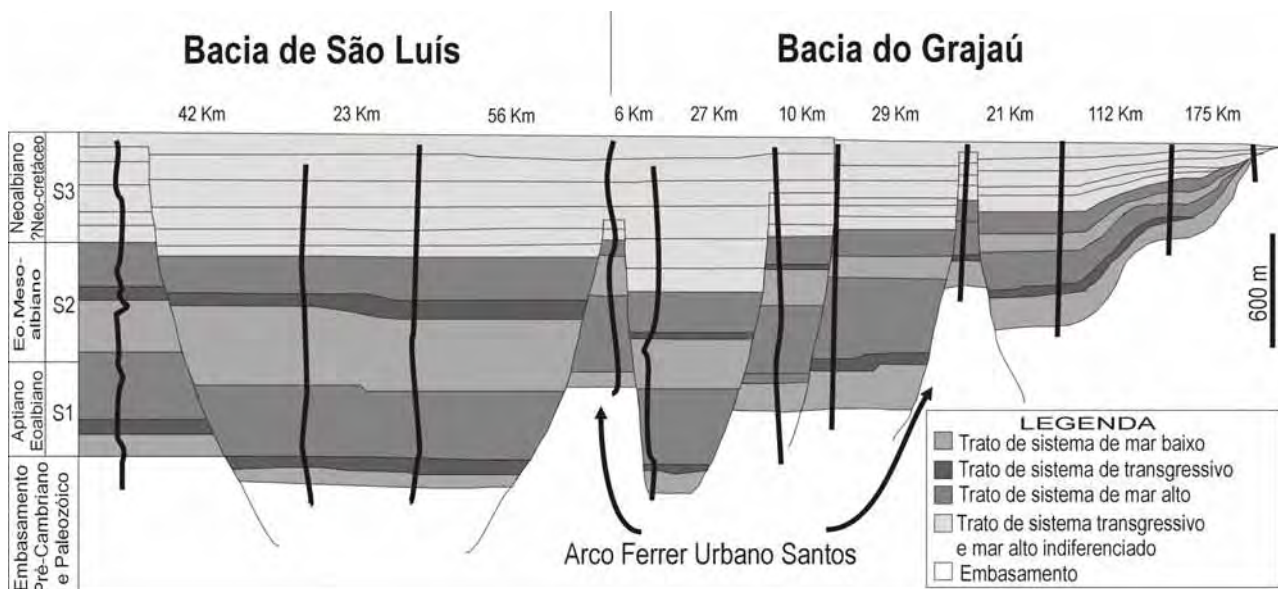


Figura 4- Arcabouço estrutural e seqüências deposicionais que compõem o preenchimento sedimentar da Bacia São Luís-Grajaú. Os traços indicam o posicionamento dos furos de sondagem (Compilado de Rossetti, 2003).

O preenchimento sedimentar da Bacia de São Luís-Grajaú é predominantemente cretácico, sendo representado pela sucessão litoestratigráfica Codó-Grajaú-Itapecuru. Uma delgada cobertura cenozóica finaliza seu ciclo sedimentar. Estes sedimentos cenozóicos são reconhecidos pelas formações Pirabas (de distribuição restrita) e Barreiras, que capeiam extensivamente a sucessão cretácica (Rossetti, 2001b).

A grande espessura e variedade faciológica levaram a algumas propostas de subdivisões dos depósitos Itapecuru (Figura 5). Assim Campbell et al. (1949) propôs dois membros; Serra Negra e Boa Vista. Rodrigues et al. (1990) propuseram também dois membros informais a Bacia de São Luís: Inferior e Alcântara. Esta unidade geológica também foi subdividida por Aranha et al. (1990) em quatro subunidades: ITA I, II, III e IV.

Rossetti & Truckenbrodt (1997), reunindo estudos faciológicos e estratigrafia de seqüências, reconheceram três intervalos estratigráficos na porção Norte da bacia de São Luís, reunido-os sob a designação formal de Grupo Itapecuru, composto pela Unidade Indiferenciada e formações, Alcântara e Cujupe. A Unidade Indiferenciada corresponde às três primeiras unidades definidas por Aranha et al. (1990). As formações Alcântara e Cujupe seriam o correspondente à unidade ITA IV.

		ESTRATIGRAFIA						
IDADE		ROSSETTI (2001a)	ROSSETTI & TRUCKENBRODT (1997)	RODRIGUES <i>et al.</i> (1990)	MESNER & WOOLDRIGE (1964)			
Mioceno/Plioceno		Formações Pirabas e Barreiras						
CRETÁCEO	CENOMANIANO/ MAASTRICHTIANO		S3	GRUPO ITAPECURU	Formação Cujupe	Formação Itapecuru	Membro Alcântara	Formação Itapecuru
	ALBIANO	Nco			Formação Alcântara		Membro Inferior	
		Meso	S2	Unidade Indiferenciada	Formações Codó e Grajaú			
		Eo	S1					
	APTIANO					Formações Codó e Grajaú		

Figura 5- Propostas de subdivisões estratigráficas da Bacia de São Luís-Grajaú. Compilado de Rossetti (2001b).

Rossetti (2001a), com base em estudos de subsuperfície, corroborados por dados estratigráficos e fasciológicos, subdividiram o preenchimento sedimentar da Bacia de São Luís-Grajaú em três seqüências deposicionais de segunda ordem, definidas por discontinuidades de caráter regional, reconhecidas informalmente como S1, S2 e S3. A seqüência deposicional S1, que inclui as formações Codó e Grajaú (Neoaptiano/Eoalbio), consiste de 450 m de arenitos, folhelhos, subordinadamente calcários e evaporitos, formados de Norte para Sul, em ambientes marinho raso, lacustre e flúvio/deltaico. A seqüência S2 (Eo/Meso Albiano), com cerca de 500 m de depósitos arenosos e argilosos, também está relacionada a ambientes marinhos rasos e flúvio/deltaicos, correspondendo à Unidade

Indiferenciada. A última seqüência S3, com aproximadamente 600 m de sedimentos arenosos e argilosos foi depositada entre o Mesoalbio e Neocretáceo e apresenta seis ciclos deposicionais, atribuídos a sistemas de vales estuarinos incisos. Incluem a porção superior da Unidade Indiferenciada, bem como as formações Alcântara e Cujupe (Rossetti, 2001b).

A formação da Bacia de São Luís-Grajaú mostra-se similar àquelas das demais bacias marginais brasileiras, podendo ser resumida em três fases principais, como segue.

Fase **pré-rift**, caracterizada pela formação de uma ampla depressão, com baixa subsidência e predomínio de delgada sedimentação continental.

Fase **rift**, com intensa tectônica extensional, responsável pelo desenvolvimento de bacia profunda, onde se acumulou espesso pacote sedimentar, em ambiente predominantemente marinho-transicional.

Fase **drift** (proto-oceânica), caracterizada pela ampliação do fundo oceânico, com deposição em ambiente marinho hemipelágico (Aranha et al., 1990).

A atual divisão estratigráfica da Bacia de São Luís-Grajaú é detalhada a seguir.

3.2- Formações Codó e Grajaú

Estas formações representam o estágio pré-rift da bacia e foram primeiramente citadas por Lisboa (1914) e formalizadas por Campbel et al. (1949). Ocorrem de Norte a Sul na bacia, sendo representados mais significativamente na borda Leste, nas proximidades da região de Codó, interior do Estado do Maranhão (Rossetti, 2001b)

A Formação Codó é uma seqüência relativamente delgada, cuja deposição iniciou-se no Neo-Aptiano (Silva Santos, 1994), sendo representada por folhelhos negros, evaporitos e calcários lacústres (Mesner & Wooldridge, 1964; Pinto & Ornellas, 1974; Rossetti, 2001a). Um sistema deposicional predominantemente lacustre têm sido sugerido para esta unidade aflorante na localidade de Codó enquanto que alguns trabalhos mostram influência marinha em áreas localizadas em Centro e Norte da bacia (Batista, 1992; Rodrigues, 1995; Rossetti, 2001a).

Intercaladas a esta unidade encontra-se os depósitos da Formação Grajaú, composta por conglomerados e arenitos atribuídos a ambientes flúvio-deltaicos e eólicos (Mesner & Wooldridge, 1964; Aguiar, 1971).

3.3- Grupo Itapecuru

Este grupo inicialmente designado como formação (Campbel et al, 1949), consiste em arenitos médios-finos, carbonáticos, de coloração avermelhada, com intercalações de siltitos, argilitos e folhelhos vermelhos e esverdeados, distribuídos ao longo do Rio Itapecuru, nas proximidades da Cidade de Itapecurú-Mirim, Estado do Maranhão. Com o passar do tempo, o nome “Formação Itapecuru” passou a ser empregado como referência a todos os depósitos entre as formações Codó e Pirabas/Barreiras, ocorrentes nas regiões Oriental do Pará e Ocidental do Maranhão. Foi subdividido em três unidades por Rossetti & Truckenbrodt (1997).

3.3.1- Unidade Indiferenciada

Existem poucos trabalhos disponíveis enfocando estes depósitos, especialmente em relação à caracterização faciológica e análise da arquitetura deposicional em escala de afloramento (Rossetti & Góes, 2003).

Apesar de mal conhecidas, rochas albianas são particularmente expressivas nas bordas da Bacia de São Luís-Grajaú (Rossetti & Góes, 2003). Estes depósitos, próximo à Cidade de Codó, são separados da Formação Codó por discordância, sendo compostos por arenitos, argilitos e subordinamente calcários.

Para este intervalo estratigráfico foram reconhecidas quatro associações faciológicas, atribuídas a ambientes deposicionais de *shoreface* superior, laguna/baía interdistributária, canal distributário e lobos de suspensão (Rossetti et al., 2001).

Os depósitos albianos registrados até o momento na bacia são sistematicamente representativos de ambientes marinhos transicionais (Rossetti & Góes, 2003). Estes autores propõem que durante este período a Bacia de São Luís-Grajaú representasse uma ampla área oceânica costeira, cujas margens eram dominadas por sistemas deltaicos. A paleocosta mostrava morfologia provavelmente lobada, mas que lateralmente poderia ter flutuado para suavemente cuspidada ou mais retilínea, em função da baixa influência fluvial e do intenso retrabalhamento por ondas de tempestades. Dados palinológicos nas localidades de Querru e Guariba, próximos à Cidade de Itapecurú-Mirim, Estado do Maranhão sugerem condições climáticas quentes e áridas para o Norte maranhense, durante a deposição desta unidade (Pedrão et al., 1993a).

3.3.2- Formação Alcântara

Esta unidade foi proposta por Cunha (1968) para depósitos cenomanianos aflorantes no Município de Alcântara, Estado do Maranhão. Inicialmente pouco utilizado, este termo foi retomado por Rossetti & Truckenbrodt (1997), que justificaram o enquadramento destes depósitos na categoria de formação.

A Formação Alcântara, discordantemente sobreposta à Unidade Indiferenciada e sotoposta à Formação Cujupe, consiste em um pacote de 30 a 35 m de espessura de arenitos, argilitos e calcários de coloração marron achocoltado a cinza esverdeados. Estes foram depositados por processos de tempestades de grande intensidade, e subordinadamente correntes de marés, em ambientes *shoreface* médios a superiores, *foreshore*, canais de maré e laguna *washover* (Rossetti 1997, 2001a). Estes sub-ambientes compõem um vale estuarino inciso, tipicamente configurando sistemas ilhas-barreiras. A mistura de faunas de águas continentais, marinhas e salobras (Klein & Ferreira, 1979; Rossetti, 2001a), levaram a aventar sobre a possibilidade de conexão deste sistema com um estuário do tipo dominado por onda (Rossetti 1997, 2001a).

A Formação Alcântara está bem representada na porção Norte da Bacia de São Luís-Grajaú, sendo encontrados vários afloramentos fossilíferos ao longo da Baía de São Marcos (Rossetti & Truckenbrodt, 1999).

Análise palinológica de uma amostra coletada em afloramento na Ponta do Farol, Baía de São Marcos, Ilha de São Luís, mostrou elementos marinhos, representados por testas quitinosas de foraminíferos e escolecodontes, além de uma variedade de palinórfos, que indicam a idade eocenomaniana (Pedrão et al., 1993b). Além disso os palinórfos, indicam que o clima ainda permaneceu quente e com tendência à aridez, durante a deposição da Formação Alcântara (Pedrão et al. 1993b; Rossetti, 2001a; Rossetti et al., 2001). A presença de calcretes com horizontes paleocársticos e de fenestras formadas por dissolução meteórica, indicam alternâncias de clima seco a úmido (Rossetti & Toledo, 1996; Rossetti et al., 2001).

3.3.3- Formação Cujupe

Esta unidade corresponde a um pacote com cerca de 25 m de espessura, constituído por arenitos caulínicos, com granulometrias fina a muito fina, bem selecionados, cores branca,

cinza e violácea. Subordinadamente ocorrem conglomerados intraformacionais com clastos de argila e matriz arenosa (Rossetti & Truckenbrodt 1997, 1999).

Definida por Rossetti & Truckenbrodt (1997), esta formação representa o preenchimento de um paleovale inciso estuarino, incluindo depósitos atribuídos a canais de marés, baías de inframarés, barras de marés, baixios/planícies de marés, e deltas de marés. Base e topo mostram-se limitados por discordâncias com relevo erosional (Rossetti, 1998).

O posicionamento acima de rochas cenomanianas, e abaixo de depósitos oligo/miocênicos, levam a sugerir idade incerta, entre o Neo-Cretáceo e início de Paleogeno para esta formação (Rossetti et al., 2001).

O Paleovale Cujupe, localizado na parte Leste da bacia, forma um extenso cinturão orientado na direção Nordeste/Sudoeste, com uma extensão de pelo menos 150 km e largura de 20 a 30 km (Rossetti, 1998). A abundância de restos vegetais, em argilitos laminados estuarinos, localizados na borda Leste da bacia, no Porto de Cujupe, indicam que apesar da tendência à aridez, justificada pela formação de arenitos arcoseanos, é possível que períodos de certa umidade tenham ocorrido durante a deposição da Formação Cujupe (Rossetti et al., 2001).

3.4- Depósitos Cenozóicos

A cobertura cenozóica da Bacia de São Luís-Grajaú, apesar de delgada, apresenta afloramentos bem conservados. Estes sedimentos (formações Barreiras/Pirabas) ocorrem discordantemente sobre rochas cretácicas.

Os sedimentos terciários da Formação Pirabas foram descritos inicialmente por Maury (1924), representados por arenitos, argilitos e calcários. Antigas referências o consideravam erroneamente como parte dos sedimentos Itapecuru (Klein & Ferreira, 1979; Petri & Fúlfaro, 1983). O termo Barreiras define um conjunto de arenitos, siltitos, argilitos e conglomerados, freqüentemente lenticulares (Petri & Fúlfaro, 1983).

Três unidades são descritas por Rossetti (2003), correspondentes aos termos litoestratigráficos Pirabas/Barreiras Inferior, Barreiras Médio/Superior e Barreiras Superior. Segundo a autora, estes depósitos representam sedimentação inicialmente do tipo mista-carbonática-siliciclástica, que evoluiu para exclusivamente siliciclástica para o topo, tendo sido formados em sistemas estuarinos de vales incisos.

4- REGISTROS FÓSSEIS DA BACIA DE SÃO LUÍS-GRAJAÚ.

O documentário paleontológico da Bacia de São Luís-Grajaú é bastante variado, incluindo registros fósseis de vertebrados e invertebrados que ocorrem dispersos ou concentrados em horizontes estratigráficos. Na localidade de Itapecuru-Mirim e na região litorânea da Baía de São Marcos, têm sido relatadas ocorrências fósseis em depósitos cretácicos desde meados do Século XX.

O primeiro registro de invertebrados foi descrito por Oliveira (1958), que identificou uma espécie de gastrópodo (*Nerinea pontagrossensis*) proveniente do Farol de São Marcos, na praia homônima. Outros registros da malacofauna do Grupo Itapecuru são apresentados por Klein & Ferreira (1979), Ferreira & Cassab (1987), Ferreira (1991), Carvalho & Silva (1992) e Ferreira et al. (1995).

Pinto & Ornellas (1974) registram a ocorrência de insetos Hemiptera, representante das famílias Pricicoridae e Laticutillidae, bem documentados em folhelhos neoaptianos da Formação Codó. Estes grupos são comuns em depósitos representativos de climas quentes.

Os primeiros fósseis de vertebrados foram identificados por Price (1947, 1960), que faz referências a restos ósseos nas ilhas de Livramento, do Medo e de Itaúna (hoje chamada Ilha do Cajual). Estes fragmentos foram atribuídos a peixes (Elasmobranchia, Dipnoi e Actinopterygii) e répteis (Testudines, Crocodylomorpha, Theropoda e Sauropoda).

A paleoictiofauna conhecida na Bacia São Luís-Grajaú é diversificada. Silva Santos (1994) reconheceu onze táxons para estratos da Formação Codó. Destes apenas um é exclusivo desta unidade, sendo os demais registrados originalmente na Formação Santana da Bacia do Araripe.

Escamas do gênero *Lepidotes* (Semionotidae) foram identificadas nas barrancas do Porto de Itaqui (Carvalho & Silva, 1992). Para a mesma localidade foram noticiadas placas dentárias associadas ao gênero *Ceratodus* (Cunha & Ferreira 1979, 1980).

Placas dentárias de Dipnoiformes também foram registradas na Ilha do Cajual (*Ceratodus africanus* e *Asiatoceratodus tiguidiensis*) e em depósitos albianos próximos à Cidade de Itapecuru-Mirim (*Asiatoceratodus tiguidiensis*) (Medeiros, 2001; Medeiros & Schultz, 2001; Dutra & Malabarba, 2001; Sousa et al., 2003; Castro et al., 2003, 2004).

Outros registros de peixes sarcopterígeos foram relatados por Carvalho & Maisey (1999), que fizeram breves descrições de representantes dos gêneros *Mawsonia* e

Axelrodichthys, coletados em afloramentos das cidades de Itapecuru-Mirim (Albiano) e Codó (Aptiano), respectivamente. Fragmentos ósseos e lepidotríquias de *Mawsonia* são citados para a Laje do Coringa (Medeiros, 2001; Medeiros & Schultz; 2001).

Dutra & Malabarba (2001) registraram dezessete táxons, em afloramentos nas proximidades das cidades de Alcântara, Itapecurú-Mirim e Coroatá atribuídos a paleoambientes continentais a marinhos. Eugênio (1994) e Pereira & Medeiros (2003) registraram alguns destes táxons, em afloramentos localizados ao longo da Baía de São Marcos.

Dentes associados a picnodontídeos foram registrados em afloramentos próximos à Cidade de Itapecuru e na Laje do Coringa (Carvalho, 1997; Sousa et al., 2004).

A Classe Chondrichthyes está representada por placas dentárias e espinhos de nadadeira de tubarões Hybodontiformes, coletados na Laje do Coringa (Medeiros, 2001; Medeiros & Schultz, 2001; Marques da Silva & Medeiros, 2003).

Fragmentos de testudinos foram registrados por Carvalho & Gonçalves (1994). Moraes Santos et al. (2001) descrevem um espécimen de testudino Pleurodira (Superfamília Pelomedusoidae) com base em uma carapaça incompleta coletada na Praia da Baronesa, Município de Alcântara.

Carvalho (1994a) redefine e redescreve um crocodilomorfo notossúquio, *Candidodon itapecuruense*, com base em material craniano coletado nas proximidades da Cidade de Itapecurú-Mirim. Na Laje do Coringa são encontrados dentes e placas dérmicas de crocodilomorfos (Medeiros, 2001).

Dentes isolados, associados a répteis marinhos (plesiossauros e mosassauros) são registrados por Eugênio (1994), Carvalho et al. (1997) e Vilas Bôas & Carvalho (1999, 2001) nas localidades Praia da Baronesa e Laje do Coringa (Ilha do Cajual), Município de Alcântara.

Fragmentos ósseos e dentes associados a dinossauros são apresentados por Ferreira (1991) e Ferreira et al. (1991), Vilas Bôas et al. (1999), Medeiros & Vilas Bôas (1999), Medeiros (2001), Medeiros & Schultz (2001), Ribeiro et al. (2003) e Carvalho et al. (2003).

Medeiros (2001) e Medeiros & Schultz (2001, 2004) apresentam um estudo sobre a fáunula de vertebrados fósseis encontrada na Laje do Coringa, sendo que os grupos mais significativamente representados são peixes e dinossauros, incluindo formas compartilhadas com os depósitos do Norte africano, mas de situação taxonômica controversa, como *Astrodon*.

O registro icnofossífero é bem documentado em afloramentos da região litorânea da Baía de São Marcos, sendo reconhecidos pegadas, coprólitos e bioturbações (Carvalho, 1994b; Carvalho & Gonçalves, 1994; Carvalho, 2001; Medeiros, 2001). São conhecidas várias ocorrências de icnofósseis de vertebrados em rochas cenomanianas, expostas ao longo das falésias desta área.

Vicalvi et al. (1993) descreveram fragmentos de tamanhos variáveis associados, em uma primeira análise, a cascas de ovos de dinossauros. O material foi coletado a poucos metros do local onde foram recuperados ossos e dentes serrilhados, na localidade Igarapé da Mata, proximidades de Itapecurú-Mirim.

Registros de vegetais são citados por Klein & Ferreira (1979), que reconheceram a presença de folhas de angiospermas em calcários dolomíticos do Farol de São Marcos, Cidade de São Luís. Outros vegetais fósseis também foram identificados, através de impressões de ramos de esfenófitas, fragmentos de troncos de pteridófitas e gimnospermas, no afloramento Laje do Coringa da Ilha do Cajual (Medeiros, 2001).

Vicalvi & Carvalho (2002) identificaram oogônios de carófitas, coletados no Município de Cantanhede, margem esquerda do Rio Itapecuru. O material estava associado a bioturbações tubulares, ostrácodos, conchóstracos e fragmentos ósseos.

5– DIPNOIFORMES

5.1- Generalidades

O clado Dipnoi, ao lado de Rhipidistia, Onycodontia e Acnistia, representam a subclasse Sarcopterygii (Benton, 1997; Richter et al., 2004). Schultze & Campbell (1986) definem os Dipnoi por vinte e uma características, que distinguem este grupo dos demais sarcopterígeos e excluem o primitivo gênero eo-devoniano *Diabolepis*. Desta forma, os Dipnoi, ao lado da Ordem Diabolepidida (Devoniano), compõem a infraclasse Dipnoiformes (Richter et al., 2004).

Representantes dos Dipnoiformes são conhecidos do Eo-Devoniano até o Holoceno. O termo refere-se à dupla forma de respiração deste grupo de peixes, que apresentam brânquias e pulmões, e os faz conhecidos como peixes pulmonados (Benton, 1997). Estruturas do esqueleto, associadas à respiração aérea, são ausentes em Dipnoiformes marinhos primitivos, mas surgem durante o Meso-Devoniano (Long, 1993).

Registro fóssil de Dipnoiformes é encontrado em todos os continentes. São conhecidas aproximadamente 280 espécies, divididas em 64 gêneros (Cloutier & Ahlberg, 1996). Do total conhecido, metade ocorre na Europa, um quinto é encontrado na Austrália, outros tantos nos Estados Unidos e um décimo no Canadá, Groenlândia, Madagascar e Rússia. Aproximadamente 19 gêneros e cerca de 60 espécies são descritas somente com base em placas dentárias (Marshall, 1986).

Os Dipnoiformes alcançaram dois picos de diversidade em dois períodos distintos. Durante o Devoniano (mais de 85 espécies), quando ocorreu a primeira e maior radiação adaptativa e no Triássico (mais de 45 espécies) (Cloutier & Ahlberg, 1996). A partir do Jurássico, este grupo apresenta uma retração de sua ampla distribuição original, sofrendo um progressivo declínio durante o Mesozóico e o Cenozóico, com confinamento progressivo ao Hemisfério Sul. A partir do Terciário, são registrados exclusivamente na América do Sul, África e Oceania, continentes que faziam parte do Gondwana (Toledo, 2001).

Os Dipnoiformes mais primitivos são registrados exclusivamente em paleoambientes marinhos. A partir do meso-Carbonífero são descritos também associados a estuários (Janvier, 1996). Observa-se um desenvolvimento preferencial das formas de Dipnoiformes em águas continentais ao longo da evolução deste grupo (Marshall, 1986; Martin, 1987).

As seis espécies viventes são representantes exclusivas de águas continentais, estando contidas em três agrupamentos genéricos (Marshall, 1986). São eles *Lepidosiren* na América do Sul, *Protopterus* na África e *Neoceratodus* na Austrália (Kemp & Molnar, 1981) (Figura 6).

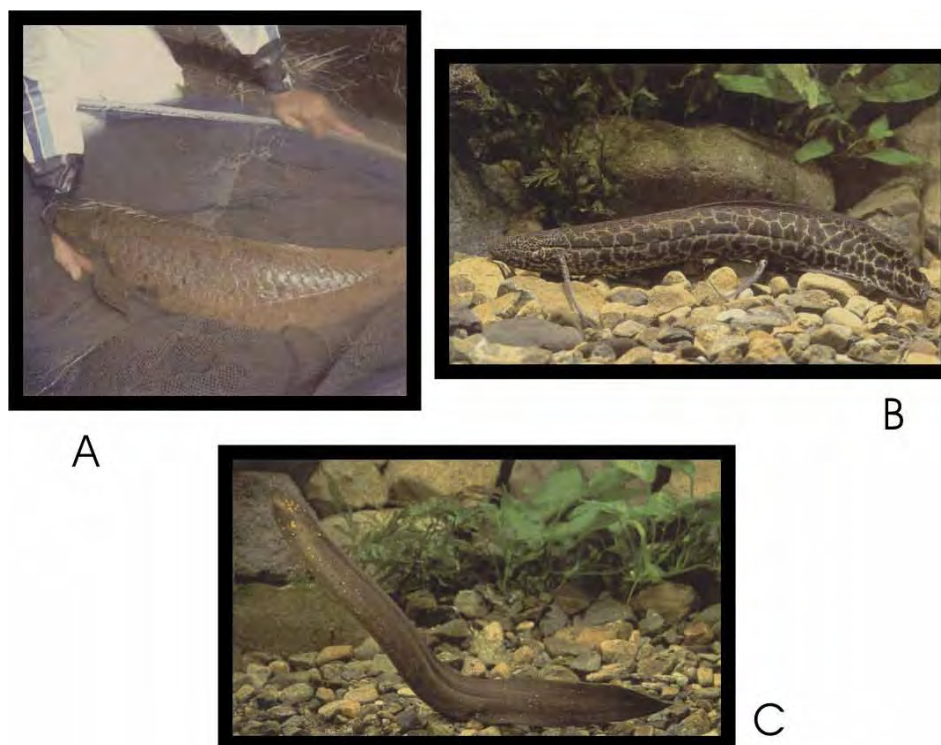


Figura 6- Representantes atuais dos gêneros de Dipnoiformes. A-*Neoceratodus forsteri* KREFFT 1870, B-*Protopterus aethiopicus* HECKEL 1851, C-*Lepidosiren paradoxa* FITZINGER 1837 (Fonte: Kodera, 1994).

Os membros conhecidos mais antigos desta ordem são os gêneros *Uranolophus* (Formação Beartooth Butte, Wyoming, USA) e *Speoneshydrion* (Calcário Bloomfield, New South Wales, Austrália), ambos do Pragiano. Também bastante basais são *Sorbitorhynchusodas* (Formação Dale, Província de Guangxi, China) e *Dipnorhynchus* (New South Wales, Austrália), do Emsiano.

A morfologia dos Dipnoiformes devonianos é bem documentada principalmente por material proveniente da Formação Gogo da Austrália, dos depósitos “Flagstones Caithness”

da Escócia e da Formação Escuminac de Québec (Canadá), que apresentam espécimens completos (Janvier, 1996; Cloutier & Ahlberg, 1996). Por outro lado, a anatomia de espécies de Neo-Paleozóico, Mesozóico e Cenozóico é pobremente conhecida, pois muitas destas são conhecidas somente por elementos isolados, geralmente ossos mandibulares e placas dentárias (Cloutier & Ahlberg, 1996; Kemp, 1998).

A progressiva redução na ossificação de endo e exoesqueletos, dos representantes deste grupo ao longo de sua evolução, tornou restrito o número de informações cranianas e pós-cranianas de táxons pós-paleozóicos (Janvier, 1996).

Os primeiros Dipnoiformes devonianos apresentavam uma maciça ossificação craniana, com numerosos ossos dérmicos organizados em um modelo complexo, característico de cada espécie, cobrindo o igualmente ossificado neurocrânio. Ao longo de sua evolução esta estrutura craniana tornou-se reduzida (Kemp, 1992; Long, 1995) (Figura 7).

Os três gêneros vivos apresentam reduzidas partes ósseas em seus esqueletos. Neurocrânio e partes da espinha dorsal tornaram-se cartilagosos e outros ossos do crânio são reduzidos em números e peso (Benton, 1997).

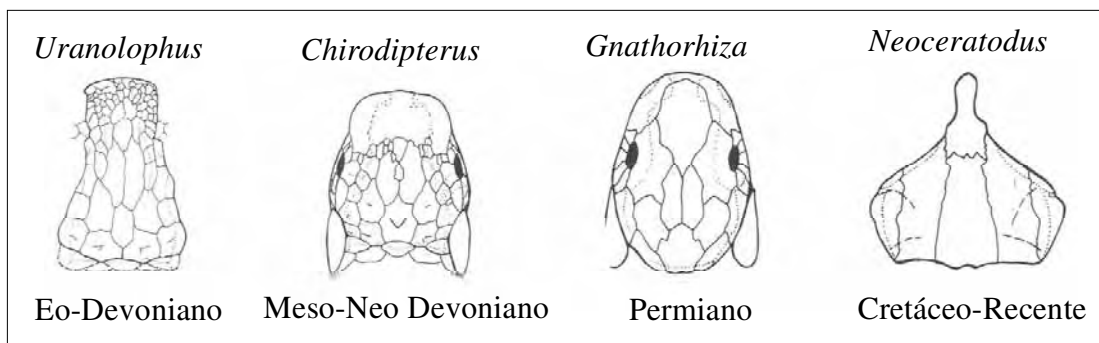


Figura 7- Mudanças no modelo do teto craniano de Dipnoiformes ao longo da história evolutiva do grupo, mostrando a simplificação dessa estrutura (Adaptado de Long, 1995).

As relações evolutivas entre os Dipnoiformes são, no presente, matéria de controvérsias (Kemp, 1998). As propostas sobre as diferentes filogenias para os representantes mesozóicos, em geral são baseadas em duas abordagens. A primeira utilizando-se de modelos sobre as análises osteológicas cranianas (Schultze, 1981), que inclui um reduzido número de táxons. A segunda fundamentada em caracteres obtidos através de placas

dentárias isoladas (Martin 1982a, 1982b, 1984a), na qual poderiam ser incluídas muitas das espécies conhecidas (Arratia & Cione, 1996).

Devido a sua grande variabilidade, a utilização de placas dentárias tem sido questionada como elemento seguro para propostas de relações filogenéticas (Vorob`yeva, 1967; Schultze, 1991). Porém, restos cranianos são limitados no registro fóssil para Dipnoiformes pós-paleozóicos (Schultze, 1991). Segundo Kemp (1998) estruturas cranianas são importantes para a classificação no âmbito do grupo, mas gêneros baseados em placas dentárias também são válidos. Além disto, os tecidos mais resistentes, que compõem a placa dentária, fornecem caracteres úteis para definir táxons em Dipnoiformes, como as diferentes organizações dos tecidos em cada espécie. Detalhes da organização das dentinas especializadas são variáveis entre gêneros e significativos para estudos sobre estrutura e função das placas dentárias (Kemp, 2001).

Martin (1982a, 1982b) classifica os Dipnoiformes pós-paleozóicos em cinco famílias: Ceratodontidae Gill 1872, Ptychoceratodontidae Martin 1982, Arganodontidae Martin 1982, Neoceratodontidae Miles 1977 e Lepidosirenidae Bonaparte 1841.

Para Schultze (1992) seriam quatro famílias (Ceratodontidae, Ptychoceratodontidae, Neoceratodontidae e Lepidosirenidae) pós-paleozóicas, entre as dezoito reconhecidas por este autor.

5.2- Placas dentárias

Dipnoiformes são caracterizados por um peculiar tipo de dentição. Em muitos deles faltam dentes marginais, os maxilares são ausentes e os pré-maxilares, quando presentes, são muito reduzidos, possuindo apenas poucos elementos dentários (Cloutier & Ahlberg, 1996).

Muitas das espécies conhecidas de Dipnoiformes são descritas com base somente em placas dentárias. A composição por tecidos altamente mineralizados torna estes elementos mais resistentes e com maior probabilidade de conservação no registro fóssil.

Placas dentárias são conhecidas do Emsiano ao Holoceno e constituem o aparato dentário primário de muitas espécies. Dois outros tipos distintos de dentição são conhecidos: carapaça de dentina e tipos providos de elementos denticulados (Cloutier & Ahlberg, 1996). Estes últimos são encontrados em Dipnoiformes mais primitivos (Martin, 1987).

Há alguma discussão na literatura sobre a primitiva condição de dentição em Dipnoiformes, pois entre os primeiros representantes do Devoniano são encontradas todas as variações morfológicas, o que dificulta uma conclusão sobre qual a condição primitiva (Kemp, 1977; Denison, 1974). Campbell & Barwick (1983) reconhecem duas linhagens distintas de dentição para estes peixes: os tipos denticulados, conhecidos em formas do Devoniano e aqueles com placas dentárias, reconhecidas primeiramente em gêneros devonianos e ocorrentes em todas as formas modernas.

Dipnoiformes incluem representantes com dois tipos de placas dentárias. Aqueles com verdadeiras placas dentárias, as quais crescem pela adição de novos tecidos dentários na margem das placas e têm uma cavidade pulpar abaixo desta. E aqueles com uma primitiva placa de dentina, freqüentemente com simples e rudimentares fileiras de dentes. Estas formas claramente representam primitivos graus de organização na evolução das verdadeiras placas dentárias (Long, 1995).

Os Dipnoiformes mais evoluídos caracterizam-se por possuírem dentes fusionados, formando seis placas dentárias, constituindo três duplas. A primeira dupla de placas situa-se na porção anterior do maxilar e são denominadas de Volmer. A segunda dupla, que é superior, fixa-se ao entopterigóide. A terceira dupla, situada inferiormente, está fixada aos pré-articulares (Tabaste, 1963; Long, 1995) (Figura 8). As placas dentárias de Volmer são mais frágeis que as demais, tornando mais difícil sua preservação no registro fóssil (Toledo, 2001).

As placas dentárias pré-articulares e entopterigóides consistem em duas faces amplas e geralmente triangulares. A face oclusal, ou oral, posiciona-se em direção à cavidade oral. A face basal, ou aboral, está voltada para o suporte ósseo da placa. A periferia da placa dentária é formada por três margens: mesial, lingual e labial (Tabaste, 1963) (Figura 9). A margem mesial em geral é de menor extensão, podendo acompanhar o contorno da primeira crista. Pode ser dividida em duas margens menores, uma interdental e outra mesiobucal (Churcher & De Iuliis, 2001). Esta subdivisão não é observada em todos os táxons. A margem lingual normalmente é mais longa que a mesial e usualmente curvada e contínua. A labial é maior, exibindo as terminações das cristas. As denticulações alternadas com sulcos dão um contorno sinuoso a esta última margem. O ângulo formado pela interseção das margens mesial e lingual é conhecido como mesiointerno. Em *Neoceratodus forsteri* cada placa é formada por um modelo de cristas radiais, feitas da fusão de cúspides inicialmente isoladas (Kemp, 1977).



Figura 8- Vista lateral do crânio de *Neoceratodus forsteri*, gênero vivente de Dipnoiformes da Austrália, mostrando os bordos labiais das placas dentárias superior e inferior (Long, 1995).

Segundo Martin (1980), as diferenças entre as placas dentárias superiores e inferiores, aplicadas aos Dipnoiformes Ceratodontidae europeus, ao vivente *Neoceratodus forsteri*, aos morfótipos cretácicos da África, em *Ceratodus madagascariensis* e em *Arganodus atlantis*, podem ser identificadas como:

- (i) lado mais convexo da primeira crista na placa dentária inferior, visível em vista dorsal;
- (ii) lado mesial da primeira crista nas placas dentárias superiores não visível na mesma vista;
- (iii) ângulo entre o plano da superfície oclusal da placa dentária, e o lado mesial da primeira crista, agudo nas placas dentárias superiores e obtuso nas inferiores;
- (iv) as faces labial e lingual das placas dentárias inferiores são retas ou levemente côncavas, e ocultas em vista posterior.

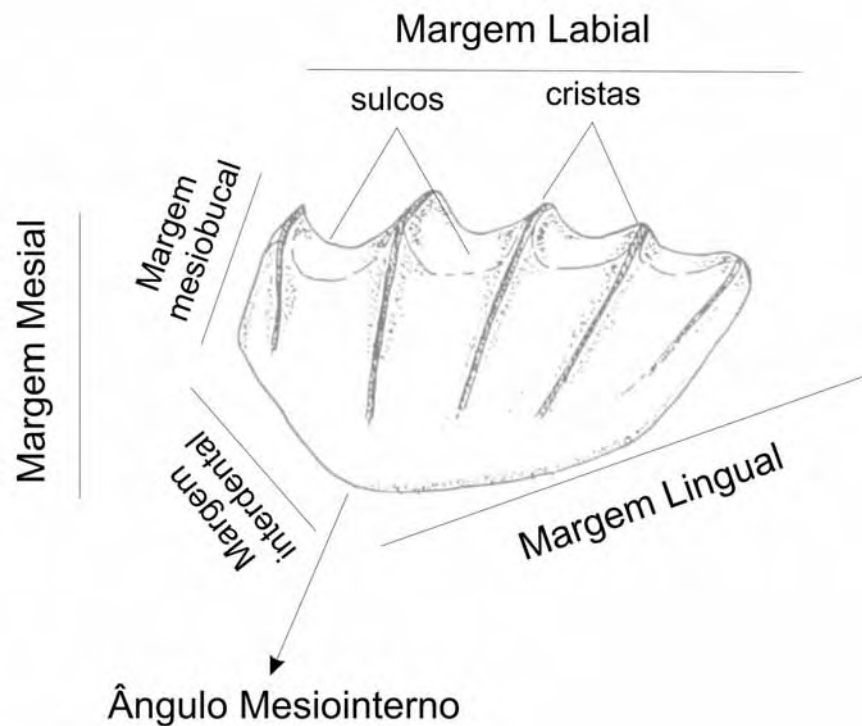


Figura 9- Perfil oclusal de uma placa dentária de Dipnoiformes. Forma triangular com três bordos (adaptado de Churcher & De Iuliis, 2001).

Apesar de dados biométricos serem constantemente citados na literatura como caráter taxonômico, trabalhos com base em materiais australianos questionam esta validade, devido às variações observadas no desenvolvimento ontogenético do representante atual *Neoceratodus forsteri*. Segundo Kemp (1977), o aumento no número de cristas ao longo do desenvolvimento ontogenético do animal, e os valores entre os ângulos destas, que se tornam progressivamente menores, são características sem valor taxonômico. Além disto, análises biométricas necessitam de uma boa amostra estatística (Kemp 1997a, 1997b).

Estes elementos denticulares são altamente resistentes e, ao longo da vida do animal, estão sujeitos às constantes abrasões sobre a superfície de trituração. Esta resistência é ocasionada pela presença de tecidos hipermineralizados. Registros destes tecidos são encontradas em muitos Dipnoiformes pós-paleozóicos e em todas as formas atuais (Smith, 1984).

A peculiar estrutura das dentinas é única para Dipnoiformes, não sendo encontrada em outros grupos de vertebrados, incluindo outros sarcopterígios e primitivos tetrápodos (Kemp, 2001). Porém existem muitas dificuldades em se comparar trabalhos sobre os tecidos dentários, apresentados por diferentes autores, devido a problemas terminológicos. Vários termos foram propostos para designar tecidos dentários em Dipnoiformes apresentando as mesmas propriedades (Smith, 1979). Muitos deles foram propostos com base na organização dos denteons (dentina tubular, dentina colunar, dentina trabecular) ou nas relações de tecidos nas placas dentárias (pleromim compacto ou vascular, dentina colunar central) (Lund et al., 1992). Apesar de alguns trabalhos de revisão (como Smith, 1984; Lund et al. 1992; Kemp, 2001), não existe ainda consenso entre os autores sobre a melhor forma de descrever os tecidos dentais deste grupo. Na Figura 10 são apresentadas algumas propostas de denominações destes tecidos e suas prováveis correlações.

Kemp (2001) descreve um conjunto de dentinas que pode ser encontrado em placas dentárias de Dipnoiformes. Os tecidos duros presentes podem incluir esmalte, manto de dentina, dentina circundenteonal, dentina interdenteonal e petrodentina, dependendo da espécie. Todas as dentinas de placas dentárias destes vertebrados são baseadas na matriz extracelular de fibras de colágeno, com mineralização de cálcio hydroxiapatita.

Segundo Kemp (2001) a petrodentina estaria restrita aos Lepidosirenidae e aos taxóns *Mioceratodus*, *Gnathorhiza*, *Archaeoceratodus*, algumas espécies do gênero *Metaceratodus* e talvez *Sagenodus*. A origem deste tecido seria o núcleo de dentina composto por tecido hipermineralizado, cone de dentina palial *sensu* Smith (1984). Em alguns gêneros, este núcleo de dentina desenvolve-se em petrodentina e em outros é perdido, durante a abrasão na superfície oclusal dos indivíduos ainda jovens.

Denison, 1974	Smith, 1984	Kemp, 1984	Lund <i>et al.</i> , 1992	Kemp, 2001
Enamelóide	Esmalte	Substância similar a esmalte	Esmalte	Esmalte
Nova dentina	–	Matrix secundária mesenquimal	Manto de dentina	Manto de dentina
Não aplicável	Petrodentina	Dentina colunar	Dentina colunar	Núcleo de dentina
Dentina tubular ou trabecular	Dentina circumpulpar	Dentina circumpulpar	Dentina circundenteonal	Dentina circundenteonal
Dentina hipermineralizada	Petrodentina	Dentina colunar	Dentina interdenteonal	Dentina interdenteonal
Dentina hipermineralizada-Petrodentina	Petrodentina	Petrodentina	Petrodentina	Petrodentina

Figura 10- Termos e suas prováveis correlações apresentadas para tecidos dentais em placas dentárias de Dipnoiformes (Adaptado de Kemp, 2001).

Smith (1984) faz uma revisão dos tecidos dentários apresentados para Dipnoiformes por outros autores, analisando tanto táxons fósseis quanto viventes. A autora descreve doze caracteres, listados abaixo, que podem ser usados para identificar a petrodentina.

- 1- Não diagenética, não manchada durante a fossilização.
- 2- Translúcida em luz não polarizada transmitida.
- 3- Poucos túbulos, ou se presentes, muito finos e confinados às margens.
- 4- Hipermineralizada em relação a dentina normal e ao osso.
- 5- Birrefringência devido ao componente mineral, bandas cruzadas em altos ângulos
- 6- Sinais opostos de birrefringência em regiões adjacentes; cada banda inclinada 45° em relação ao eixo vertical.
- 7- Formação de uma matrix fibro-basal, com cristais em grupos que retêm a orientação das fibras.
- 8- Continuação das bandas de cristais-fibras com bandas de colágeno-fibra nas margens.

- 9- Extrema redução de matriz orgânica, concomitante com mineralização.
- 10- Crescimento sequencial contínuo a partir de células pulpare na superfície abtrital.
- 11- Desenvolvimento posterior na histogênese dos tecidos em cada denticulo ou região
- 12- Formada nos primeiros estágios ontogenéticos da placa dentária.

Com base nestes caracteres, Smith (1984) define a petrodentina como não confinada a Dipnoiformes avançados, estando presente em táxons como *Monongahela* (Permiano), *Scaumenia* (Devoniano) e *Rhinodipterus* (Devoniano). Registro de dentina hipermineralizada, presente em placas dentárias de gêneros devonianos, é descrito por outro autores (Denison, 1974; Orvig, 1976).

Para Lund et al. (1992), a petrodentina encontrada em Dipnoiformes Lepidosirenidae é composicionalmente indistingüível da dentina interdenteonal do Ceratodontidae. Segundo estes autores, a identidade da composição forneceria suporte para a hipótese de conservadorismo secretor em odontoblastos (células secretoras de dentina) de Dipnoiformes e a interpretação de petrodentina como um estado interdenteonal plesiomórfico.

As duas diferenças mais significativas entre dentina interdenteonal e petrodentina, em placas dentárias de Dipnoiformes adultos, seria a ausência de denteons na petrodentina e o desenvolvimento secundário do primeiro tecido (Kemp, 2001).

O termo petrodentina foi primeiramente utilizado por Lison (1941) para descrever uma dentina hipermineralizada específica em placas dentárias dos gêneros viventes em África e América do Sul, respectivamente *Protopterus* e *Lepidosiren*.

Nos Lepidosirenidae o desenvolvimento da petrodentina em cada crista surge de persistência e proliferação do núcleo de dentina das cúspides iniciais. Produz uma linha contínua de petrodentina abaixo do longo eixo das cristas (Figura 12). Estruturalmente lembra a dentina interdenteonal e forma, como a última, a cavidade pulpar, mas não contém denteons (Kemp, 2001).

Na superfície oclusal das placas dentárias de Dipnoiformes observam-se pequenas pontuações organizadas aleatoriamente. São referentes aos canais pulpares (ou denteons), que ascendem da base para a superfície de trituração (Kemp, 1995). Nestes canais encontram-se finos túbulos de dentina, nos quais se alojam os processos celulares dos odontoblastos, as células produtoras de dentina. À medida que a dentina é secretada, os túbulos são incluídos neste tecido, o que permite a secreção da dentina na região adjacente. Esta deposição é centrífuga em relação à cavidade pulpar (Smith, 1979 *apud* Toledo, 2001).

A petrodentina (dentina interdenteonal *sensu* Kemp, 2001) é produzida por células especializadas na superfície pulpar, em uma seqüência contínua de crescimento (Smith,

1984). Esta deposição contínua repõe o tecido gasto por abrasão na superfície de trituração. A petrodentina, portanto cresce progressivamente e extensivamente no espaço ósseo, mantendo também seu gradual aumento em tamanho com o avanço da idade do indivíduo (Smith, 1984; Smith & Sansom, 1999).

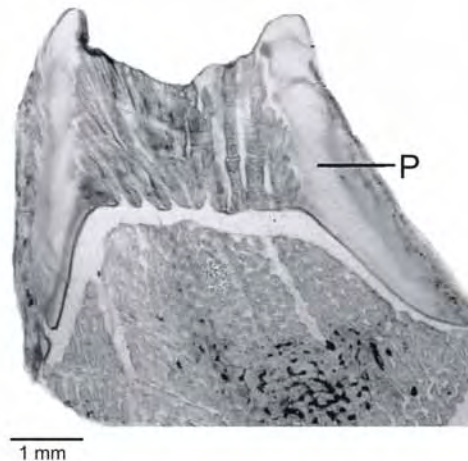


Figura 11- Corte transversal ao longo das cristas de uma placa dentária do gênero *Lepidosiren*, onde P representa a coluna de petrodentina abaixo do eixo das cristas (Adaptado de Denison, 1974).

Segundo os critérios estabelecidos por Smith (1984), a petrodentina seria o principal tecido constituinte das placas dentárias dos Dipnoiformes, tanto em formas fósseis como nas atuais. Todas os morfótipos referentes às famílias *Lepidosirenidae* e *Ceratodontidae* possuiriam petrodentina como maior componente de suas placas.

A petrodentina apresenta baixa porcentagem de matriz orgânica, sendo caracterizado por extrema dureza e translucência. Este tecido possui uma microestrutura madura, no qual predominam relativamente grandes cristais. É agrupada em bandas paralelas, mas os túbulos onde ocorrem os processos celulares dos odontoblastos estão ausentes (Toledo, 2001).

A única real diferença entre as formas viventes de Dipnoiformes, em relação ao tecido dentário, seria a organização do canal vascular pulpar em petrodentina. Arranjo e crescimento da petrodentina nos *Lepidosirenidae* do Terciário são similares àqueles das formas recentes. Nos *Ceratodontidae* fósseis, como nas formas do Triássico, são semelhantes a *Neoceratodus* (Toledo, 2001).

Gêneros diferem na microestrutura de seus tecidos, que é a organização dos canais vasculares, e nas proporções de petrodentina e dentina trabecular. Estas diferenças incluem o padrão das bandas de cristais fibrosos, com ramificações e extensão da penetração dos túbulos, a partir das células nos canais pulpares. Muitas das características de histogênese e crescimento são partilhadas por formas fósseis e modernas (Smith, 1984) (Figura 12).

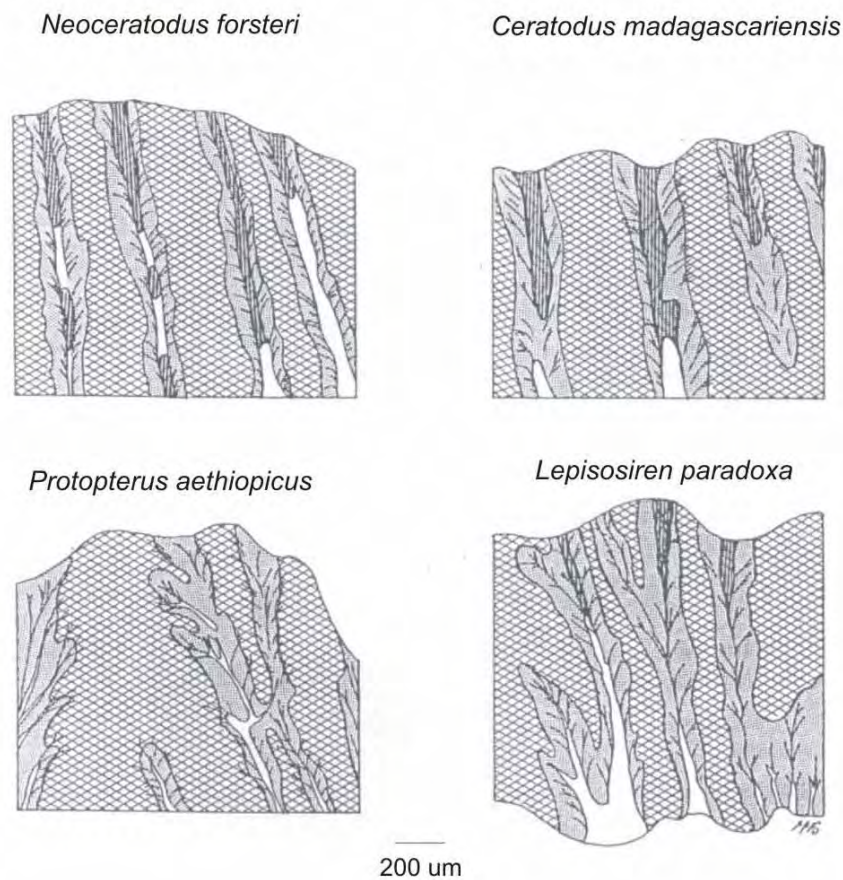


Figura 12- Organização de canais pulpares e tecidos dentários em três espécies atuais (*Neoceratodus forsteri*, *Protopterus aethiopicus* e *Lepidosiren paradoxa*) e uma espécie fóssil (*Ceratodus madagascariensis* PRIEM 1924) (adaptado de Smith, 1984). A dentina em volta dos canais pulpares, e estes, estão inseridos na petrodentina. Organização paralela dos canais pulpares em Neoceratodontidae e Ceratodontidae, ramificada em Lepidoserenidae.

5.3-Registros das ocorrências de Dipnoiformes no Brasil

Há relativamente poucos registros de Dipnoiformes para o Brasil. Estas ocorrências se distribuem do Paleozóico ao Cenozóico (Toledo & Bertini 2002, 2005) (Figura 13).

Em sedimentos paleozóicos, são registradas placas dentárias associadas às famílias Sagenodontidae, Lepidosirenidae e Ceratodontidae, provenientes da Formação Pedra do Fogo (Permiano), Bacia do Parnaíba, Estado do Maranhão (Silva Santos, 1990).



Figura 13- Ocorrências de materiais fósseis de Dipnoiformes no Brasil. (1) Bacia do Acre, (2) Bacia São Luís-Grajaú, (3) Bacia do Parnaíba, (4) Bacia do Araripe, (5) Bacia do Paraná (Adaptado de Toledo & Bertini, 2005).

Para o Permiano da Bacia do Paraná são descritas placas dentárias coletadas em sedimentos da Formação Corumbataí, Grupo Passa Dois, aflorantes no Estado de São Paulo, associadas às famílias Ceratodontidae e Gnarthorizidae (Toledo & Bertini 1999, 2001, 2003, 2005; Toledo et al., 2005a). Toledo (2001) apresentou dez morfótipos coletados nesta unidade

geológica, representados exclusivamente por placas dentárias isoladas tricuspidadas e tetracuspidadas. Também em sedimentos permianos, são registradas placas dentárias provenientes da Formação Rio do Rasto, Estado do Paraná (Ragonha, 1989) e da Localidade de Posto Queimado, Rio Grande do Sul (Malabarba et al., 2003). Richter & Langer (1998) descrevem a primeira ocorrência da Família Gnathorhizidae para a América do Sul, com base em duas placas, coletadas em sedimentos desta localidade gaúcha.

Fernandes & Carvalho (2002) registram a ocorrência de um icnofóssil associado a uma provável escavação de Dipnoiformes, proveniente da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Mato Grosso.

Para depósitos mesozóicos, registra-se placa dentária fragmentada, apresentando quatro cristas e um perfil associado a Ceratodontidae, além de possíveis ossos cranianos, provenientes de sedimentos triássicos da Formação Santa Maria, município de São João do Polêsine, Rio Grande do Sul (Richter, 2001).

Na Bacia do Araripe, Formação Brejo Santo (Cretáceo Inferior), Silva & Azevedo (1996) descrevem a ocorrência de *Neoceratodus sp.* com base em uma única placa dentária, classificada como superior.

Para o Cretáceo Superior do Grupo Bauru (Formação Adamantina) foram registradas placas isoladas associadas a *Neoceratodus sp.* (Gayet & Brito, 1989; Bertini et al., 1993).

Placas dentárias são registradas para os sedimentos albo-cenomanianos da Formação Alcântara (Baía de São Marcos), sendo associadas aos gêneros *Ceratodus*, *Asiatoceratodus*, *Protopterus* e morfótipos ainda não definidos (Cunha & Ferreira, 1980; Medeiros, 2001; Medeiros & Schultz, 2001; Sousa et al., 2003; Castro et al., 1994; Toledo et al., 2005b; Sousa et al., 2005) e para os albianos de Itapecurú-Mirim, Estado do Maranhão (Dutra & Malabarba, 2001).

Na Bacia do Acre, foram encontrados esqueleto craniano parcial e placas dentárias isoladas, descritas como *Lepidosiren megalos* (Silva Santos, 1987). O material foi coletado em afloramentos da Formação Solimões (Mioceno superior/Plioceno inferior). Estas placas dentárias apresentam forma tricuspidadas, muito semelhante ao morfótipo atual sul-americano, apenas maior. Toledo et al. (2004) apresentam a descrição histológica desta espécie.

Uma descrição detalhada sobre todas as ocorrências fósseis de Dipnoiformes para o Brasil é apresentada por Toledo & Bertini (2005).

5.4- Registro de Dipnoiformes fósseis na América do Sul

Atualmente na América do Sul é reconhecida somente uma espécie de Dipnoiformes, *Lepidosiren paradoxa*, restrita às regiões Amazônica e Paraguaia, bacias hidrográficas de Amazonas e Bolívia. Além das bacias fluviais dos rios Paraguai e Paraná, que ocorrem na Bolívia, Paraguai e Argentina (Schultze, 1991).

O registro de Dipnoiformes fósseis na América do Sul, com exceção das ocorrências do Brasil, descritas anteriormente, são restritas aos gêneros *Lepidosiren* e *Ceratodus*.

O primeiro registro de Ceratodontidae para a América do Sul foi baseado em uma simples placa dentária, proveniente de depósitos do Neo-Cretáceo (Senoniano) dos conhecidos “Estratos com Dinosáurios” da Patagônia. O material foi descrito como *Ceratodus iheringi* por Ameghino (1899, 1906). Posteriormente espécimens referentes a esta espécie foram registrados por Wichmann (1924, 1927), Pascual & Bondesio (1975) e Cione & Lafitte (1980) para a Formação Coli Toro, Cretáceo Superior, Província de Rio Negro, Argentina. Outras placas dentárias, porém associadas a *Ceratodus* sp, também são descritas por estes autores para todos estes depósitos.

Placas dentárias de *Ceratodus* (*Ptychoceratodus* sensu Martin, 1982a) *iheringi*, provenientes de sedimentos do Maastrichtiano da Formação Los Alamos (Argentina), são registradas por Cione (1987).

Schultze (1991) descreve a ocorrência de placas dentárias associadas a *Ceratodus* sp. e outras referentes a um Ceratodontidae, novos gênero e espécie, para a Formação Santa Lúcia, eo-Paleoceno da Bolívia. Estes seriam os mais jovens representantes dos ceratodôntidos para a América do Sul (Figura 14 a & b).

O mais antigo registro de fósseis de Lepidosirenidae para a América do Sul é descrito com base em placas dentárias provenientes de sedimentos cretácicos de Pajcha Pata na Bolívia, Formação El Molino (Schultze, 1991) (Figura 14 c).

Material referente a *Lepidosiren* também é registrado para o Cretáceo Superior do Peru (Maastrichtiano), Formação Vilquechico (Sigé, 1968).

Material associado a *Lepidosiren* cf. *paradoxa* é também identificado para o Mioceno da Colômbia (Formação La Venta), Eoceno da Argentina (Formação Lumbreira), eo-Paleoceno da Bolívia (Formação Santa Lúcia) (Stirton, 1953; Fernández et al, 1973; Schultze, 1991).

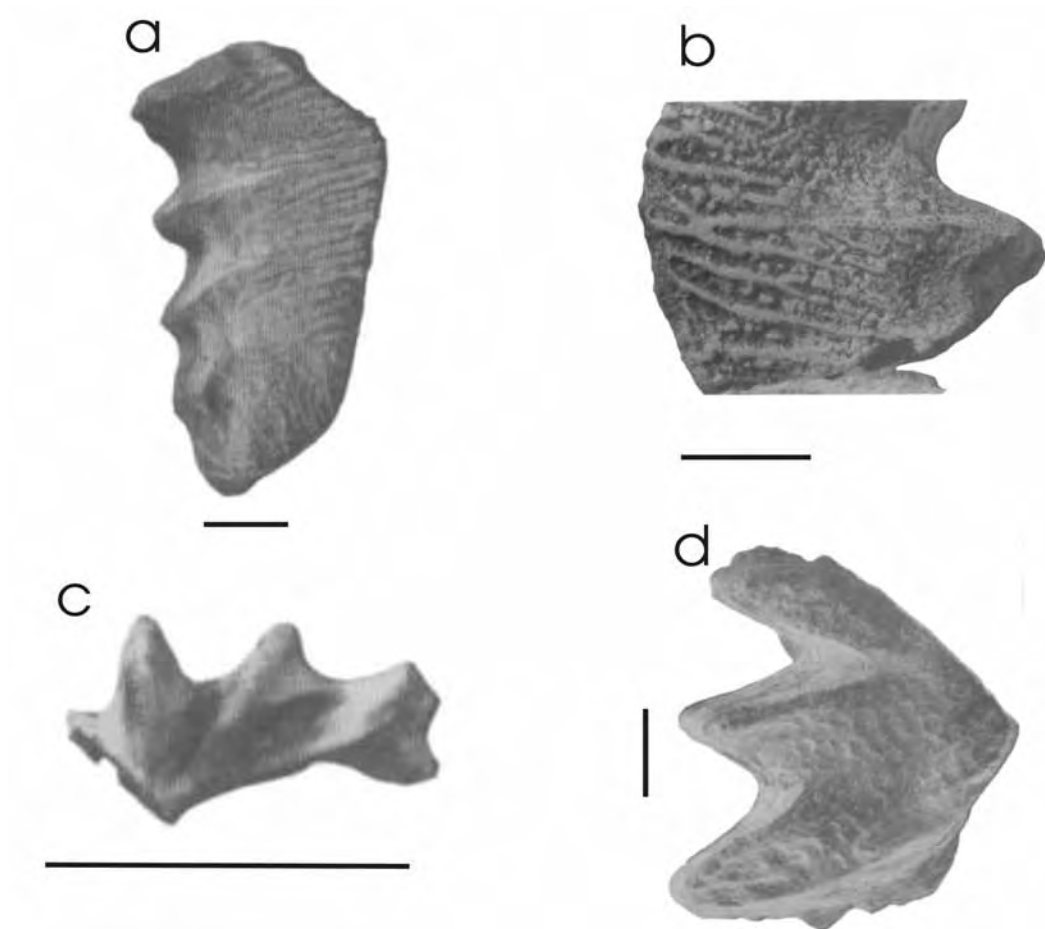


Figura 14- Placas dentárias apresentadas por Schultze (1991) para os táxons ocorrentes em sedimentos do Paleoceno da Bolívia. a & b (nov. gen e esp.), c (*Lepidosiren* cf. *L. paradoxa*), d (*Ceratodus* sp.). Escala igual 1 cm.

5.5- Registro de Dipnoiformes fósseis na África

Ocorrem atualmente quatro espécies de Dipnoiformes no continente africano, todas pertencentes ao gênero *Protopterus*, sendo elas *P. aethiopicus* HECKEL 1851, *P. amphibius* PETERS 1844, *P. annectens* OWEN 1830 e *P. dolloi* BOULENGER 1900.

O registro fóssil de Dipnoiformes para o continente africano é, em sua maior parte, de placas dentárias referentes aos gêneros *Arganodus* (=Asiatoceratodontidae *sensu* Kemp, 1998), *Ceratodus* e *Protopterus*.

Broom (1908) descreve quatro espécies do gênero *Ceratodus*, provenientes de depósitos de origem continental da Bacia Karoo (Superior), África do Sul. Em sedimentos do Triássico Inferior de Angola, Teixeira (1954) e Antunes et al. (1990) descrevem *Microceratodus angolensis*.

Kemp (1996) compara material craniano referente a *Ptychoceratodus philippsi* AGASSIZ 1838, coletado em afloramentos de rochas do Triássico Inferior da Zona *Cynognatus*, Orange Free State, África do Sul, com uma das espécies de Dipnoiformes da Austrália, provenientes de depósitos de mesma idade. *Ceratodus cf. philippsi* foi redefinido como *Ptychoceratodus* (Martin, 1982b). Este gênero foi primeiramente descrito para o Keuper inferior da Alemanha (Schultze, 1981). Para o Triássico Superior do Argana Valley (Marrocos), Martin (1981) descreve duas espécies. A primeira é *Arganodus atlantis*, com base em material craniano quase completo, placas dentárias e ossos isolados. A segunda é *Ceratodus arganensis*, representado por placas dérmicas isoladas e placas dentárias, similares à *C. africanus* e *C. pectinatus*, Cretáceo Inferior do Saara. De acordo com o mesmo autor, a grande similaridade entre *Arganodus atlantis* e *Ceratodus dorothea*, uma espécie do Triássico Superior do Texas, reforça a hipótese de que durante o Triássico Superior não havia uma grande extensão geográfica separando Marrocos e América do Norte. *A. tiguidiensis* também é descrito para o Triássico Superior da Argélia (Martin, 1979).

A ictiofauna do Jurássico, no continente africano, é pobremente conhecida e a fauna de peixes fósseis do Cretáceo não é tão bem representada no Sul da África. Mas há um registro fóssil bastante completo na parte Norte deste continente (López-Arbarello, 2004), principalmente para a região do Deserto do Saara e proximidades.

Assembléias do Cretáceo do Norte da África freqüentemente contém numerosos Dipnoiformes Arganodontidae e Neoceratodontidae, incluindo alguns dos grandes peixes pulmonados conhecidos (Churcher, 1995).

Tabaste (1963) registra cerca de sete espécies provenientes de quarenta e duas localidades do Deserto do Saara. A amostragem inclui material de Jurássico a Paleoceno, porém a maior parte é do Cretáceo Inferior, conhecido como “Continental Intercalaire”. Esta autora descreve *Ceratodus africanus* e *C. humei*, representado pelas espécies *C. tuberculatus* (Cretáceo Inferior de Sudão e Níger), *C. pectinatus* (Cretáceo Inferior/Depressão de Djoua), *C. tiguidiensis* (Jurássico Superior/Cretáceo Inferior do Níger), *C. protopteroides* (Cretáceo Inferior do Sudão) e *Ceratodus* sp. (Sul de Marrocos) (Figura 15). Martin (1979) atribui *Ceratodus tiguidiensis* ao gênero *Arganodus*. Posteriormente Martin (1984a) revisou as quatro primeiras espécies citadas no parágrafo anterior, reposicionando-as no gênero *Neoceratodus*.

Wenz (1974), Martin (1981) e Murray (2000) assinalam a presença de *Ceratodus africanus* e *C. tiguidiensis*, em depósitos aptianos de Gadofaoua, Formação In Becetem no Níger. *C. africanus* havia sido registrado anteriormente para o eo-Cenomaniano (Formação Bahariya) do Egito (Peyer, 1924).

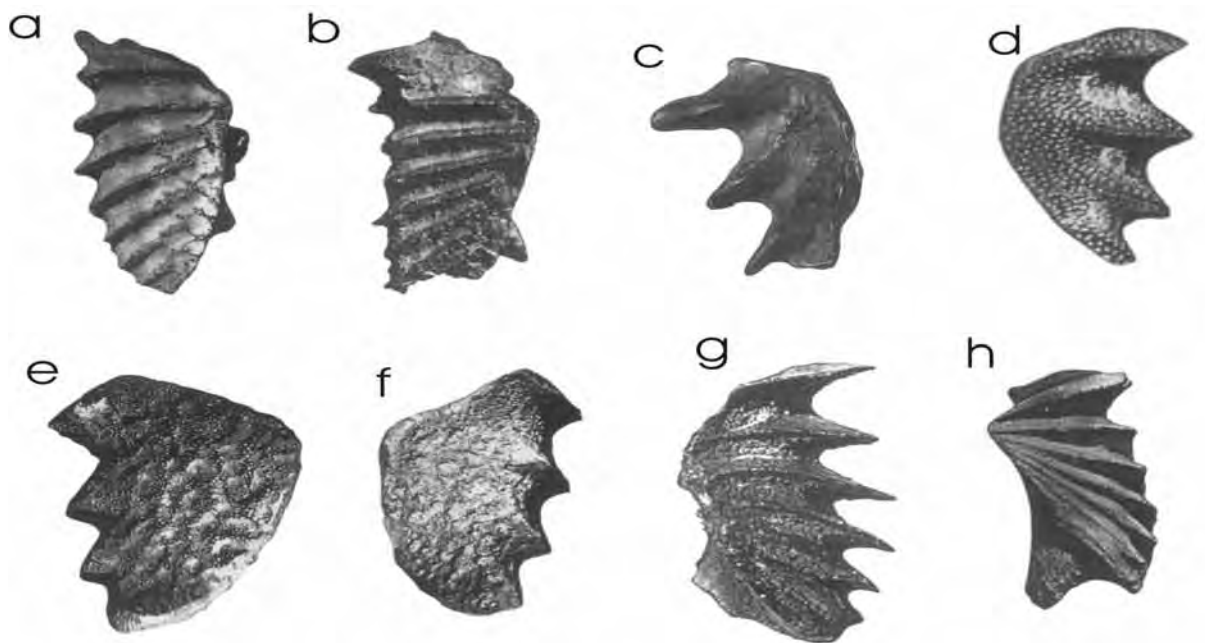


Figura 15- Placas dentárias apresentadas por Tabaste (1963) para os táxons ocorrentes na Norte da África. a & b (*Ceratodus pectinatus* TABASTE 1963), c (*Ceratodus protopteroides* TABASTE 1963), d (*Ceratodus* sp), e & f (*Ceratodus humei* PRIEM 1914), g (*Ceratodus africanus* HAUG 1904), h (*Arganodus tiguidiensis* TABASTE 1963).

Para sedimentos do Neo-Cretáceo da Formação Wadi Milk (Sudão) são registrados *Protopterus* sp, *P.* (= *Ceratodus* segundo Churcher & De Iuliis, 2001) *humei*, *P. protopteroides* e *Neoceratodus tuberculatus* (Werner, 1994).

Quatro táxons são conhecidos para o Egito: *Neoceratodus africanus* HAUG 1904, *Ceratodus humei*, *N. tuberculatus* TABASTE 1963 e *Protopterus crassidens* CHURCHER & DE IULIIS 2001. Somente *N. africanus* foi coletado em depósitos do Cenomaniano, os demais são do Campaniano (Churcher & De Iuliis, 2001) (Figura 16). *Ceratodus humei* fora descrito anteriormente para sedimentos campanianos do Egito (Priem, 1914) e para o Turoniano de Damergou (Aramborg & Joleaud, 1943). Churcher (1995) descreve a ocorrência de *Neoceratodus tuberculatus*, com base em material pré-articular e placa dentária atachada, para a Formação Quseir (Egito), ao Sul do Oásis Kharga, de idade Santoniano-Campaniano.

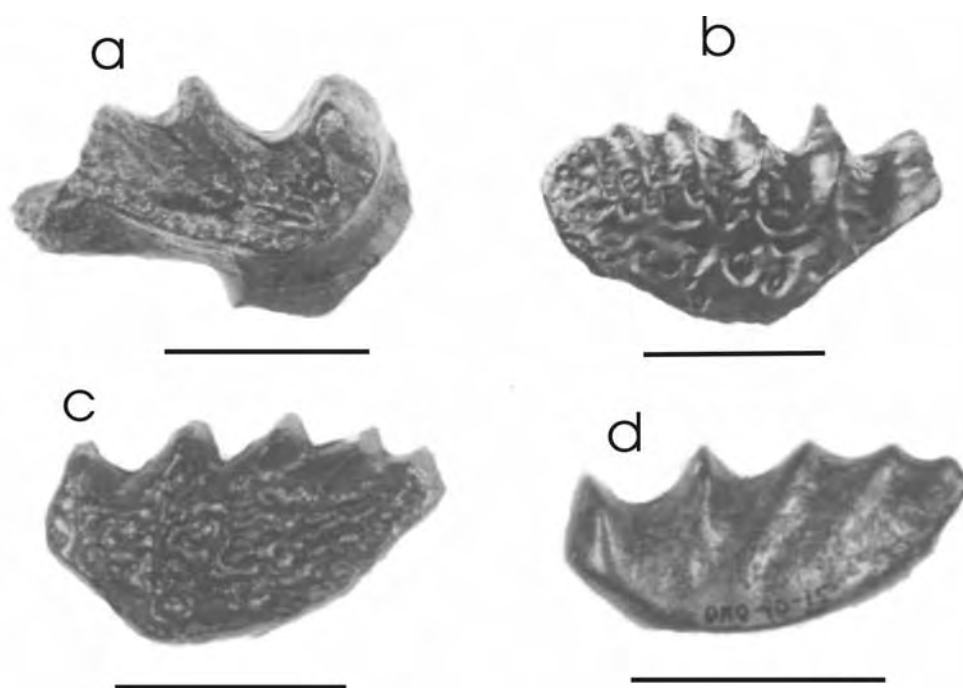


Figura 16- Placas dentárias apresentadas por Churcher & De Iuliis (2001) para os táxons ocorrentes em sedimentos do Cretáceo do Egito. a (*Protopterus crassidens*), b (*Neoceratodus africanus*), c & d (*Ceratodus humei*). Escala igual a 3cm.

6- MATERIAIS E MÉTODOS

6.1- Materiais

Este estudo foi feito com base em placas dentárias, completas e fragmentadas, coletadas entre os anos de 1994 e 2004, e depositadas no acervo da Coleção Paleontológica da Universidade Federal do Maranhão. Em uma amostra de aproximadamente 75 exemplares foram selecionados aqueles em melhor estado de preservação para análise das características morfológicas.

Este material é proveniente do afloramento conhecido como Laje do Coringa, localizado na Ilha do Cajual (Formação Alcântara, Estado do Maranhão), com exceção de duas placas dentárias, uma associada ao gênero *Asiatoceratodus* (UFMA 1.40.454) e outra a *Ceratodus africanus* (UFMA 1.40.495), provenientes do afloramento Falésia do Sismito (Ilha do Cajual), distante cerca de 200m a Noroeste da Laje do Coringa (Pereira & Medeiros, 2003).

Devido à grande variabilidade morfológica, foi realizada uma triagem inicial, sendo identificados seis morfótipos mais frequentes. Destes, dois foram associados a táxons de Dipnoiformes previamente conhecidos para a localidade, sendo estes às espécies *Asiatoceratodus tiguidiensis* e *Ceratodus africanus*. Enquanto que os demais foram indefinidos, tendo sido referenciados informalmente como **A**, **B**, **C** e **D** (Tabela 1).

<i>Asiatoceratodus tigidimensis</i>	<i>Ceratodus africanus</i>	Morfótipo A	Morfótipo B	Morfótipo C	Morfótipo D
UFMA 1.40.017	UFMA 1.40.076	UFMA 1.40.042	UFMA 1.40.058	UFMA 1.40.052	UFMA 1.40.038
UFMA 1.40.018	UFMA 1.40.083	UFMA 1.40.043	UFMA 1.40.073	UFMA 1.40.081	UFMA 1.40.057
UFMA 1.40.454	UFMA 1.40.127	UFMA 1.40.060	UFMA 1.40.085	UFMA 1.40.147	UFMA 1.40.080
UFMA 1.40.496	UFMA 1.40.397	UFMA 1.40.062	UFMA 1.40.488	UFMA 1.40.173	UFMA 1.40.082
–	UFMA 1.40.491	UFMA 1.40.079	–	UFMA 1.40.241	UFMA 1.40.201
–	UFMA 1.40.492	UFMA 1.40.086	–	UFMA 1.40.484	UFMA 1.40.392
–	UFMA 1.40.493	UFMA 1.40.087	–	UFMA 1.40.485	UFMA 1.40.396
–	UFMA 1.40.495	UFMA 1.40.374	–	UFMA 1.40.486	UFMA 1.40.483
–	–	UFMA 1.40.465	–	UFMA 1.40.487	–
–	–	UFMA 1.40.489	–	–	–

Tabela 1- Relação de placas dentárias referentes aos Dipnoiformes utilizados na análise.

6.2- Métodos

6.2.1- Etapas de campo

Grande parte das placas dentárias analisadas neste trabalho foram encontradas isoladas da matriz, impossibilitando estudos tafonômicos. Este material foi acomodado em caixas de madeira para o transporte até o laboratório, onde foi limpo e catalogado conforme critérios da Coleção Paleontológica da Universidade Federal do Maranhão.

6.2.2- Análise morfológica

As placas dentárias foram observadas em laboratório com auxílio de lupa binocular, utilizando-se da terminologia apresentada na Figura 9, onde foram analisados parâmetros como: (i) forma das placas dentárias; (ii) forma, número e disposição das cristas; (iii) sulcos entre as cristas; (iv) “ornamentação” apresentada sobre a superfície de trituração; (v) forma e disposição dos bordos lingual, labial e mesial.

Para exemplares completos foram descritos, para cada morfótipo, medidas como: extensão total da placa (valor entre as extremidades dos bordos mesial e lingual, incluindo a extensão da primeira crista); altura (valor entre os bordos lingual e labial, incluindo a extensão da extremidade das cristas); e espessura.

Detalhes da superfície oclusal de alguns exemplares foram fotografados em lupa.

As descrições morfológicas das placas dentárias foram analisadas e comparadas com outros táxons descritos na literatura.

6.2.3- Lâminas histológicas

Lâminas petrográficas de alguns exemplares foram preparadas e analisadas em microscópio petrográfico, para observação de características histológicas que possam ter algum valor taxonômico.

Foram confeccionadas lâminas polidas, em cortes longitudinais e transversais das cristas de placas dentárias de *Ceratodus africanus* e dos morfótipos A, B e D. Lâminas confeccionadas para o morfótipo C não mostraram boa resolução.

A metodologia utilizada na confecção das lâminas polidas consistiu em realizar inicialmente um corte no material para deixá-lo retilíneo. A face cortada foi fixada em lâmina, utilizando-se cola do tipo araldite. Em seguida foi realizado um outro corte, na face oposta, e esta sofreu um processo de redução de espessura e polimento, com auxílio de substâncias abrasivas como base de diamante, até alcançar espessura e polimento desejados.

As lâminas foram fotografadas e analisadas em microscópio petrográfico. Para melhorar o contraste entre a cola e o material laminado foi utilizado um óleo com índice de refração conhecido (1,57), que é muito similar àquele da cola.

Devido ao reconhecimento de dois tecidos dentários nas lâminas analisadas, e por suas características ópticas, a terminologia aqui aplicada para a descrição histológica será a mesma utilizada por Smith (1984). Os canais vasculares que sobem até a superfície de trituração são chamados de canais pulpares. Finos túbulos de dentina saem do canal pulpar e são incluídos na dentina. Estes túbulos alojam os processos celulares dos odontoblastos. A dentina que circunda o canal pulpar é descrita pela autora como dentina circumpulpar. Aqui será denominada apenas dentina. O tecido mais mineralizado, com propriedades ópticas similares às descritas pela autora para petrodentina, terá aqui a mesma denominação.

A terminologia aqui adotada foi à mesma usada por Toledo (2001) para análises histológicas de placas tricuspíadas e tetracuspíadas da Formação Corumbataí (Permiano da Bacia do Paraná).

7- CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

Os depósitos cretácicos expostos na Baía de São Marcos, Estado do Maranhão, e imediações representam a parte mais superior do Grupo Itapecuru, estando representados pelas formações Alcântara e Cujupe (Rossetti & Truckenbrodt, 1997).

O afloramento fossilífero denominado Laje do Coringa, descoberto em 1994 por Corrêa Martins, localiza-se na Ilha do Cajual, Município de Alcântara (Figura 17 e 18). Este afloramento exposto somente na maré vazante é descontínuo e ocupa uma área de aproximadamente 4 000 m², sendo repetidamente destruído pela ação das ondas e marés (Medeiros, 2001).

Nesta área, os fósseis ocorrem em camadas de conglomerado fossilífero, de aproximadamente 80 cm de espessura, composto por clastos de quartzo e rochas metamórficas, que são sobrepostos por arenitos estratificados. Os fragmentos fósseis arredondados e subarredondados são de origem continental e marinha (Medeiros, 2001; Holz et al., 2001).

As condições de formação dos depósitos conglomeráticos da Laje do Coringa são discutíveis (Corrêa Martins 1996, 1997; Silva Jr & Andreis, 1997; Holz et al., 2001; Holz, 2003), mas é certo que reúne fósseis retrabalhados de diferentes fontes e com diversas histórias tafonômicas e diagenéticas (Medeiros, 2001; Medeiros & Schultz, 2001).

Holz et al. (2001) e Holz (2003) reconheceram duas associações faciológicas na Laje do Coringa, que incluem arenitos estratificados (laminação plano-paralela, estratificação tangencial e *swaley*), interpretados como conjuntos de mega-ondulações (*tidal sand bars*) em ambiente de delta de maré cheia, e pelitos e arenitos rítmicos, atribuídos ao preenchimento de baía de maré. Os conglomerados fossilíferos da Laje do Coringa, que ocorrem subjacentes a estas associações faciológicas foram atribuídos a processos transgressivos em ambiente estuarino lagunar, com retrogradação para S-SW (Rossetti, informação pessoal).

Durante este processo houve intenso retrabalhamento, evidenciado por:

- (1) mistura de elementos ósseos de diferentes habitats;
- (2) grau de fraturamento variável, incluindo desde ossos centimétricos fraturados até elementos ósseos triturados ao nível de “farinha de osso”;
- (3) desgaste intenso mesmo dos elementos ósseos maiores, evidenciados por superfícies de arredondamento;
- (4) seleção hidráulica de elementos ósseos (Holz et al., 2001).



Figura 17- Mapa de localização da Ilha do Cajual na Baía de São Marcos (Alcântara-Maranhão).

**A****B****C**

Figura 18- Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Estado do Maranhão). A-Aspecto geral, B-Detalhe dos conglomerados, C-Detalhe dos conglomerados, mostrando fragmentos ósseos (setas) em meio à matriz (Fotos: Manuel A. Medeiros).

Segundo Holz et al. (2001) e Holz (2003) a presença de fósseis terrestres nos conglomerados estudados indicam queda do nível. Os fósseis foram aportados de um sítio muito distal, em relação ao local onde foram definitivamente soterrados e fossilizados. Durante estas quedas, os depósitos fluviais existentes ficavam em boa parte acima do novo nível de base, sendo erodidos e depositados mais distalmente, próximo à nova linha de costa,

formando o complexo deposicional de mar baixo. Durante transgressões subseqüentes, estes depósitos foram retrabalhados pela ação das ondas e redepositados em ambientes transicionais e marinhos rasos.

Apesar de muito fragmentário, o material fóssil exposto na Laje do Coringa é numeroso e variado. Os processos tafonômico e diagenético envolvidos indicam um quadro complexo de origens diversas, incluindo-se material alóctone e provavelmente parautóctone (Medeiros & Vilas Boas, 1999; Medeiros, 2001). No mínimo três fontes diferentes de elementos fósseis são identificadas na Laje do Coringa (Medeiros, 2001):

- (1) lenhos de coníferas, que entraram como material fóssil previamente silicificado em depósitos pré-existent;
- (2) elementos de vertebrados, que foram incorporados em estado de decomposição por intemperismo, mas ainda não fossilizados (evidenciado pelo grau de desgaste da maioria das peças);
- (3) esfenófitas e pterófitas, que entraram como material ainda como matéria vegetal.

Segundo Medeiros (2001) e Medeiros & Schultz (2001) há dois padrões diagenéticos distintos:

- (i) os troncos de coníferas, que sofreram substituição por sílica;
- (ii) troncos de pteridófitas, ossos e dentes, que foram permineralizados principalmente por goetita [FeO(OH)].

Este mineral entrou no sistema logo após a deposição das camadas fossilíferas e litificou os conglomerados.

8- DIPNOIFORMES DA LAJE DO CORINGA

8.1-Morfologia

Segue abaixo a descrição dos morfótipos identificados na Laje do Coringa. É apresentada uma breve descrição dos dois táxons previamente identificados para este afloramento.

8.1.1-*Asiatoceratodus tiguidiensis* TABASTE 1963

Somente três espécimens, de toda a amostragem proveniente da Laje do Coringa, são referentes a este táxon: UFMA 1.40.017, UFMA 1.40.018 e UFMA 1.40.496 (Figuras 19 A-C).

Uma quarta placa dentária, UFMA 1.40.454 (Figura 19 D), é proveniente da Ilha do Cajual, porém de outro afloramento, a Falésia do Sismito. Foi incluída a descrição deste quarto exemplar devido a seu bom estado de conservação. A descrição de parte deste material foi apresentada anteriormente por Castro et al. (2004).

Em geral estas placas são de pequeno tamanho e apresentam forma triangular, com bordo lingual retilíneo. As cristas, em número de sete, são bem definidas, inclinadas em direção posterior, com seu início no bordo lingual. Os sulcos entre as cristas são profundos e também se iniciam na extremidade do bordo lingual. A primeira crista apresenta-se curvada, voltada para a porção distal da placas, e as demais são retilíneas.

O exemplar UFMA 1.40.017 (Figura 19 A) está preso à rocha matriz. Apesar das condições é possível verificar a disposição das cristas, em número de seis, similares aos exemplares descritos anteriormente.

UFMA 1.40.018 (Figura 19 B) é uma placa dentária superior direita, medindo 1,3 cm de comprimento. As extremidades distais das três primeiras cristas estão quebradas, assim como parte das duas últimas. Na superfície oclusal desta placas dentárias observa-se uma suave elevação, sobre o ângulo mesial.

A placa dentária UFMA 1.40.496 (Figura 19 C) é uma inferior direita. Possui 1,4 cm de comprimento e 0,7 cm de altura. Apresenta sete cristas, sendo que a primeira está quebrada. As cristas são bem definidas, tendo seu início no bordo lingual, com exceção da

primeira, que ocorre no bordo mesial, e a segunda, que se inicia no encontro entre os respectivos bordos. A espessura da placa diminui gradativamente, sendo a parte mais posterior menos espessa que a anterior (exatamente ao longo do bordo mesial).

O espécimen UFMA 1.40.454 (Figura 19 D) é o melhor preservado. Trata-se de uma placa dentária inferior direita completa, ainda preservando parte do pré-articular. Tem forma de triângulo retângulo, com 10,36 mm de comprimento. Possui sete cristas cortantes retilíneas, bem definidas, cuja orientação progressivamente inclina-se mais posteriormente, em ângulo mais fechado com a margem mesial, quanto mais posterior é a crista. O bordo mesial, com 4,81 mm de comprimento, demarcado pela primeira cúspide, curva-se levemente, delimitando um ângulo aberto. O retilíneo bordo lingual mede 9,74 mm.

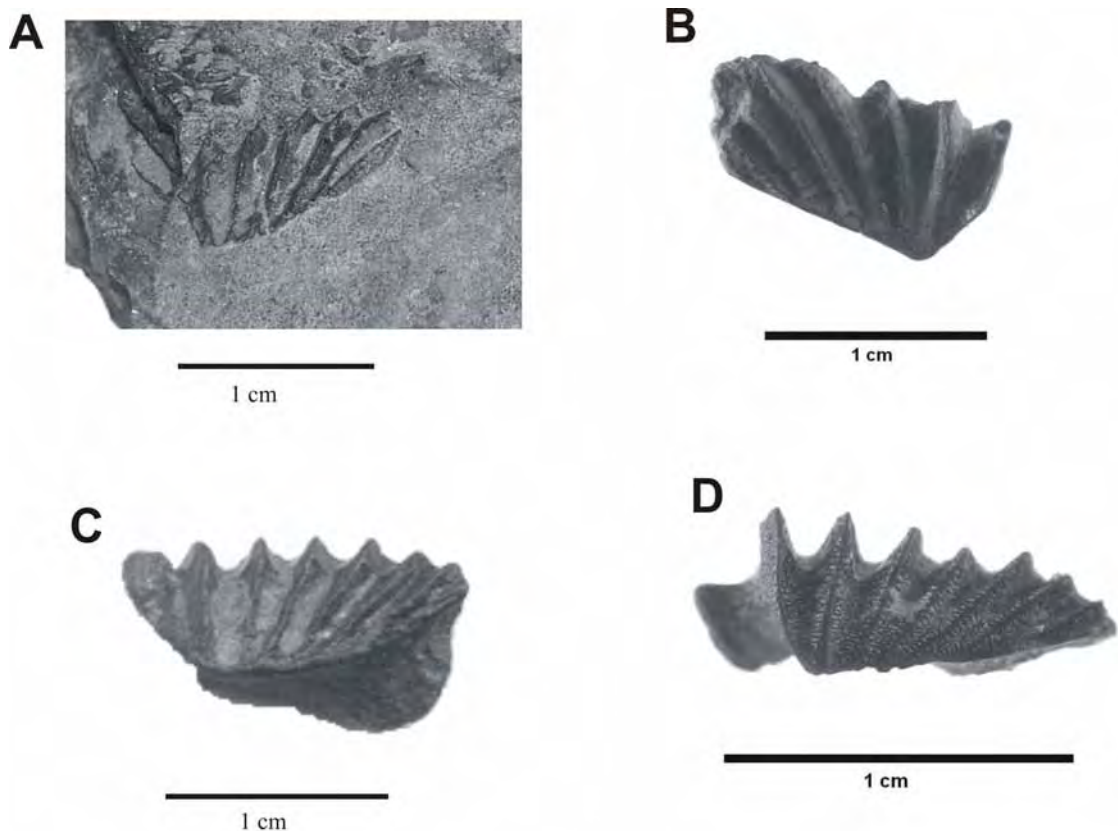


Figura 19- Perfil oclusal das placas dentárias de *Asiatoceratodus tiguidiensis*. A (UFMA 1.40.017), B (UFMA 1.40.018), C (UFMA 1.40.496) e D (UFMA 1.40.454).

Este táxon foi registrado primeiramente por Tabaste (1963), com base em placas dentárias provenientes do Cretáceo Norte africano, como *Ceratodus tiguidiensis*.

Martin (1979) descreveu placas dentárias similares para depósitos triássicos do Marrocos, reposicionando os espécimens assinalados anteriormente no gênero *Arganodus*.

Kemp (1998), analisando ossos cranianos e placas dentárias, não encontrou diferenças significativas entre os gêneros *Arganodus* e *Asiatoceratodus*, considerando-os como um só. O último gênero foi descrito primeiramente para depósitos triássicos da Rússia por Vorob'yeva (1967).

As placas dentárias da Laje do Coringa, referentes a este táxon, são muito semelhantes ao material descrito por Tabaste (1963), destacando-se a forma da placa, número de cristas e dimensões apresentadas por estes exemplares.

A ocorrência de *Asiatoceratodus* na Formação Alcântara amplia sua distribuição temporal para o eo-Cenomaniano (Castro et al., 2004). Uma única placa dentária foi descrita para as rochas do Albiano da cidade de Itapecurú-Mirim, Estado do Maranhão (Dutra & Malabarba, 2001).

8.1.2- *Ceratodus africanus* HAUG 1904

A amostragem consta com cerca de trinta placas dentárias referentes a este táxon, sendo que grande parte com espécimes incompletos. Mesmo considerando os fragmentos, muitos ainda preservam parte de ossos maxilares/mandibulares ainda fixos. Este é o táxon mais freqüente para os Dipnoiformes da Laje do Coringa.

As placas, em geral, apresentam formato triangular, suavemente alongadas com bordo mesial curvado e lingual variando de curvado a quase retilíneo. Mostram de cinco a sete denticulações, sendo as cristas bem definidas, e com extremidades agudas no bordo lingual. Os vales são profundos e, entre as três primeiras cristas, se estendem até os bordos mesial e/ou lingual. A espessura da placa diminui progressivamente em direção à porção distal. Algumas das placas da amostra, em melhor estado de conservação são apresentadas na Figura 20.

UFMA 1.40.397, UFMA 1.40.076 e UFMA 1.40.083 são placas dentárias inferiores (Figuras 20 A, E e H, respectivamente). É possível distinguir-se uma provável oitava crista na extremidade mais distal destas placas, próxima ao bordo labial. As cristas destas placas são bem definidas, com extremidades agudas. Os vales também são profundos, principalmente

entre as três primeiras cristas. Em geral as três primeiras cristas estão dispostas paralelas entre si e as demais se inclinam progressivamente, até a porção distal da placa.

UFMA 1.40.127 (Figura 20 C) é uma placa dentária inferior direita, de coloração preta, portando sete cúspides bem destacadas, sendo que a primeira está quebrada. As segunda, terceira e quarta cristas se apresentam paralelas entre si e perpendiculares ao bordo lingual. As cristas são levemente curvadas em direção posterior. A placa possui comprimento de 59 mm e altura de 32 mm.

O espécimen UFMA 1.40.493 (Figura 20 F) é uma placa dentária superior esquerda, também portando sete cristas. Todas as cristas estão dispostas paralelamente entre si e perpendiculares ao eixo de extensão da placa.. A extremidade da primeira crista está quebrada. Primeira e segunda cristas terminam no bordo mesial, sendo que a primeira percorre metade do bordo mesial (bordo méso-bucal). As cristas são ligeiramente curvadas em direção posterior. Esta placa preserva seu osso mandibular, cujo processo pterygopalatino localiza-se abaixo da quarta denticulação.

Esta espécie foi registrada primeiramente no Brasil com base em duas placas dentárias provenientes do Porto de Itaqui, São Luís, Estado do Maranhão (Cunha & Ferreira, 1979; 1980).

Martin (1982b) assinalou *Ceratodus africanus* ao gênero *Neoceratodus*. Posteriormente o mesmo autor (Martin, 1984a) considerou *Ceratodus brasiliensis*, assim como *Ceratodus pectinatus*, como sinônimos de *Neoceratodus africanus*.

Alguns autores não reconhecem esta classificação de *Ceratodus pectinatus* e *Ceratodus africanus* aos Neoceratodontidae (Schultze 1991, 1992; Kemp, 1997b).

Segundo Kemp (1997b) os dados utilizados por Martin (1982a), para sinonimizar os táxons, não possuem valor taxonômico, pois são baseados em caracteres que sofrem variações ao longo do crescimento do animal. Portanto não podem ser utilizados como indicadores genéricos.

O gênero *Neoceratodus* seria restrito aos depósitos cretácicos, terciários e ao representante atual da Austrália (Kemp, 1997b). Segundo a mesma autora, espécimens descritos por Pascual & Bondesio (1975), para o Cretáceo da Patagônia, também poderiam ser classificados neste gênero. O gênero *Ceratodus* seria primariamente mesozóico (Kemp, 2001).

A Família Ceratodontidae têm uma extensa distribuição no Mesozóico, ocorrendo durante o Cretáceo em África, Madagascar, Austrália, Américas do Norte e do Sul (Schultze, 1991).

De acordo com Churcher & De Iuliis (2001) notáveis características morfológicas poderiam distinguir *Ceratodus pectinatus*, descrito por Tabaste (1963), como uma espécie válida, como número de cristas (variam de oito a nove) e posição do processo pterygopalatino (entre quarta e quinta cristas). Segundo estes autores Martin (1984a) utilizou métodos estatísticos não adequados para uma amostragem tão pequena (número de espécimens igual a sete) para sinonimizar *Ceratodus pectinatus* e *Ceratodus africanus*.

Alguns dos exemplares apresentados na amostra de *Ceratodus africanus* possuem uma possível oitava crista. E um destes espécimens (UFMA 1.40.083) apresenta bordo lingual retilíneo, característico do táxon descrito por Tabaste (1963). Porém nenhum dos exemplares da amostragem, especificamente as placas inferiores, apresentam o processo pterygopalatino entre quarta e quinta cristas e parece não haver diferença significativa para a disposição das cristas nos exemplares observados.

Medeiros (2001), Medeiros & Schultz (2001) e Sousa et al. (2003) registram a presença de *Ceratodus africanus* para a Laje do Coringa com base em placas dentárias.

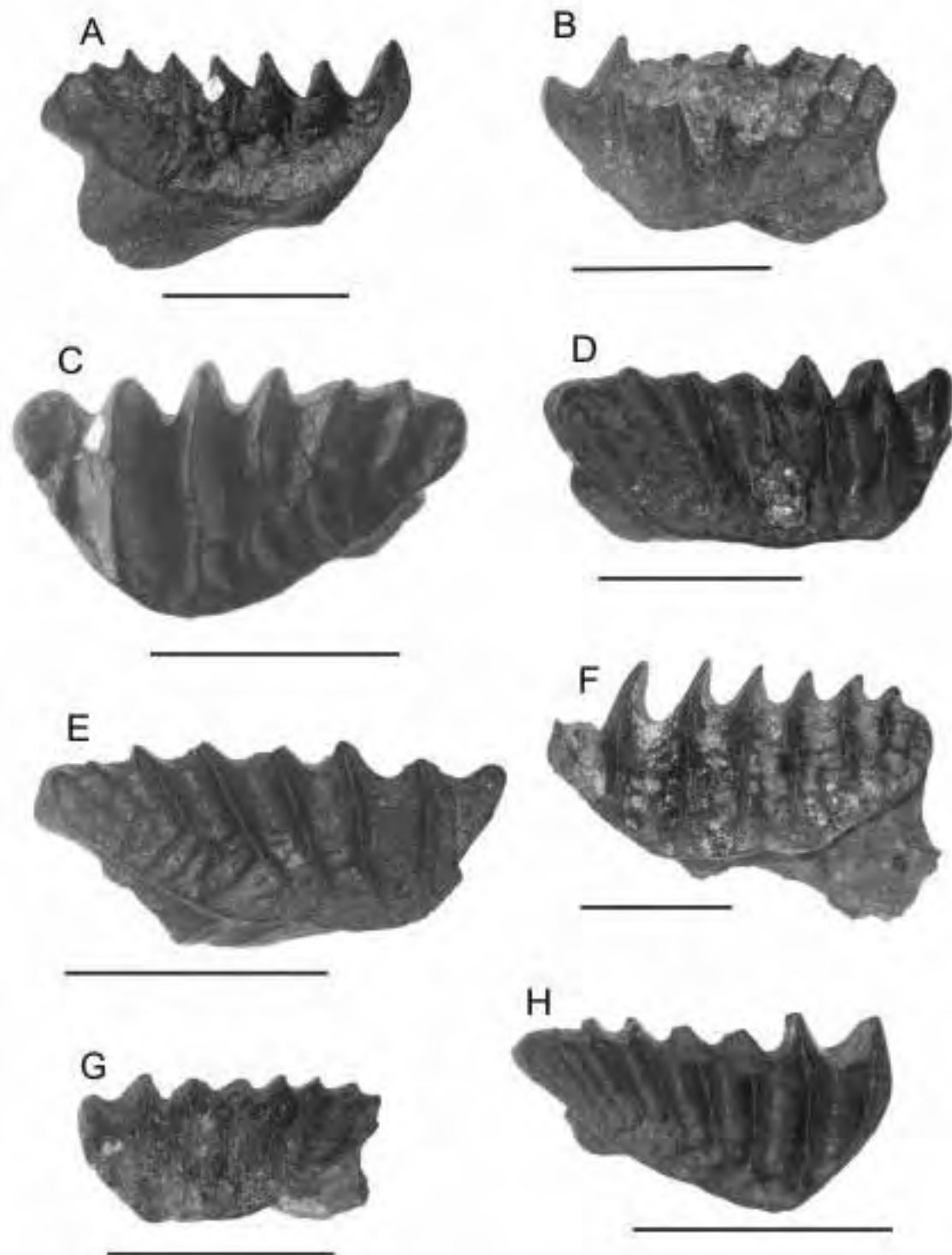


Figura 20- Perfil oclusal de algumas placas dentárias de *Ceratodus africanus*, provenientes da Laje do Coringa. A (UFMA 1.40.397), B (UFMA 1.40.492), C (UFMA 1.40.127), D (UFMA 1.40.491), E (UFMA 1.40.076), F (UFMA 1.40.493), G (UFMA 1.40.495) e H (UFMA 1.40.083). Escala = 3 cm.

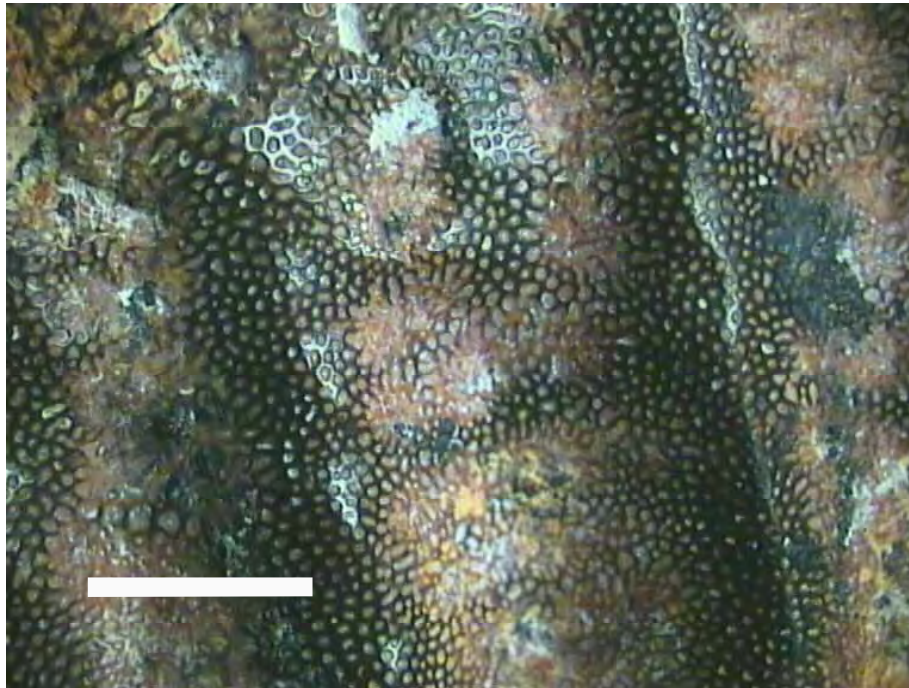


Figura 21- Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.493, mostrando o vale entre as cristas. Escala = 5 mm.

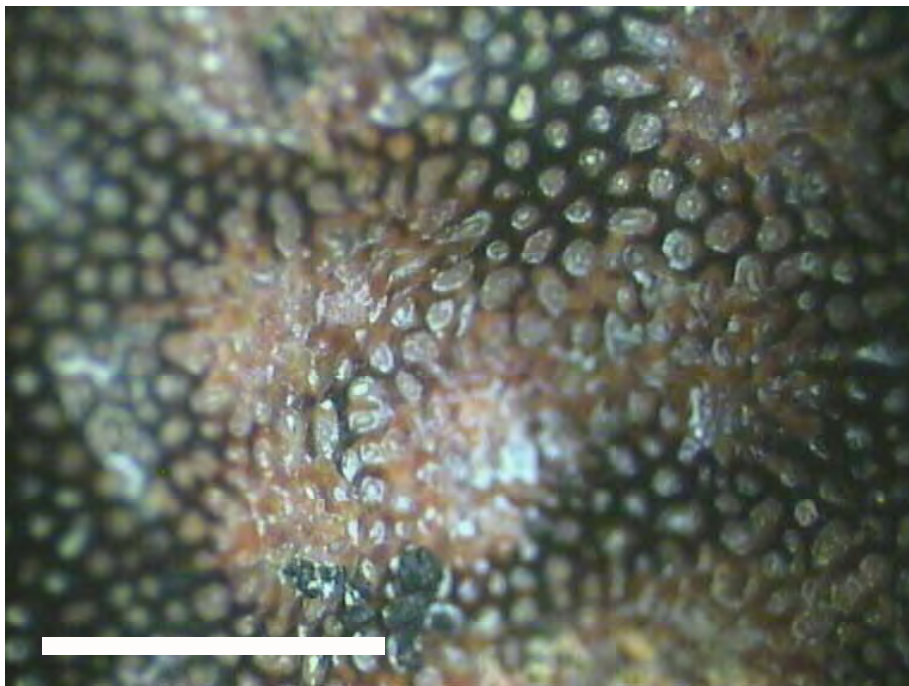


Figura 22- Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.493, em maior aumento, mostrando as depressões localizadas no vale entre as cristas. Escala = 3 mm.

8.1.3- Morfótipo A

Este morfótipo é representado por dez placas dentárias (Tabela 2), sendo somente duas completas, UFMA 1.40.060 e UFMA 1.40.086 (Figuras 23 A e B, respectivamente). De um modo geral, estas placas apresentam perfil oclusal alongado e plano, com quatro denticulações. Em cinco das placas da amostragem, a primeira denticulação encontra-se quebrada. Nenhuma das placas da amostra está conectada a ossos.

Por toda a superfície oclusal das placas dentárias observa-se ornamentação em forma de estrias (em alto relevo). As estrias, em geral, são longas e se estendem do bordo lingual ao labial, sendo que algumas vezes se ramificam. Pontuações referentes ao fim do canal pulpar são visualizadas por toda a superfície de trituração (Figuras 24 e 25).

Morfótipo A			
Placas	Nº de denticulações	Comprimento total	Altura
UFMA 1.40.042	4 (distal quebrada)	“68 mm”	“31 mm”
UFMA 1.40.043	2 (mais distais)	“47 mm”	“27 mm”
UFMA 1.40.060	4 (completa)	63 mm	22 mm
UFMA 1.40.062	4 (distal quebrada)	“54 mm”	“22 mm”
UFMA 1.40.079	5 (proximal quebrada)	“65 mm”	“26 mm”
UFMA 1.40.086	4 (completa)	82 mm	29 mm
UFMA 1.40.087	3 (mais distais)	“44 mm”	“27 mm”
UFMA 1.40.374	?	“60 mm”	“26 mm”
UFMA 1.40.465	3 (mais proximais)	“61 mm”	“36 mm”
UFMA 1.40.489	3 (mais distais)	“66 mm”	“32 mm”

Tabela 2- Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo A. O comprimento total compreende a extensão entre as extremidades distal e proximal da placa dentária. Medidas de altura compreendem a maior distância entre as extremidades do bordo lingual em direção ao labial, considerando à extremidade das cristas. Os números apresentados entre aspas correspondem a espécimens incompletos.

As denticulações destas placas dentárias apresentam cristas mal definidas, com extremidades curtas e arredondadas. As cristas mediais se dispõem paralelas entre si e perpendiculares em relação ao eixo de extensão da placa. A primeira crista inclina-se em direção anterior e a última está voltada para a parte distal da placa dentária. Entre as cristas praticamente não se observam os vales (ou sulcos). O bordo lingual, inicialmente retilíneo, curva-se suavemente em direção à porção mais distal da placa dentária. Neste bordo, em vista lateral, as placas em melhor estado de conservação apresentam uma concavidade, sendo que as ornamentações observadas na superfície oclusal se estendem por todo o bordo lingual.

Em UFMA 1.40.060 (Figura 23 A) as três primeiras cristas possuem uma inclinação, em direção oral, para a extremidade labial da placa. Nesta placa o bordo mesial, em vista lateral, é côncavo. O bordo lingual é progressivamente mais espesso em direção à extremidade anterior da placa.

O espécimen UFMA 1.40.086 (Figura 23 B) é uma placa dentária em melhor estado de conservação. É alongada e delgada, com quatro cristas largas, curtas e arredondadas em sua extremidade. As extremidades das três primeiras cristas estão praticamente alinhadas e, uma linha que passasse pelos seus extremos, seria praticamente paralela à borda lingual. A última crista é menor que as demais e seu contorno direciona-se em uma curvatura suave, ao extremo posterior do bordo lingual.

Algumas placas dentárias desta amostragem apresentam, na superfície de ligação com o osso, o mesmo padrão de ornamentação que a face de trituração, porém mais fracamente definido e de textura mais áspera.

UFMA 1.40.062 e UFMA 1.40.042 (Figuras 23 C e D) apresentam superfície muito desgastada, provavelmente sofreram extenso processo abrasivo.

UFMA 1.40.079 (Figura 23 E) é a única placa que apresenta cinco denticulações, sendo a última de tamanho reduzido. Sua extremidade mais anterior está quebrada, porém ainda é possível visualizar parte da primeira crista. Esta placa, assim como UFMA 1.40.060, UFMA.1.40.465 e UFMA.1.40.087 (Figuras 23 A, F e H), apresentam a extremidade das cristas, sobretudo as mais anteriores, em um plano mais alto que da superfície oclusal, de modo que em vista lateral a placa mostra a margem dorsal ondulada.

A placa dentária UFMA 1.40.465 (Figura 23 F) apresenta somente as três primeiras denticulações. Observa-se que o limite entre os bordos mesial e lingual forma uma estrutura pontiaguda, cuja orientação é praticamente perpendicular à superfície oclusal. Esta placa também apresenta o bordo mesial muito mais espesso em relação ao restante da placa

dentária. Esta característica não é observada nas demais placas dentárias, descritas da amostragem.

O padrão morfológico apresentado para os exemplares que compõem esta amostra não foi observado em nenhum outro táxon descrito na literatura. A presença de "estrias" longas e anastomosadas, na superfície de trituração, parece ser única para este táxon e sua característica mais destacada.

A ornamentação na superfície oclusal destas placas dentárias lembra, em um primeiro momento, a ornamentação observada no Morfótipo C, porém apresentam um padrão diferenciado. As estrias do Morfótipo A são mais longas, se estendendo da base do bordo lingual até praticamente a extremidade labial, são mais largas e conseqüentemente em menor número sobre a superfície oclusal.

Quanto à forma alongada destas placas dentárias poderiam ser comparadas ao gênero *Archaeoceratodus*, descrito para depósitos triássicos e cretácicos do Sul da Austrália (Kemp 1992, 1997b). Porém este morfótipo apresenta seis cristas e estas são mais estreitas e com terminações mais agudas no bordo labial.

Placas dentárias referentes ao gênero *Ceratodus* apresentam, em geral, quatro a cinco cristas. A espécie tipo do gênero *Ceratodus*, *C. latissimus* (Agassiz, 1844), apresenta placa alongada portando quatro cristas curtas, pouco definidas, com extremidades mais arredondadas e vales pouco profundos.

As placas dentárias do Morfótipo A apresentam denticulações mais largas e extremidades mais curtas, quando comparadas a *Ceratodus latissimus*.

Não foi observada variação morfológica significativa, relacionada ao desenvolvimento ontogenético (placas de tamanho variado), nas placas dentárias pertencentes a esta amostragem.

A ausência de registros de placas dentárias com morfologia similar ao Morfótipo A na literatura, pode indicar um táxon ainda desconhecido para o registro fóssil, e talvez endêmico, para a Laje do Coringa.

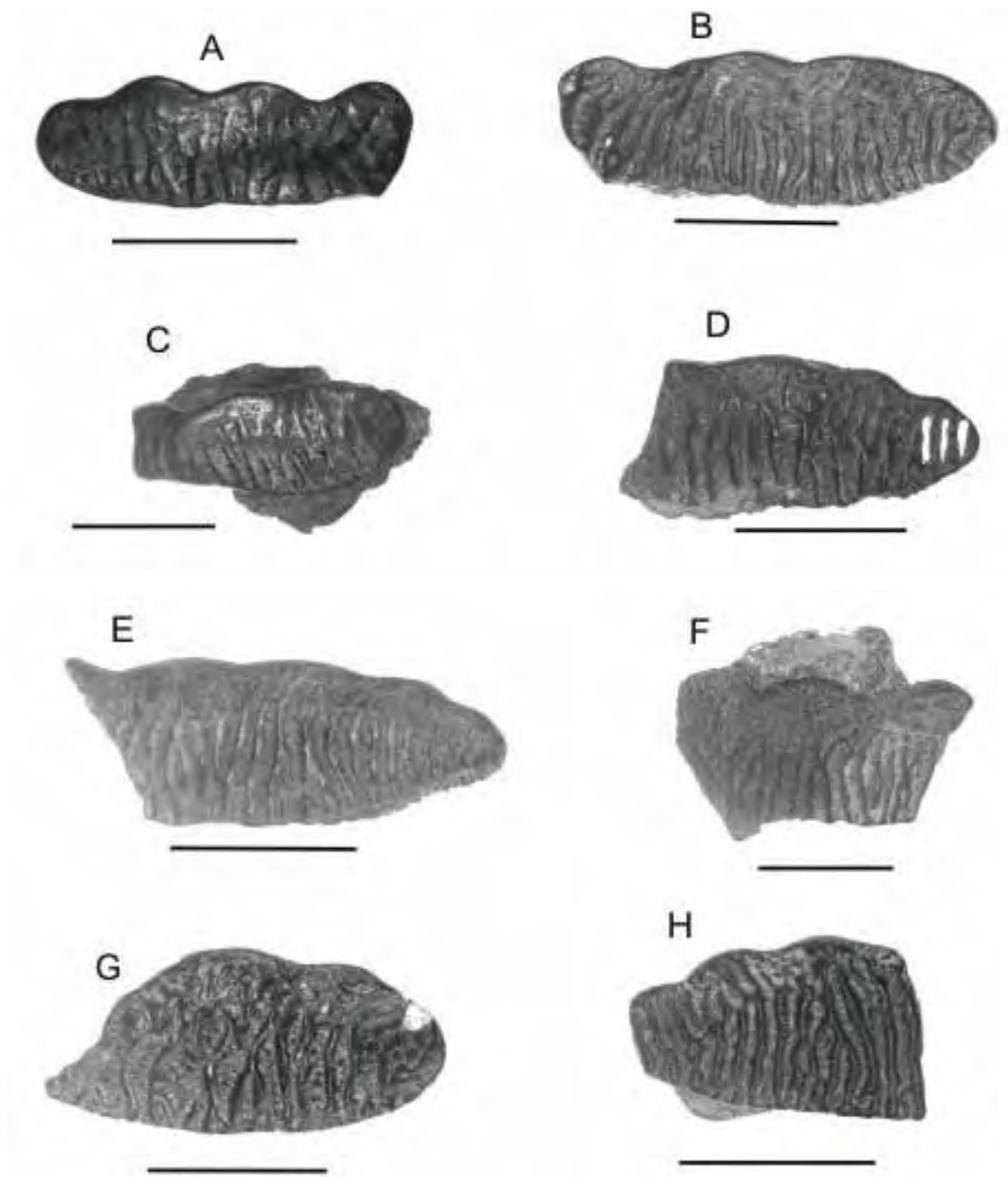


Figura 23- Perfil oclusal de algumas das placas dentárias referentes ao Morfótipo A. A (UFMA 1.40.060), B (UFMA 1.40.086), C (UFMA 1.40.062), D (UFMA 1.40.042), E (UFMA 1.40.079), F (UFMA 1.40.465), G (UFMA 1.40.489), H (UFMA 1.40.087). Escala = 3 cm.

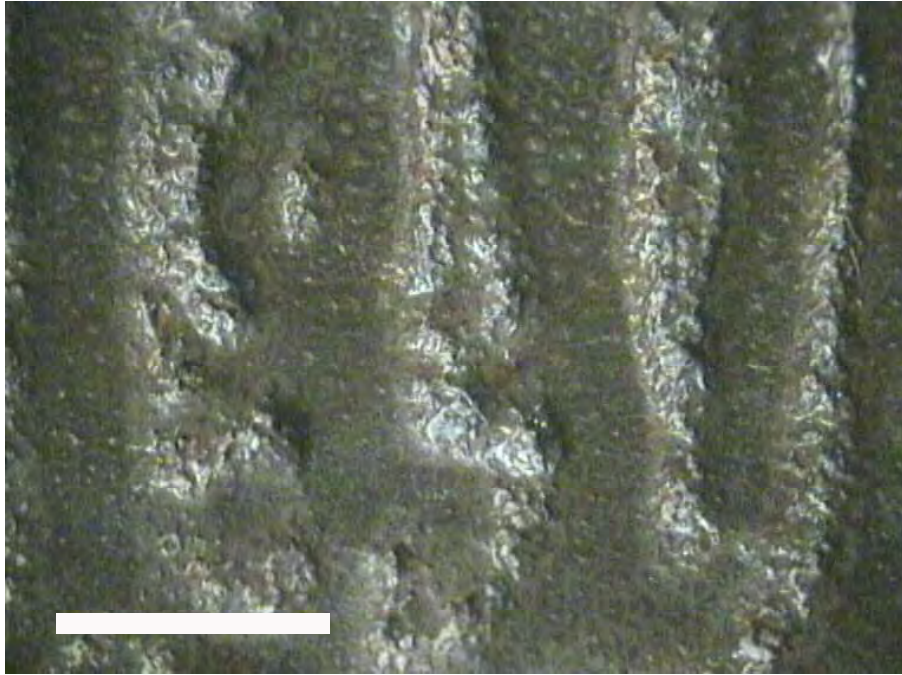


Figura 24- Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40. 086. Escala = 5mm.

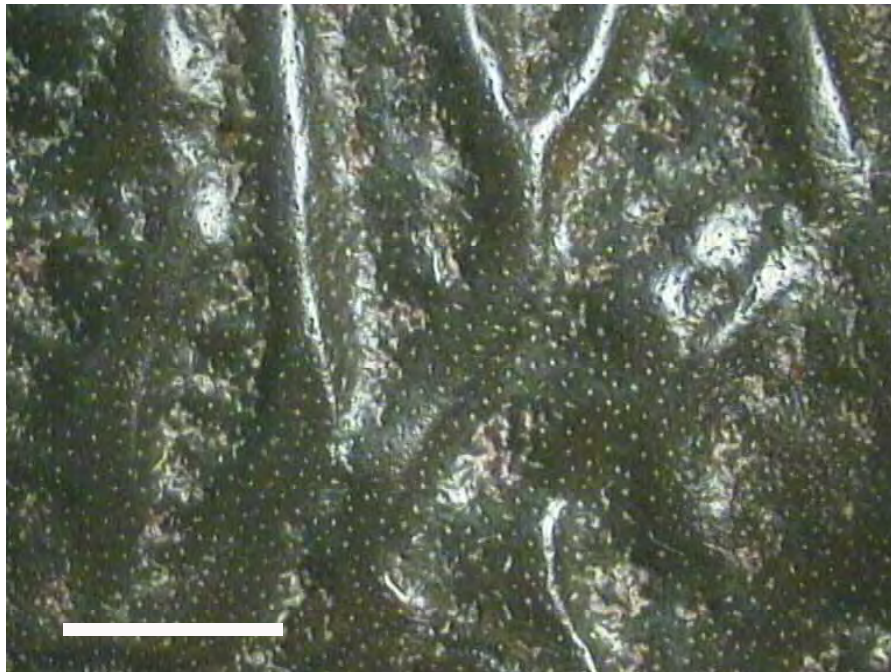


Figura 25- Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40. 489. Escala = 5mm.

8.1.4- Morfótipo B

As quatro placas dentárias referentes a este morfótipo apresentam cinco denticulações (Tabela 3), sendo que as três primeiras apresentam terminações em um ângulo mais agudo, as duas últimas com extremidades mais arredondadas (Figura 26).

As cristas mediais segunda, terceira e quarta se dispõem de forma paralela entre si e perpendicular em relação ao eixo de extensão da placa dentária, com extremidades ligeiramente voltadas em direção posterior. A primeira crista apresenta-se inclinada em direção anterior e a última é suavemente inclinada em direção posterior. Os vales entre as cristas são muito suaves, quase imperceptíveis. Por toda a superfície oclusal observa-se um padrão de ornamentação (em alto relevo) irregular, sendo que as pontuações são bem definidas sobre esta última estrutura (Figuras 27 e 28).

Estas placas dentárias possuem um formato mais próximo de um triângulo, apresentando bordo mesial retilíneo, indicando provável contato entre as placas pares, e bordo lingual curvado. Em todas as placas dentárias o final do bordo mesial localiza-se em direção oposta à extremidade da segunda denticulação.

UFMA 1.40.085 (Figura 26 A) é uma placa dentária de coloração escura, na superfície de trituração. No encontro entre os bordos labial e lingual a placa apresenta uma elevação. A face inferior da placa dentária apresenta o mesmo padrão de ornamentação da face superior.

Placas	Nº de denticulações	Comprimento total	Altura
UFMA 1.40.058	5 (completa)	64 mm	33 mm
UFMA 1.40.073	5 (completa)	61 mm	34 mm
UFMA 1.40.085	5 (completa)	55 mm	33 mm
UFMA 1.40.488	5 (completa)	55 mm	30 mm

Tabela 3- Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo B. O comprimento total compreende a extensão entre as extremidades distal e proximal da placa. Medidas de altura compreendem a maior distância entre as extremidades do bordo lingual em direção ao labial, considerando extremidade das cristas e ângulo mesial.

As placas dentárias UFMA 1.40.058 (Figura 26 B) e UFMA 1.40.488 (Figura 26 C) apresentam a parte distal (última denticulação) inclinada em direção aboral. Contrariamente UFMA 1.40.073 e UFMA 1.40.085 apresentam a porção distal elevada em direção oral.

A placa dentária UFMA 1.40.058 é a única que apresenta resquício ósseo, porém muito fragmentado, sendo impossível distinguir se é referente a uma placa superior ou inferior.

UFMA 1.40.488 e UFMA 1.40.073 possuem o bordo mesial muito mais espesso que o restante da placa dentária. Neste bordo é possível visualizar as pontuações.

Placas dentárias, com o mesmo padrão morfológico apresentado para os exemplares do morfótipo B, também não foram encontrados em literatura.

A forma destas placas dentárias, que apresentam maior altura em relação ao comprimento total, se diferencia dos morfótipos A e C, que são mais alongados. Por outro lado elas apresentam similaridades em relação à ornamentação observada em alguns pontos das placas do Morfótipo C, assim como o número de denticulações e disposição das cristas. Porém, devido às diferenças na forma das placas dentárias, e por não ser observado um padrão gradativo de mudança entre morfótipos C e B, optou-se por considerar as quatro placas dentárias descritas como pertencentes a um único morfótipo.

Nenhum dos exemplares descritos apresenta material ósseo mandibular associado. Até o momento não foi possível classificar as placas dentárias como superiores ou inferiores. Contudo a elevação na parte distal das placas, em dois dos exemplares, em direção aboral, e em outros dois espécimens, em direção oral, poderia ser indicativo de caráter para a classificação entre placas dentárias superiores e inferiores.

Morfologicamente estes espécimens são os que mais se aproximam de *Neoceratodus* sp., descrito para a Formação Brejo Santo da Bacia do Araripe (Eocretáceo), devido à textura da sua superfície de trituração, descrita por Silva & Azevedo (1996) como “labiríntica”, com pontuações. Porém as placas do Morfótipo B apresentam perfil menos alongado (triangular) e apenas cinco cristas, quando comparadas ao táxon da Bacia do Araripe.

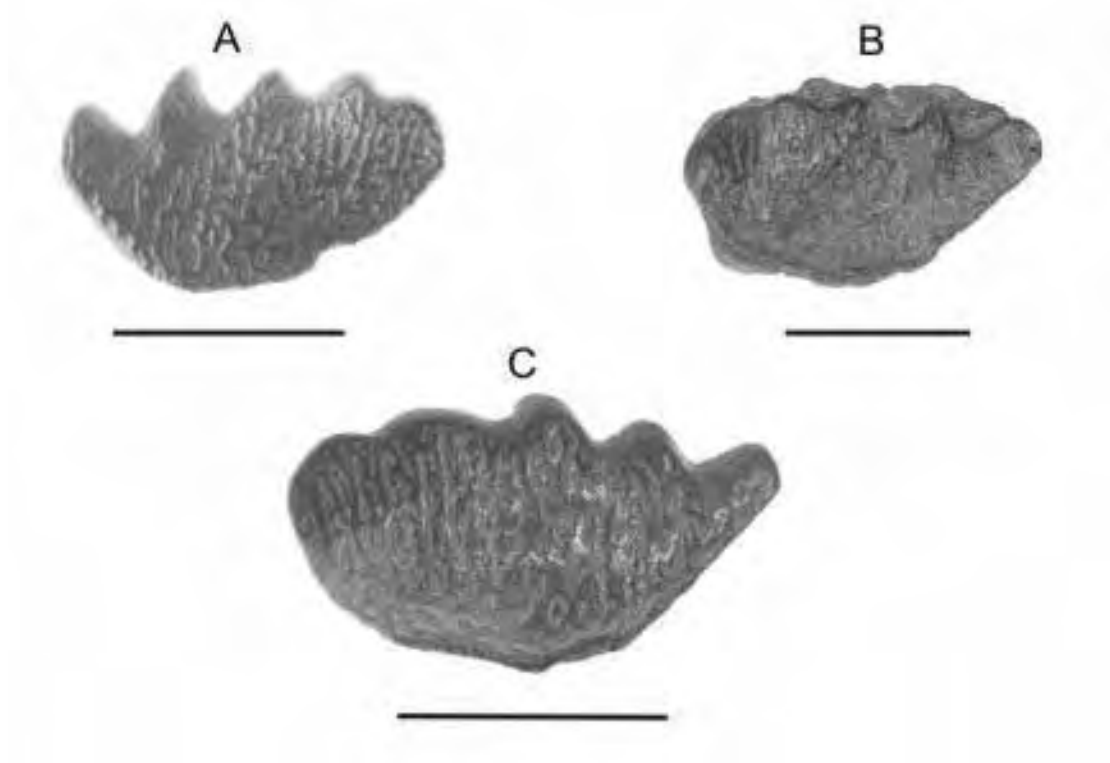


Figura 26- Perfil oclusal das placas dentárias referentes ao Morfótipo B. A (UFMA 1.40.085), B (UFMA 1.40.058) e C (UFMA 1.40.488). Escala = 3 cm.

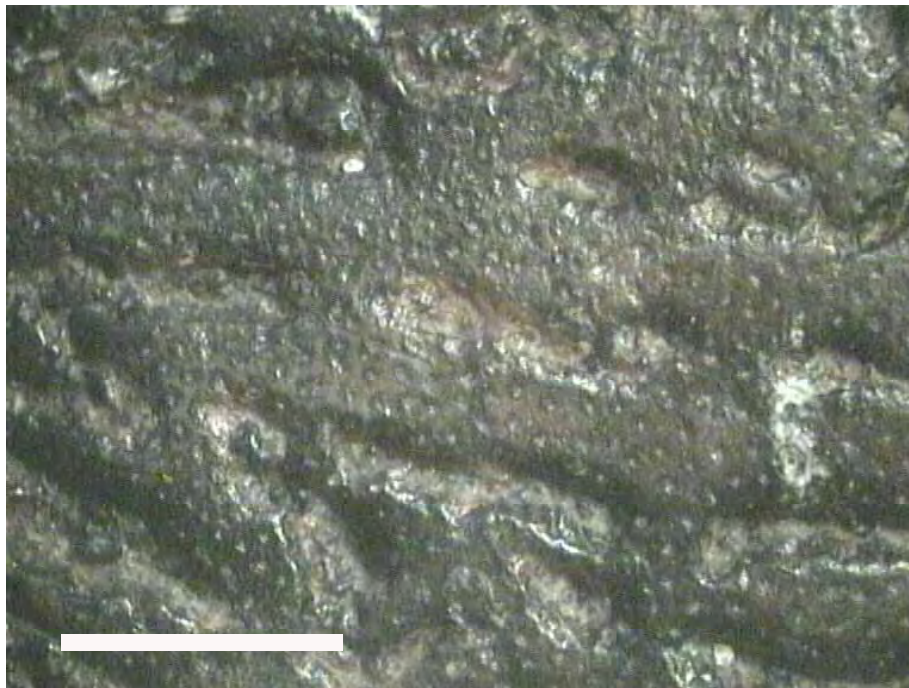


Figura 27-Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.058. Escala = 5mm

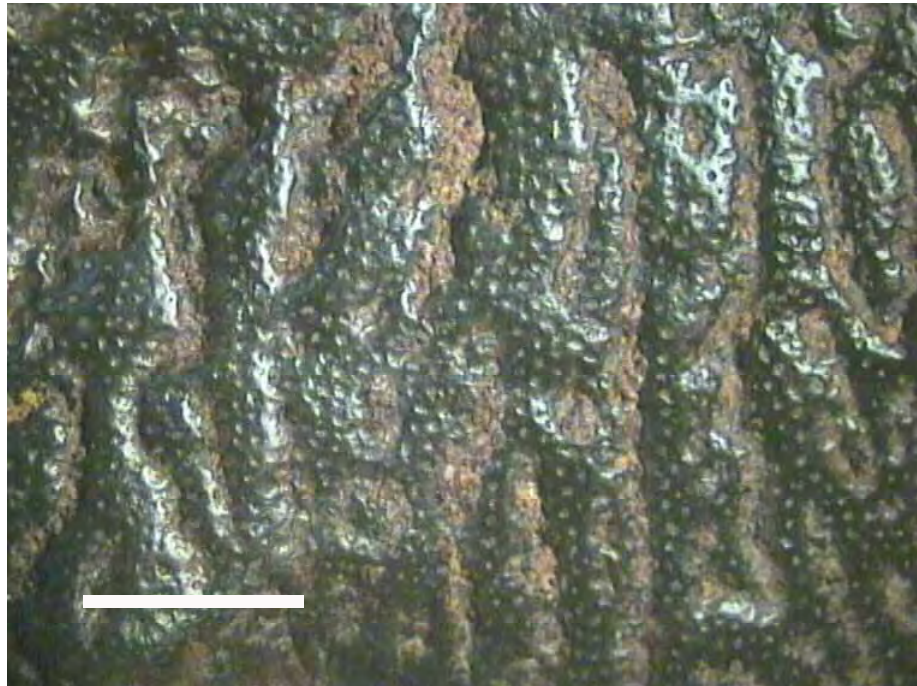


Figura 28-Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.488. Escala = 5mm

8.1.5-Morfótipo C

Há um total de nove placas dentárias que foram classificadas como pertencendo a este morfótipo (Tabela 4). Destas, três são completas e duas apresentam somente a extremidade da primeira denticulação quebrada (Figura 29).

Estas placas dentárias mostram um padrão plano e alongado de superfície oclusal, com vales (ou sulcos) suaves entre as cristas. Em geral apresentam cinco denticulações. As três primeiras denticulações possuem extremidades mais agudas, característica mais visível em UFMA 1.40.485 (Figura 29 A) e UFMA 1.40.081 (Figura 29 F). As duas últimas denticulações são mais arredondadas.

As placas dentárias UFMA 1.40.484, UFMA 1.40.486, UFMA 1.40.081, e UFMA 1.40.241 (Figuras 29 B, E, F e G, respectivamente) apresentam bordo mesial retilíneo e em UFMA 1.40.485 e UFMA 1.40.173 este bordo mostra-se curvado (Figuras 29 A e C). Em geral o bordo lingual é curvado.

Placas	N de denticulações	Comprimento total	Altura
UFMA 1.40.052	3 (proximais)	“49 mm”	“38 mm”
UFMA 1.40.081	3 (proximais)	“27 mm”	“19 mm”
UFMA 1.40.147	3 (distais)	“44 mm”	“34 mm”
UFMA 1.40.173	5 (completa)	61 mm	29 mm
UFMA 1.40.241	3 (proximais)	“49 mm”	“35 mm”
UFMA 1.40.484	5(completa)	78 mm	32 mm
UFMA 1.40.485	5 (completa)	49 mm	22 mm
UFMA 1.40.486	5 (completa)	64 mm	27 mm
UFMA 1.40.487	4 (distais)	“55 mm”	27 mm

Tabela 4. Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo C. O comprimento total compreende a extensão entre as extremidades distal e proximal da placa dentária. Medidas de altura compreendem a maior distância entre as extremidades do bordo lingual em direção ao labial, considerando à extremidade das cristas. Os números apresentados entre aspas correspondem a espécimens incompletos.

Em UFMA 1.40.487, UFMA 1.40.486, UFMA 1.40.081 e UFMA 1.40.241 (Figuras 29 D, E, F e G) as cristas, com exceção da primeira e última (quando presentes), estão dispostas paralelamente entre si e perpendiculares em relação ao eixo de extensão da placa dentária.

As cristas nas placas dentárias UFMA 1.40.484, UFMA 1.40.173, UFMA 1.40.241 e UFMA 1.40.081 são mais pronunciadas nas extremidades das denticulações.

Em UFMA 1.40.485 e UFMA 1.40.487, duas placas inferiores direitas, é possível observar parte do contato sínfiseal dos pré-articulares.

As ornamentações em alto relevo são observadas por toda a superfície oclusal das placas dentárias. Estas ornamentações também apresentam padrão estriado, porém ocorrem em maior quantidade, são menos espessas e possuem mais ramificações que as observadas no Morfótipo A. As pontuações são bem visíveis sobre estas ornamentações (Figuras 30 e 31).

Em UFMA 1.40.241, o bordo mesial apresenta as ornamentações (e pontuações) observadas na superfície oclusal. Esta morfologia também é observada em UFMA 1.40.052. Apresentam este bordo retilíneo e mais espesso que as demais partes da placa dentária. Esta característica não é observada nas demais placas referentes a este morfótipo.

A placa dentária UFMA 1.40.485, uma placa inferior direita, é a melhor preservada, apresentando uma coloração marrom. Todas as cúspides apresentam praticamente a mesma altura. O vale entre primeira e segunda cúspides é maior que para os demais vales. A espessura da placa diminui em direção ântero-posterior, estando o bordo mesial com espessura de 7,37 mm e a extremidade do bordo lingual/labial mostrando 2,98 mm de espessura. Este último caráter também é observado em UFMA 1.40.487. A espessura da placa dentária diminui progressivamente nas direções posterior e lingual/labial, sendo que a extremidade da segunda crista (a primeira está quebrada) é a região mais espessa da placa (11 mm), a área menos espessa medindo 3 mm. Isto também ocorre em UFMA 1.40.485. Porém esta característica não é tão bem pronunciada nas demais placas da amostra.

UFMA 1.40.483 é uma placa dentária superior direita, sendo a única que apresenta o provável início de uma sexta denticulação. A extremidade da primeira crista está quebrada. Este exemplar preserva parte do osso mandibular, onde é possível visualizar a localização do processo pterygopalatino, posicionado abaixo da quarta denticulação.

As placas dentárias descritas para o Morfótipo C mostram grande similaridade, em forma, número de denticulações e ornamentação, com placas provenientes de depósitos do Eopaleoceno da Formação Santa Lúcia, na localidade de Tiupampa, Bolívia (Schultze, 1991). Estas apresentam finas cristas, quase paralelas, com extremidades mais agudas, e vales entre as cristas mais profundos, se estendendo até o bordo lingual entre as primeiras cristas, características que são mais acentuadas em formas juvenis (Schultze, 1991).

As placas dentárias da Formação Santa Lúcia foram descritas como pertencendo a novo gênero e espécie, porém até o momento não foram designados nomes ao novo táxon, nem existe uma descrição mais detalhada do material. São reconhecidas por apresentarem uma textura em sua face oclusal (“psammosteid”) não observada anteriormente em outros dipnóicos (Schultze, 1991; Figura 14 a & b). Padrão semelhante de ornamentação é observada para as placas do Morfótipo C. Contudo esta ornamentação está presente sobre a superfície de toda a placa e não somente em torno das cristas, como parece ocorrer nas placas dentárias de Tiupampa. Além disso, as placas aqui descritas mostram cristas menos definidas, mais acentuadas nas extremidades do bordo lingual e mais curtas e arredondadas que o observado no material de Tiupampa.

As placas dentárias do Paleoceno inferior de Tiupampa foram encontradas associadas a placas de Lepidosirenidae (*Lepidosiren* cf. *L. paradoxa*) e outras duas formas de Ceratodontidae (*Ceratodus* sp.) (Schultze, 1991).

Este novo Ceratodontidae teria sua distribuição cronológica estendida do Cretáceo médio da região meio-Norte do Brasil até o Paleoceno inferior da Bolívia. Grandes amplitudes temporais são observadas em outros gêneros de Dipnoiformes, como algumas formas fósseis da Austrália. *Neoceratodus forsteri* é registrado para depósitos do Eocretáceo até Holoceno, assim como *Ceratodus diutinus*, representado do Eocretáceo ao neo-Oligoceno/meso-Mioceno (Kemp, 1997b)

Similaridades entre os morfótipos A, B e C poderiam indicar relações de um mesmo agrupamento genérico.

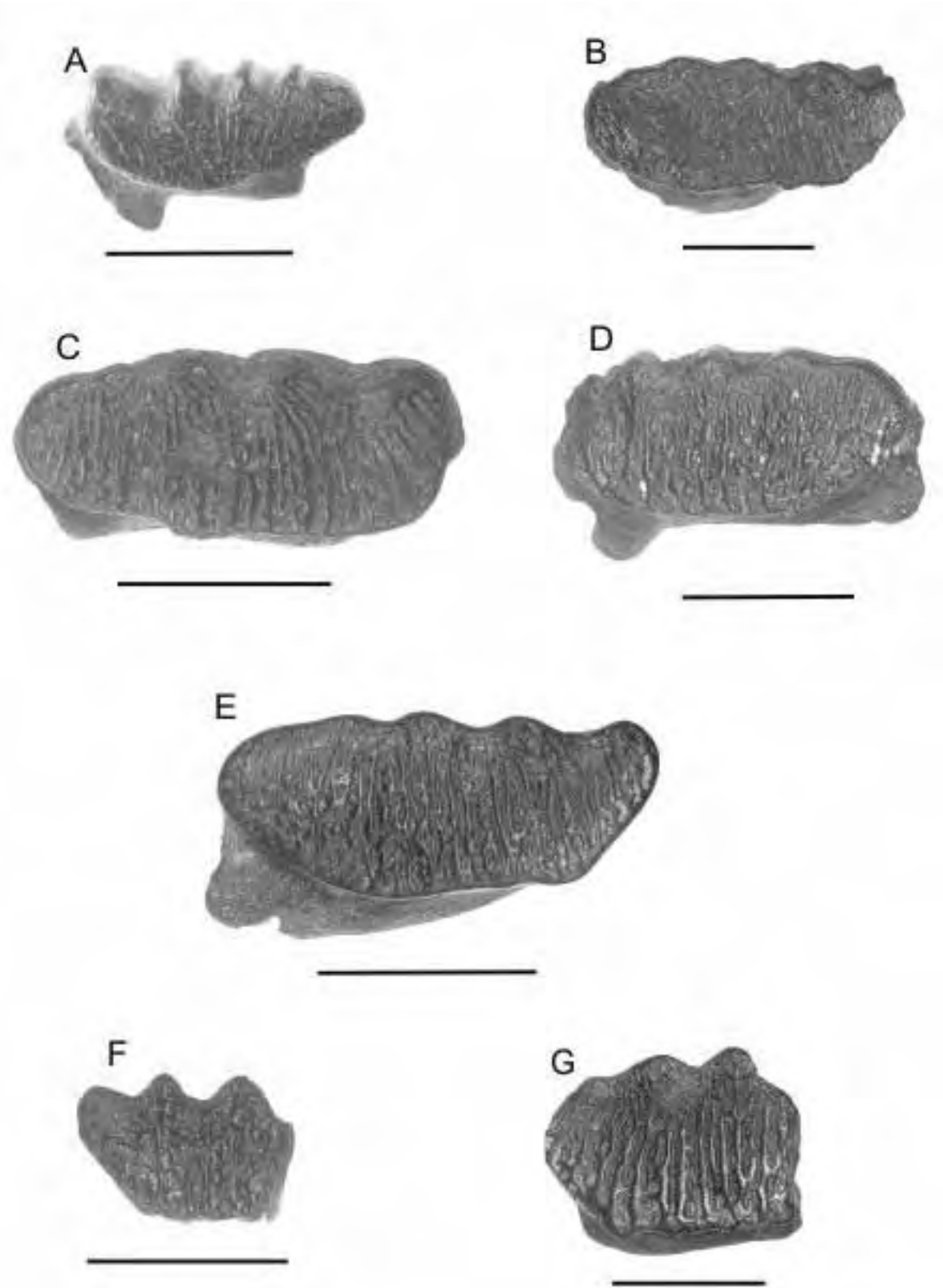


Figura 29- Perfil oclusal de algumas placas dentárias referentes ao Morfótipo C, provenientes da Laje do Coringa. A (UFMA 1.40.485), B (UFMA 1.40.484), C (UFMA 1.40.173), D (UFMA 1.40.487), E (UFMA 1.40.486), F (UFMA 1.40.081) e G (UFMA 1.40.241). Escala = 3 cm.

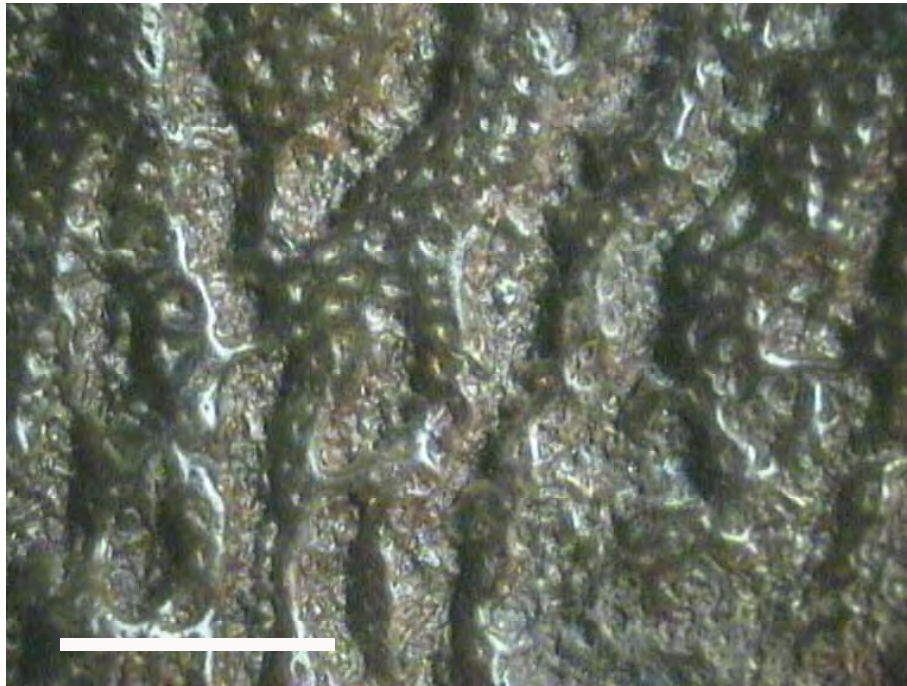


Figura 30- Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.052. Escala = 5mm.

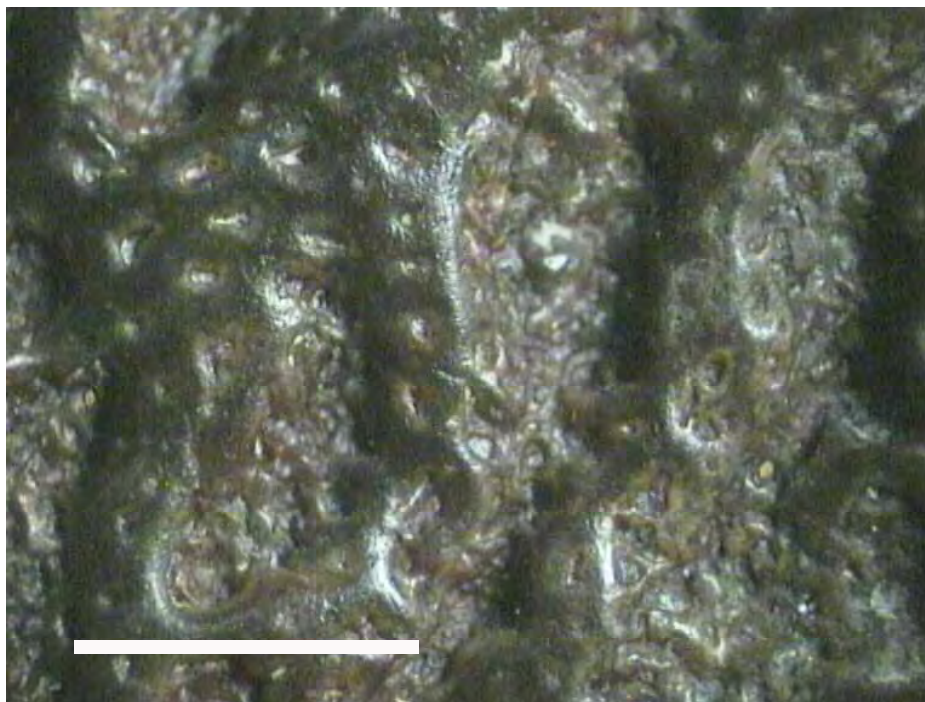


Figura 31- Detalhe da superfície oclusal de UFMA 1.40.052, em maior aumento. Escala = 3mm.

8.1.6- Morfótipo D

As placas dentárias referentes a este morfótipo são robustas e apresentam grande espessura (Tabela 5). Possuem uma forma em geral triangular, portando de quatro a cinco denticulações. As cristas são curtas e espessas, como em toda a região do bordo lingual (Figura 32). São mais bem definidas nas extremidades das denticulações, exceto em UFMA 1.40.057, onde cristas e vales se entendem até próximo do bordo lingual. As pontuações são bem visíveis por toda a superfície oclusal destas placas dentárias (Figura 33).

Placas	N de denticulações	Comprimento total	Altura
UFMA 1.40.038	5 (completa)	96 mm	59 mm
UFMA 1.40.057	3 (proximais)	“81 mm”	“45 mm”
UFMA 1.40.080	5 (completa)	56 mm	27 mm
UFMA 1.40.082	? (quebrada)	“82 mm”	“49 mm”
UFMA 1.40.201	3 (mais proximais)	“67 mm”	“52 mm”
UFMA 1.40.392	4 (completa)	63 mm	44 mm
UFMA 1.40.396	2 (proximais)	“89 mm”	“48 mm”
UFMA 1.40.483	4 (completa)	47 mm	28 mm

Tabela 5- Medidas das placas dentárias referentes ao Morfótipo D. O comprimento total compreende a extensão entre as extremidades distal e proximal da placa dentária. Medidas de altura compreendem a maior distância entre as extremidades do bordo lingual em direção ao labial, considerando à extremidade das cristas. Os números apresentados entre aspas correspondem a espécimens incompletos.

Todas as placas classificadas para este morfótipo são fragmentadas de alguma forma, ou exibem grande desgaste.

UFMA 1.40.038 (Figura 32 A) é uma placa dentária de coloração marrom, apresenta cinco denticulações, sendo que parte da primeira está quebrada, assim como todo o bordo mesial. O bordo lingual também está danificado. A parte distal desta placa forma um ângulo

reto, porém devido ao desgaste não é possível concluir se seria sua forma original. As três primeiras cristas são bem definidas, terminando em ângulo agudo e posicionam-se curvadas em direção anterior. As duas últimas cristas são paralelas ao eixo de extensão da placa dentária. A superfície de trituração apresenta leves depressões em toda a placa. A placa dentária possui dimensões elevadas, quando comparada às demais da amostragem.

A placa dentária UFMA 1.40.392 (Figura 32 B) está completa, porém apresenta sinais de desgaste. Possui quatro denticulações e cristas mal definidas, com vales entre estas quase imperceptíveis. As extremidades das cristas terminam em ângulo agudo nas três primeiras. A parte mais distal da placa apresenta uma elevação em direção aboral.

A placa dentária UFMA 1.40.396 (Figura 32 C) é uma inferior esquerda, com parte do osso mandibular. Apresenta as duas primeiras denticulações bem definidas, inclinadas em direção posterior e um vale acentuado. A parte distal da placa está quebrada, assim como a periferia do bordo lingual, que se apresenta desgastada. A superfície oclusal apresenta uma forma côncava. Aparentemente os bordos mesial e lingual deveriam ser curvados.

UFMA 1.40.201 e UFMA 1.40.057 (Figuras 32 D e G) apresentam somente as três primeiras denticulações. As cristas possuem terminações em um ângulo mais agudo. Os vales entre as cristas são bem visíveis. A periferia do bordo mesial e parte do lingual estão desgastados. No segundo exemplar o bordo mesial é curvado e, apesar de apresentar algum desgaste, o bordo lingual também aparenta ser curvado.

UFMA 1.40.080 (Figura 33 E) é uma placa dentária mais alongada que as demais e menos robusta. Apresenta um padrão irregular na superfície oclusal. Possui quatro denticulações, com cristas mal definidas e extremidades mais arredondadas.

Toda a periferia de UFMA 1.40.483 (Figura 32 F) apresenta desgaste. As cristas são pouco definidas, exceto nas extremidades das duas primeiras, cujas terminações formam um ângulo mais agudo. As duas últimas cristas apresentam extremidades mais arredondadas.

Os exemplares UFMA 1.40.057, UFMA 1.40.483 e UFMA 1.40.038 (Figuras 33 G, F e A, respectivamente) apresentam região mais espessa da placa dentária próxima ao bordo lingual. Em UFMA 1.40.396 esta região mais espessa é no centro da placa.

As placas dentárias referentes ao Morfótipo D são robustas e apresentam grande espessura em relação aos demais morfótipos descritos anteriormente. Algumas destas placas apresentam dimensões consideráveis.

Placas dentárias referentes a este morfótipo foram comparadas com espécimens da Coleção Paleontológica do Museu de História Natural de Paris, classificadas como *Protopterus humei*. As placas dentárias tombadas do MHNP mostram de quatro a cinco

cristas bem definidas, sendo a primeira não necessariamente a maior. A espessura da placa diminui em direção à margem labial, onde mostra uma tênue concavidade. A superfície destas placas dentárias mostra pontuações bem definidas na superfície oclusal (Toledo et al., 2005b).

Algumas destas placas dentárias apresentam grande similaridade com aquelas de *Ceratodus humei*, descrito por Tabaste (1963). Este táxon foi inicialmente descrito por Priem (1914), para depósitos cretácicos do Norte da África (Egito). Martin (1984b) reposicionou este táxon ao gênero *Protopterus*, pertencente à Família Lepidosirenidae.

O gênero *Protopterus*, segundo Churcher & De Iuliis (2004) é caracterizado por poucas, geralmente três ou quatro denticulações, e grande penetração dos sulcos nas placas dentárias, o que resulta em cristas altas e bem definidas. Estas características não são apresentadas para o material de *Ceratodus humei*.

Uma revisão de *Ceratodus humei* é apresentada por Churcher & De Iuliis (2004), mantendo os “status” genérico e familiar original para *C. humei*. Segundo estes autores há controvérsias na classificação de placas dentárias referentes a este táxon, sendo encontradas duas formas principais. A primeira corresponde à descrição original de Priem (1914) e a segunda é observada em outros trabalhos como Tabaste (1963) e Martin (1984b) (ver figuras 10e, 10f, 11c, 11d). Este segundo grupo apresenta placas relativamente robustas, quatro cristas relativamente suaves, embora uma quinta crista possa ocorrer ocasionalmente. Placas dentárias superiores são extensas bucolingualmente. As placas referentes ao Morfótipo D seriam, portanto classificadas neste segundo grupo.

Ceratodus humei é registrado, até o momento, somente no continente africano, e a idade dos depósitos egípcios, onde os primeiros espécimes foram encontrados é Campaniano.

Caso se confirme a presença desta espécie para o depósito analisado, esta se tornaria à evidência mais antiga de *Ceratodus humei*, e a primeira ocorrência para a América do Sul.

Em função das controvérsias descritas para este táxon, seu registro para a Laje do Coringa ainda é inconclusivo. Faz-se necessária uma revisão a nível genérico e específico.

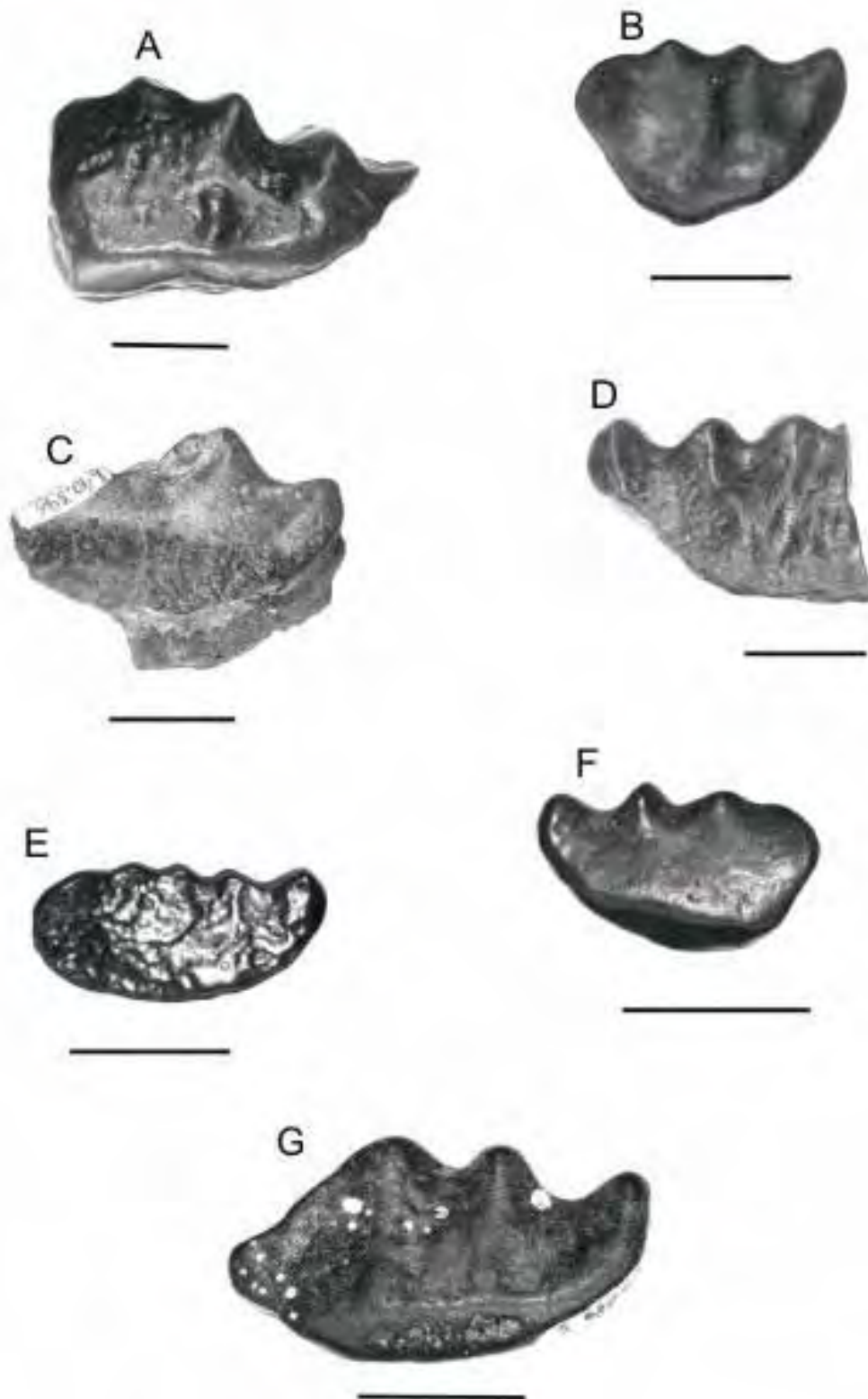


Figura 32- Perfil oclusal de algumas das placas dentárias referentes ao Morfótipo D. A (UFMA 1.40.038), B (UFMA 1.40.392), C (UFMA 1.40.396), D (UFMA 1.40.201), E (UFMA 1.40.080), F (UFMA 1.40.483) e G (UFMA 1.40.057). Escala = 3 cm.

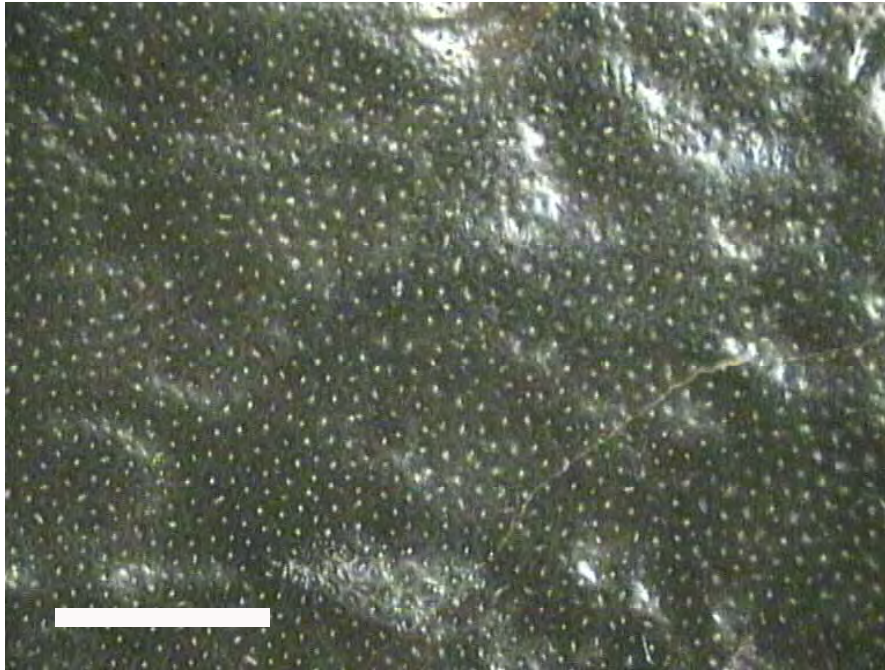


Figura 33- Detalhe da superfície oclusal da placa dentária UFMA 1.40.080.

8.2- Histologia

Ceratodus africanus

Esta espécie se caracteriza por canais pulpares paralelos, contendo canalículos que saem da dentina, mas não avançam sobre a petrodentina (Figuras 34 e 35). Esta apresenta birrefringência baixa (Figura 36), com cores de primeira ordem que variam do cinza ao amarelo pálido, com pleocroísmo fraco e textura fibrosa. Apresenta-se na forma de fibras radiais que crescem a partir da dentina.

O pacote de fibras apresenta em média 0,17mm de comprimento, o diâmetro dos canais pulpares é aproximadamente 0,06mm, a espessura da dentina é 0,11mm.

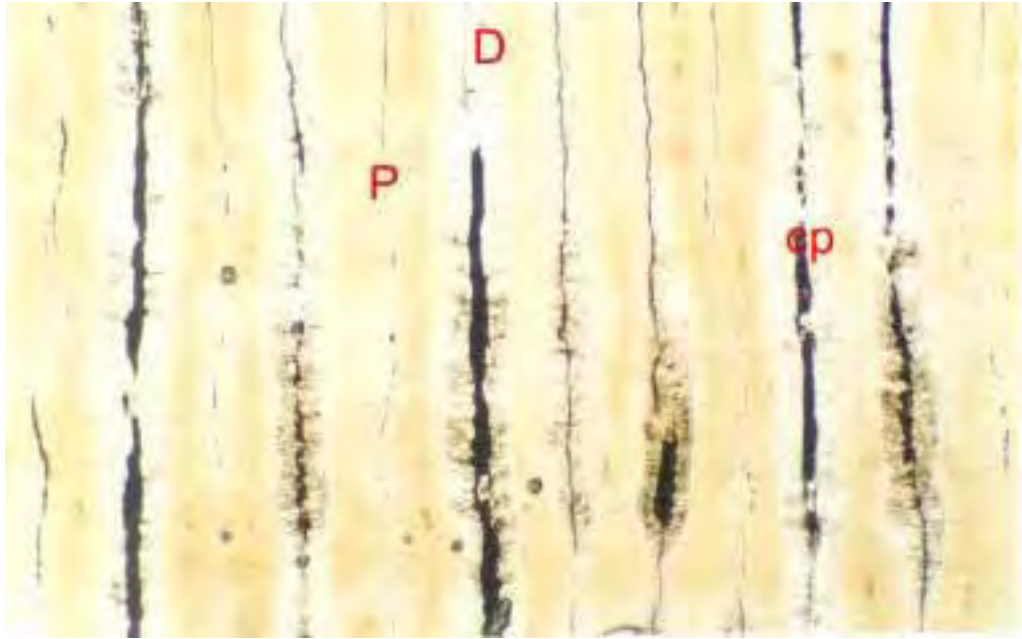


Figura 34- Vista geral mostrando a distribuição paralela dos canais pulpares (cp) em *Ceratodus africanus*. Aumento de 25 x. Nicóis paralelos (Foto: C. E. V. Toledo).

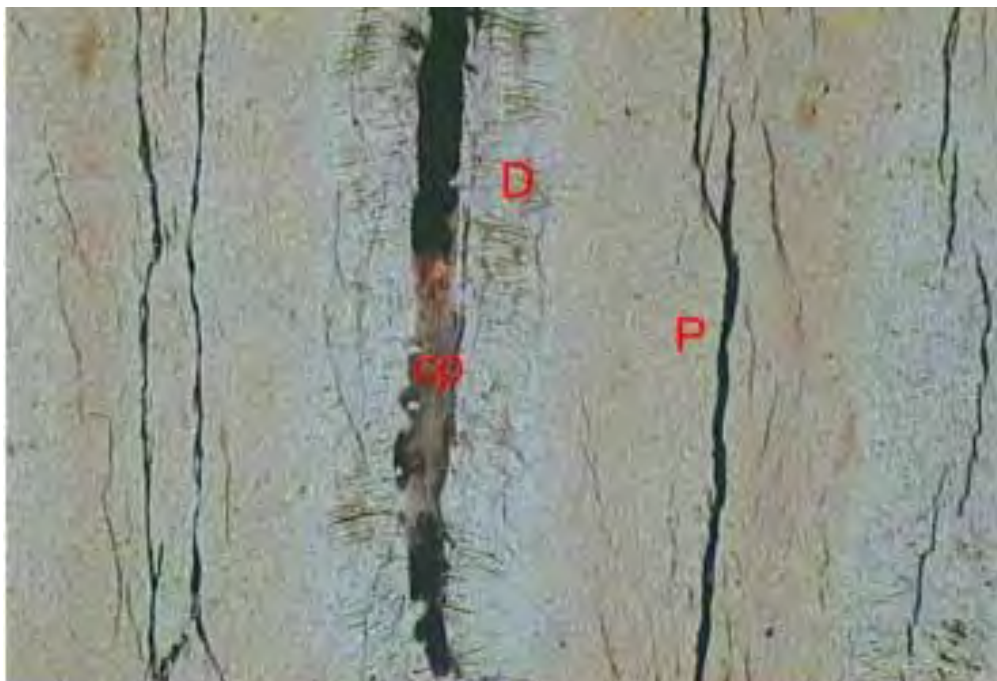


Figura 35- Detalhe da Figura 35 mostrando canal pulpar (cp), com avanço dos canalículos sobre a dentina (D). Aumento de 50 x. Nicóis paralelos.

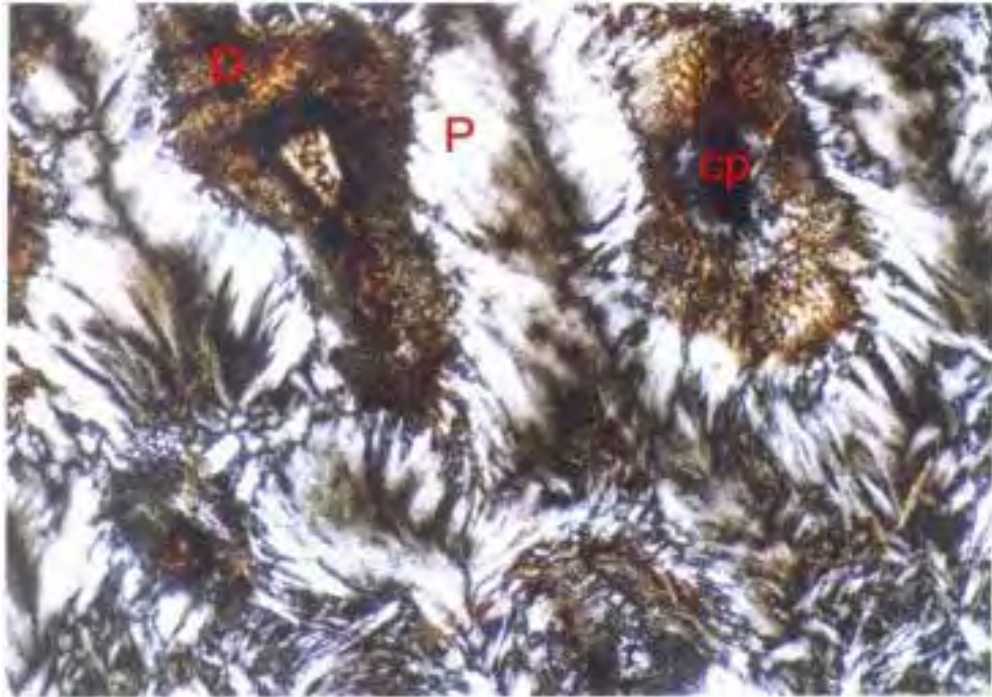


Figura 36- Detalhe da petrodentina (P), mostrando sua textura fibrosa e a textura granular da dentina (D) e o preenchimento dos canais pulpar (cp). Aumento de 100 x. Nicóis cruzados (Foto: C. E. V. Toledo).

Morfótipos A e B

As lâminas observadas para estes morfótipos apresentam a mesma distribuição irregular dos tecidos dentais (Figura 37). A petrodentina acha-se concentrada em segmentos da placa, nos quais ocorrem canais pulpares, cuja concentração de dentina, ao seu redor, é maior quando comparada aos canais localizados sobre os segmentos. Entre os canais, cuja espessura da dentina é maior, é possível visualizar resquícios de petrodentina e aparentes fragmentos ósseos. Em maior detalhe é possível observar que existe uma transição entre as concentrações de dentina e petrodentina em torno dos canais (Figura 38).

Os canais pulpares e canalículos do morfótipo A são preenchidos por goetita/hematita, que ocorrem ao redor na dentina, avançando até a petrodentina (Figura 39). Os canalículos medem aproximadamente 0,2mm de comprimento e apresentam muitas ramificações.

No morfótipo B o pacote de fibras da petrodentina apresenta, em média, 0,22 mm de comprimento, e o diâmetro dos canais pulpares variam entre 0,08mm a 0,06mm (Figuras 40, 41 e 42).

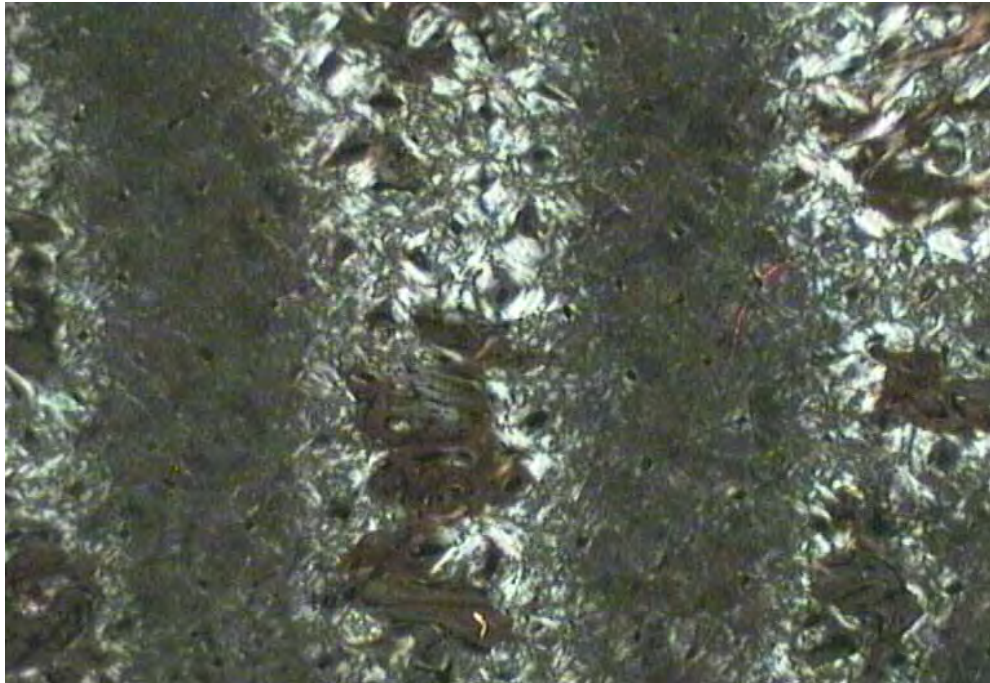


Figura 37- Tecido dental do morfótipo A, com distribuição irregular da dentina e petrodentina, em torno dos canais pulpares. Aumento de 50 x. Nicois cruzados.

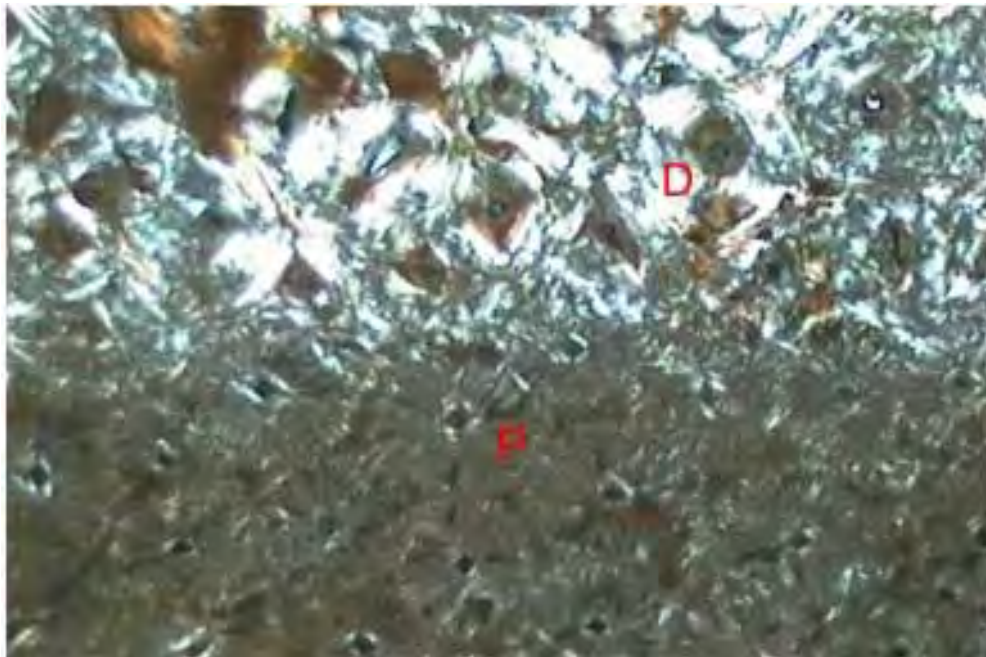


Figura 38- Detalhe do tecido dental do morfótipo A, com distribuição irregular da petrodentia (P) e dentina (D) em torno dos canais pulpares. Aumento de 50 x. Nícois cruzados.

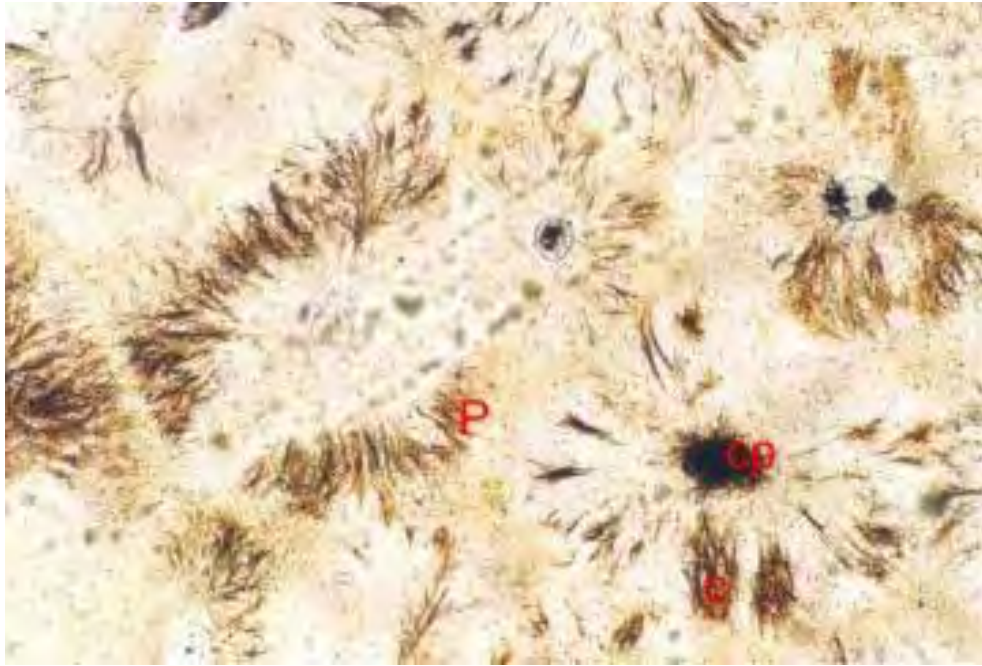


Figura 39- Corte transversal de tecido dental do morfótipo A, mostrando canaliculos (c) totalmente preenchidos por goethita/hematita e avançando até a petrodentina (P). Aumento 100 x. Nicóis paralelos (Foto: C. E. V. Toledo).

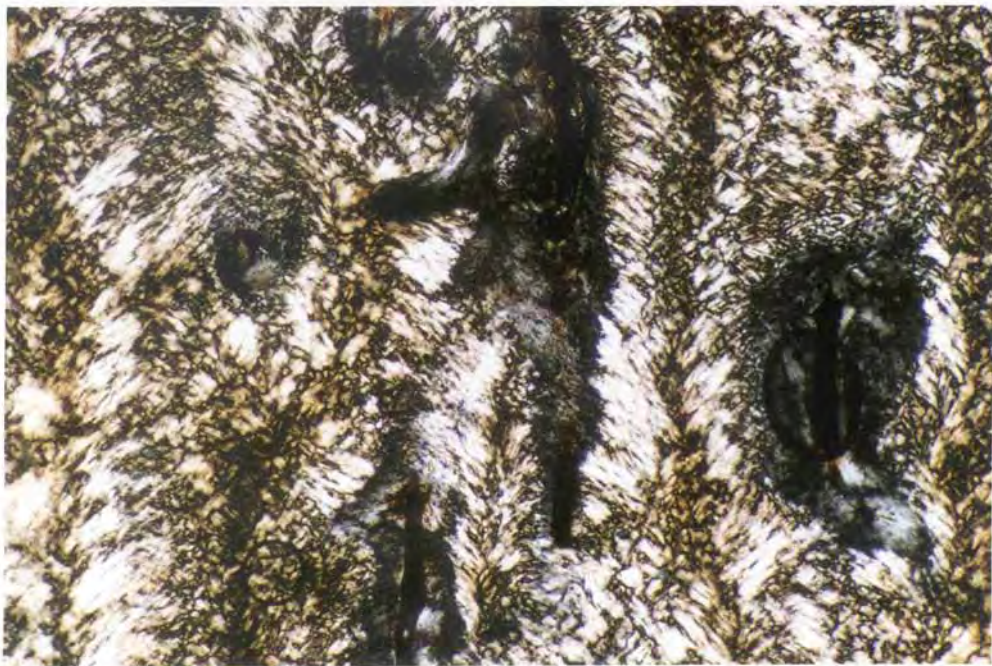


Figura 40- Tecido dental do morfótipo B, com corte transversal, mostrando detalhes de textura fibrosa da petrodentina e textura granular da dentina. Aumento 50 x. Nicóis cruzados (Foto: C. E. V. Toledo).

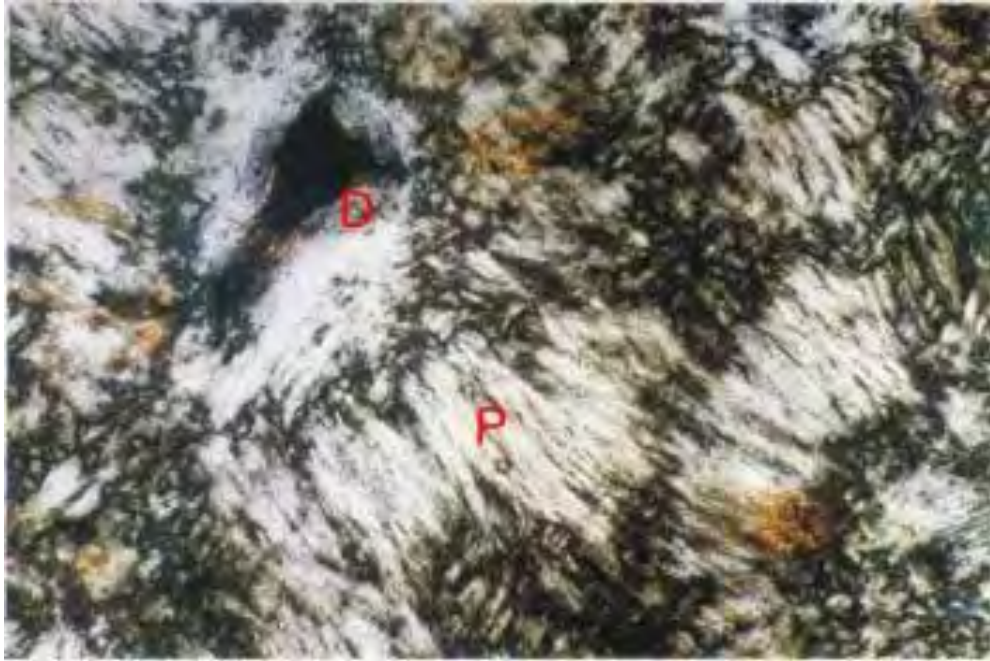


Figura 41- Detalhes da textura fibrosa da petrodentina (P) e textura granular da dentina (D). Aumento de 100 x. Nicóis cruzados (Foto: C. E. V. Toledo).



Figura 42- Tecido dental do morfótipo B, com dentina circundando o canal pulpar e a petrodentina ao redor da dentina. Aumento de 100 x. Nicóis cruzados.

Morfótipo D

Neste morfótipo o diâmetro dos canais pulpares varia de 0,9mm a 0,16mm e a espessura da dentina varia de 0,03mm a 0,12mm. Estes são totalmente preenchidos por goethita/hematita. É possível observar a disposição paralela dos canais pulpares (Figuras 43 e 44).

A distribuição dos tecidos dentais, dentina e petrodentina, para este morfótipo é regular por toda a extensão da placa dentária.

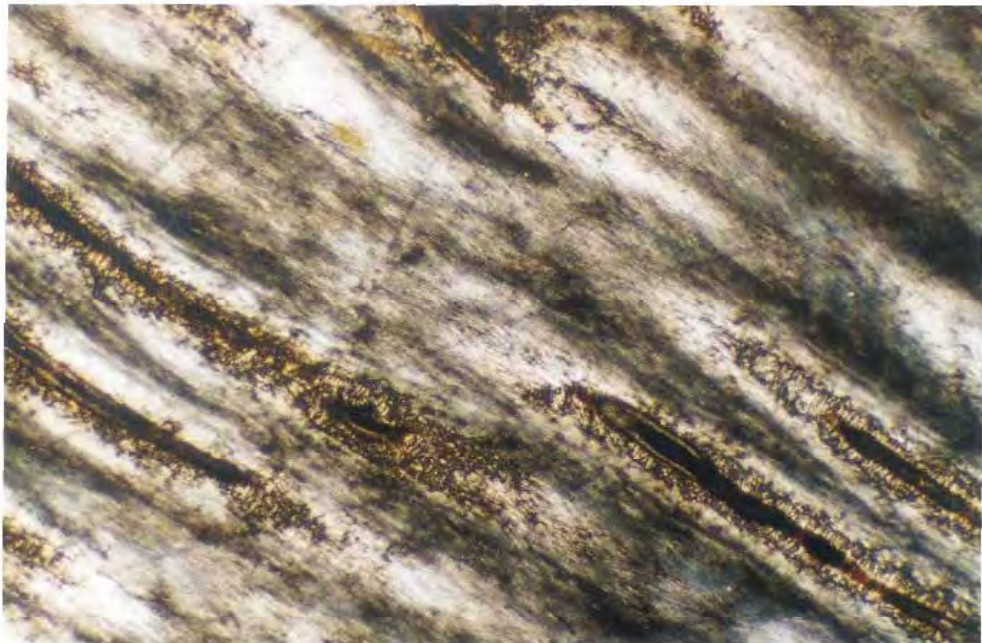


Figura 43- Vista geral, em corte longitudinal de tecido dental do morfótipo D, mostrando textura fibrosa da petrodentina, a textura granular da dentina e organização paralela dos canais pulpares. Aumento 25 x. Nicóis cruzados (Foto: C. E. V. Toledo).

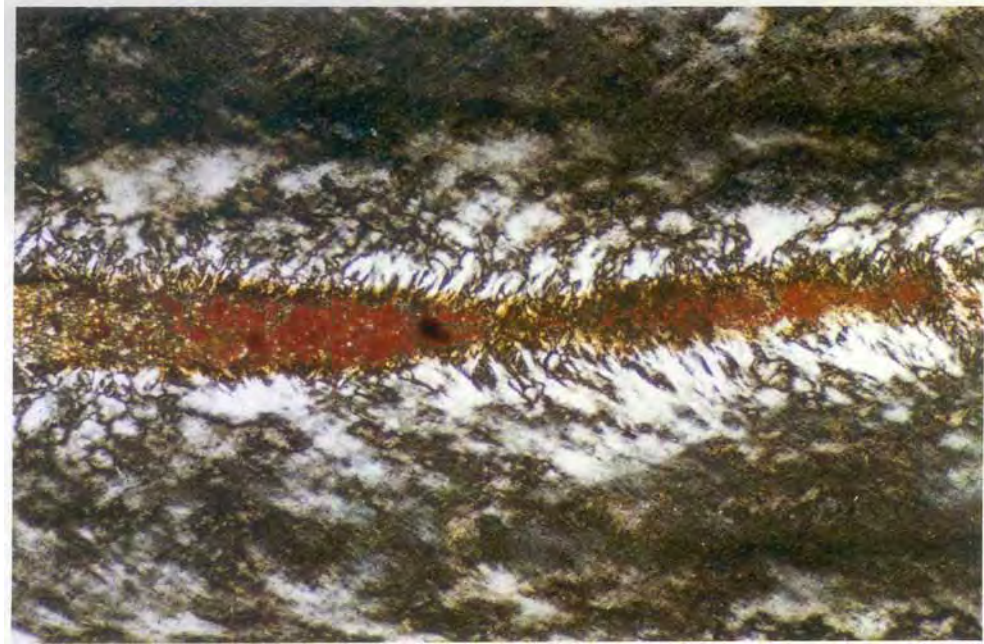


Figura 44- Detalhe da petrodentina do morfótipo D, mostrando o crescimento das fibras a partir da dentina e canal vascular pulpar preenchido por hematita/goetita. Aumento 100 x. Nicóis cruzados (Foto: C. E. V. Toledo).

Análise com Difração de Raios X, apresentada por Toledo et al. (2003), mostrou que as placas dentárias da Laje do Coringa apresentam estrutura cristalina, correspondente a flúor apatita $[Ca_5F(PO_4)_3]$, que se mostra como “massa” criptocristalina, com propriedades ópticas muito semelhantes a este mineral.

Informações sobre o desenvolvimento e a ultraestrutura, dos tecidos dentários de placas dentárias são escassos dificultando relacioná-los com os diferentes grupos de vertebrados (Lund et al., 1992).

As placas dentárias provenientes da Laje do Coringa mostram dois tecidos dentários, consistindo em dentina nas lâminas analisadas para as placas dentárias provenientes da Laje do Coringa, dentina e um tecido hipermineralizado conhecido como petrodentina, respectivamente dentina circudenteonal e dentina interdenteonal, *sensu* Kemp (2001). O último é o componente principal em todos os morfótipos analisados.

Não são observadas variações entre as propriedades ópticas destes dois tecidos.

A petrodentina mostra fibras radiais que crescem a partir dos canais pulpares, apresentando extinção paralela e alongação negativa. Ocorre crescimento concêntrico de dentina em torno dos canais pulpares. Este tecido apresenta textura granular e localmente

apresenta maior cristalinidade e relevo mais alto, implicando maior birrefringência. Há uma gradação entre dentina e petrodentina, visivelmente observada pela diferença de cristalinidade e pela textura, de granular passando a fibrosa (Toledo et al., 2003).

A análise histológica permitiu a observação de um mesmo padrão de disposição e composição dos tecidos dentários para todos os morfótipos analisados, assim como a disposição paralela dos canais pulpares. Este último caracter é típico dos Ceratodontidae e Neoceratodontidae (Smith, 1984; Toledo, 2001).

Os tecidos dentários dos morfótipos A e B apresentam diferenças em relação à distribuição da dentina, com maior espessura em torno dos canais pulpares em alguns pontos das placas dentárias. Esta característica também deve se estender às placas dentárias classificadas como Morfótipo C. Estas alterações na proporção dos tecidos dentários ao longo da superfície de trituração das placas dentárias dos morfótipos A, B, e C, ajuda a formar uma superfície variável sobre estas, em função do desgaste mais pronunciado de dentina em relação à petrodentina (tecido hipermineralizado, portanto mais resistente). Isto se deve aos diversos processos abrasivos a que as placas dentárias estariam sujeitas.

Kemp (2001) descreve a superfície oclusal variável encontrada para o gênero *Ceratodus*, como consequência das proporções de dentina indertendeonal e circundenteonal no corpo da placa dentária. Segundo a autora, em *Ceratodus pectinatus* os vales entre as cristas são compostos inteiramente de dentina circundenteonal (dentina *sensu* Smith, 1984).

Smith (1984) observou que *Protopterus aethiopicus* e *Lepidosiren paradoxa* apresentam canais pulpares com disposição ramificada e colunas de petrodentina dispostas ao longo do eixo de cada crista, sendo esta uma característica da Família Lepidosirenidae. Este padrão também foi observado para as placas dentárias tricuspidadas da Formação Corumbataí (Toledo, 2001).

Placas dentárias do Morfótipo D apresentam distribuição de tecidos e canais pulpares característicos da família Ceratodontidae. Os táxons da Formação Alcântara mostram a distribuição da petrodentina por toda a placa dentária. Estes dados reforçam a necessidade de revisão para o táxon *Ceratodus* (*Protopterus* ?) *humei*.

Em todas as placas dentárias analisadas, exceto para o Morfótipo D, os canalículos saem do canal pulpar, atravessam a dentina e penetram na petrodentina, como observado por Smith (1984) para as placas de *Ceratodus madagascariensis* e Toledo (2001) para as placas dentárias referentes a Ceratodontidae. As lâminas aqui apresentadas, para *C. africanus*, também não apresentam canalículos penetrando a petrodentina, contudo esta característica foi visualizada em outros cortes para placas desta espécie.

Em algumas lâminas analisadas foram observados parte de material ósseo associado aos tecidos dentários. Segundo Kemp (2001) os táxons vivos incluem algum osso trabecular em placas dentárias, encravado na dentina em torno das margens, e isto pode ser visto em material fóssil bem preservado.

Em várias lâminas foi observado o preenchimento dos canais pulpares por hematita e/ou goetita. Esta última foi o mineral mais importante no processo diagenético da Laje do Coringa (Medeiros, 2001).

8.3- Paleobiologia

Para registros de Dipnoiformes no Brasil, a variação morfológica apresentada para as placas dentárias da Laje do Coringa é menor apenas quando comparada àquela observada por Toledo (2001) para o Estado de São Paulo, na Formação Corumbataí.

A diferença dos morfótipos encontrados para o meso-Crétáceo maranhense, em relação ao registro no resto do País, também é significativa. Na Formação Alcântara, o número de cristas é maior do que nos demais Dipnoiformes registrados no país, além do tamanho avantajado das placas dentárias. Se comparadas com representantes atuais, provavelmente alguns dos morfótipos de pulmonados do Crétáceo maranhense poderiam ultrapassar dois metros de comprimento. *N. forsteri* da Austrália pode atingir pouco mais de um metro aproximadamente em comprimento e um indivíduo adulto apresenta placas dentárias com cerca de três a quatro centímetros (Kodera, 1992; Kemp, 1997a). Para a Laje do Coringa há registros de peixes de grande porte, como *Mawsonia* e *Lepidotes* (Medeiros, 2001). Estes gêneros, em geral, são associados a paleoambientes de origem continental (Maffizzone, 2000).

Apesar de parte do material analisado não se encaixar nos limites de variação encontrados em outros táxons, o que dificulta uma análise conclusiva, a variedade morfológica para os Dipnoiformes da Laje do Coringa inclui:

- formas semelhantes ou próximas a táxons descritos para o Norte da África,
- uma provável ocorrência de um táxon descrito anteriormente para a América do Sul e
- espécimes aparentemente endêmicos para o Nordeste brasileiro.

A variação apresentada, entre os morfótipos A, B e C, pode ser atribuída à diversidade intra-específica, a espécies distintas que podem ter sido contemporâneas, ou a variação temporal (“time-averaging”). Segundo Medeiros (2001) a assembléia representada na Laje do

Coringa é formada por elementos que representam tempos diferentes, mas no âmbito de um intervalo onde uma mesma paleocomunidade habitou a região (“time-averaging” insignificante).

A descontinuidade dos caracteres observados nos morfótipos aqui descritos, com exceção de *Ceratodus africanus* e *Asiatoceratodus*, fala a favor de uma variação ao nível de espécie.

Dipnoiformes atuais apresentam habito onívoro. *Neoceratodus forsteri* alimenta-se de uma extensa variedade de plantas e animais, alterando sua dieta ao longo do seu desenvolvimento (Kemp & Molnar, 1981). O pulmonado sul americano *Lepidosiren* foi observado raspando algas sobre grandes rochas (Kirkland, 1987). A variabilidade morfológica apresentada pelas placas dentárias descritas (superfície oclusal plana, cristas suaves, cristas mais cortantes) poderia sugerir animais com dietas divergentes e hábitos alimentares não conflitantes (Churcher & De Iuliis, 2004). As diferentes espécies poderiam ocupar nichos alimentares distintos.

O material fóssil, encontrado associado às placas dentárias provenientes da Laje do Coringa, é usualmente de origem continental (troncos vegetais e fragmentos ósseos e dentes de dinossauros), com ocorrências de representantes marinhos (Pycnodontiformes). Esta mistura de fósseis, provenientes de diferentes paleoambientes, em virtude do retrabalhamento que originou a Laje do Coringa, dificulta uma conclusão a respeito do ambiente original em que estes Dipnoiformes viviam. Tentativamente poderiam ser associados a paleoambientes transicionais, pois muitos dos exemplares observados ainda preservam ossos mandibulares fixos, o que indicaria pouco ou nenhum transporte pré deposicional (Toledo et al., 2003).

Apesar das formas atuais serem exclusivas de ambientes continentais, existem registros de Ceratodontidae para depósitos indubitavelmente marinhos (Tabaste, 1963; Martin, 1984a; Schultze, 1991). Martin (1984a) descreve *Ceratodus africanus* como provavelmente eurialino.

Os Asiatoceratodontidae são encontrados em ambientes de transição ou de águas continentais (Dutra & Malabarba, 2001).

A presença de grandes tetrápodos presente no registro fossilífero da Ilha do Cajual, e imediações, indicam que a fauna que habitou o Norte-Nordeste brasileiro, durante o meso-Cretáceo, é muito similar àquela africana, de mesma idade. A composição faunística apresentada neste afloramento inclui aproximadamente oito diferentes grupos de peixes, testudinos, crocodilomorfos, dinossauros teropodomorfianos e sauropodianos (Cunha & Ferreira 1979; 1980; Medeiros & Vilas Boas, 1999; Medeiros, 2001; Dutra & Malabarba,

2001; Medeiros & Schultz 2001, 2002; Castro et al., 2003; Pereira & Medeiros, 2003; Marques da Silva & Medeiros, 2003).

Placas dentárias do Norte africano são encontradas associadas a assembléias semelhantes. Na Formação Quseir (Egito) a fauna associada sugere não somente um ambiente subaéreo, habitado por testudinos terrestres e grandes dinossauros carnívoros e herbívoros, como também um paleoambiente mais salobro, habitado por peixes dipnoiformes, testudinos aquáticos e crocodilomorfos de focinho curto e longo, com componentes marinhos de grandes seláquios, rajiformes e amniotas marinhos (Churcher, 1995).

Dipnoiformes australianos também são encontrados associados a registros de seláquios, plesiosauros e dinossauros (Kemp, 1991).

Os depósitos do Aptiano superior de Gadoufaoua (Níger) apresentam muitas placas dentárias de *Asiatoceratodus tiguidiensis* e *Ceratodus africanus*, associados a uma fauna diversificada de peixes, testudinos, crocodilomorfos e grandes tetrápodos (Martin, 1981).

8.4- Inferências paleobiogeográficas

A fauna de Dipnoiformes da Laje do Coringa fornece novos dados sobre as ligações entre África e América do Sul, corroborando os demais registros conhecidos para outros grupos de vertebrados, identificados neste afloramento.

Faunas similares aos dois continentes representam uma herança do Gondwana. É provável que comunicações continentais tenham ocorrido entre o Nordeste da América do Sul e o Noroeste da África, mantendo o fluxo faunístico e adiando um maior grau de diferenciação nas populações dos dois lados do Oceano Atlântico. Somente no Eocenomaniano houve uma barreira significativa entre os dois continentes e, portanto, um certo grau de diferenciação morfo-anatômica entre as espécies que formavam as comunidades africana e sul-americana (Medeiros, 2001).

Segundo Schultze (1991), a tolerância marinha apresentada por alguns Ceratodontidae, exclui a necessidade de conexões durante o Cretáceo, para permitir a dispersão deste grupo.

As informações conflitantes a respeito do táxon *Ceratodus (Protopterus?) humei* não permitem maiores inferências sobre a ocorrência de um representante Lepidosirenidae para os depósitos da Formação Alcântara. O registro das atuais espécies viventes, pertencentes a esta família na África e América do Sul, respectivamente *Protopterus* e *Lepidosiren*, é

freqüentemente utilizado para sustentar uma relativa recente separação entre dois gêneros e, portanto continentes (Schultze, 1991).

Alguns gêneros descritos, por exemplo *Araripichthys* para a Bacia do Araripe, foram recentemente também encontrados no Aptiano/Albiano inferior de Venezuela e Aptiano de Colômbia (Moody & Maisey, 1994). Segundo López-Arbarello (2004), estes novos dados podem indicar trocas faunísticas entre a margem Noroeste de América do Sul e o sistema de bacias rift do Gondwana Ocidental, durante o Eo/Mesocretáceo e, portanto, sugerir uma abertura marinha conectando estas áreas.

Placas dentárias do Paleoceno da Bolívia foram registradas para sedimentos de origem continental da Formação Santa Lucía (Schultze, 1991). As características de deposição do afloramento analisado fornecem dados inconclusivos para analisar as correlações entre as placas do Cretáceo médio do Nordeste do Brasil.

CONCLUSÕES

1- A grande variabilidade morfológica das placas dentárias, coletadas na Laje do Coringa, representa a maior para o Cretáceo do Brasil, no mínimo seis táxons diferentes ocorrendo nesta paleocomunidade.

2- Três destes táxons são conhecidos para o mesmo período (meso-Cretáceo) do Norte africano, evidenciando a recente ligação entre África e América do Sul, corroborada pela peleofauna de grandes vertebrados.

3- Um dos táxons analisados é similar a um Ceratodontidae de afinidade taxonômica ainda indeterminada, registrado para os depósitos do Paleoceno da Bolívia (Formação Santa Lúcia).

4- Outros espécimens, morfológicamente distintos, corroboram a grande variabilidade morfológica apresentada para os Dipnoiformes deste afloramento. Alguns destes morfótipos não foram encontrados na literatura, podendo ser táxons novos e talvez endêmicos para esta região.

5- As condições em que se formou o depósito da Laje do Coringa, sob forte retrabalhamento e transporte, não permite uma avaliação mais detalhada sobre o paleoambiente original deste grupo de peixes. A paleoictiofauna identificada apresenta uma mistura de elementos continentais (*Mawsonia*, *Lepidotes*) e marinhos (*Picnodontiformes*).

6- O grande tamanho apresentado pelas placas dentárias analisadas indica que a fauna de Dipnoiformes da Laje do Coringa era composta por peixes de grande porte.

REFÊRENCIAS BIBLIOGRAFICAS

AGASSIZ, L. Recherches sur les poissons fossiles. **Neuchâtel et Soleure**, Petitpierre, v. 2, n. 2, p. 73-336. 1844.

AGUIAR, G. A. Revisão geológica da Bacia Paleozóica do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 25., 1971, São Paulo. **Anais...** São Paulo: SBG, 1971. V. 1, p. 113-122.

ANTUNES, M. T. et al. Triassic fishes from the Cassange depression (R. P.de Angola). **Ciências da Terra**, Lisboa, p. 1-64. 1990.

AMEGHINO, F. Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. In: CENSO NACIONAL DE LA REPÚBLICA ARGENTINA, 2., 1899, La Plata. **Suplemento...** La Plata: 1899, p. 1-13.

_____, F. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire du Patagonie, avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'Ancien continent. **Anales del Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires**, Buenos Aires, v. 15, n. 8, p. 1-568, 1906.

ARAMBOURG, C.; JOLEAUD, L. Vertébrés fossiles du Bassin du Niger. **Bulletin de la Service des Mines (Gouvernement Général de l'Afrique Occidentale Française)**, Dakar, V. 7, p. 27-84, 1943.

ARANHA, L. G. et al. Origem e evolução das bacias de Bragança-Viseu, São Luís e Ilha Nova. In: GABAGLIA, G. P. R.; MILANI, E. J. (Ed.). **Origem e Evolução de Bacias Sedimentares**. Rio de Janeiro: Petrobrás, 1990. p. 221-233.

ARRATIA, G.; CIONE, A. L. The record of fossil fishes of Southern South America. **Munchner Geowiss**, Munchen. v. 30 (A), p. 9-72, 1996.

AZEVEDO, R. P. **Tectonic evolution of Brazilian Equatorial continental margin basins.** 1991. 412f. Tese (Doutorado em Geociências)-Royal School of Mines Imperial College, London, 1991.

BATISTA, A. M. **Caracterização paleoambiental dos sedimentos Codó-Grajaú, Bacia de São Luís (MA).** 1992. 102f. Dissertação (Mestrado em Geociências)-Universidade Federal do Pará, Belém, 1992.

BERTINI, R. J. et al. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Baurú Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Paleontologie Abhandlungen**, Stuttgart, v. 188, n. 1, p. 71-101, 1993.

BENTON, M. J. **Vertebrate Paleontology.** London: Chapman & Hall, 1997, 452p.

BORGES, M. S. et al. Instalação e inversão da Bacia do Capim. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE ESTUDOS TECTÔNICOS, 6., 1997, Perinópolis. **Resumos Expandidos...** Perinópolis: Sociedade Brasileira de Geologia, 1997. p. 134-135.

BROOM, R. The fossil fishes of the Upper Karoo beds of South Africa. **Annals South African Museum**, Cape Town, v. 7, p. 251-269, 1908.

CAMPBELL, D. F.; ALMEIDA, L. A.; SILVA, S. O. Relatório preliminar sobre a Geologia do Maranhão. **Boletim Conselho Nacional Petróleo**, Rio de Janeiro, v. 1, p. 32-33. 1949.

CAMPBELL, K. S. W; BARWICK, R. E. The early evolution of dipnoan dentition and a new genus *Speonesydrium*. **Memoires Association Australasian Palaeontologists**, v. 1, p. 17-49, 1983.

CARVALHO, I. S. *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior - Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 3, p. 331-346, 1994a.

CARVALHO, I. S. As pistas de dinossauros da Ponta da Guia (Bacia de São Luís, Cretáceo Superior-Maranhão, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 67, p. 413-431, 1994b.

_____, I. S. Pegadas de dinossauros em depósitos estuarinos (Cenomaniano) da Bacia de São Luís (MA), Brasil. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Ed). **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001, p. 245-264.(Friedrich Katzer).

_____, I. S.; GONÇALVES, R. A. Pegadas de dinossauros neocretáceas da Formação Itapecuru, Bacia de São Luís (Maranhão, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 66, p. 279-292, 1994.

_____, I. S.; VILAS BÔAS, I. C. C.; BERGQUIST, L. P. Plesiosauros da região Equatorial brasileira-Bacia de São Luís (Cretáceo Superior), Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., 1997, São Pedro. **Resumos...** São Pedro: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1997. p.93.

_____, I. S.; AVILA, L. S.; SALGADO, L. *Amazonsaurus maranhensis* gen. et sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. **Cretaceous Research**, London, v. 24, p. 697-713, 2003.

CARVALHO, M. S. S. Primeira ocorrência de picnodontídeos (Pisces) na Formação Itapecuru, Cretáceo Inferior do Parnaíba, Estado do Maranhão, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., 1997, São Pedro. **Anais...** São Pedro: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1997. p.79.

_____, M. S. S.; SILVA, V. G. Ocorrência de escamas de *Lepidotus* (Pices) na Formação Itapecuru, Cretáceo Superior da Bacia de São Luís, Estado do Maranhão, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 64, p. 419, 1992.

CARVALHO, M. S. S.; MAISEY, J. G. Ocorrência de peixes celacantídeos no Cretáceo Inferior da Bacia do Parnaíba, Estado do Maranhão, Brasil. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA*, 16., 1999, Crato. **Resumos...** Crato: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1999, p. 35.

CASTRO, D. F. et al. Ocorrência de *Asiatoceratodus* (= *Arganodus*) no Cenomaniano do Estado do Maranhão. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA*, 18., 2003, Brasília. **Boletim de Resumos...** Brasília: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2003, p. 98-99.

_____, D. F.; TOLEDO, C. E. V.; SOUSA, E. P.; MEDEIROS, M. A. Nova ocorrência de *Asiatoceratodus* (Osteichthyes, Dipnoiformes) na Formação Alcântara, eo-Cenomaniano da Bacia de São Luís, MA, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 7, n. 2, p. 245-248, 2004.

CIONE, A. L. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. **Revista Museo Argentino Ciencias Naturales**, Buenos Aires, v. 3, n. 3, p. 111-120, 1987.

_____, A. L.; LAFFITE, G. El primer siluriforme (Osteichthyes, Ostariophysi) del Cretácico de Patagonia. Consideraciones sobre el área de diferenciación de los siluriformes. Aspectos geogeográficos. *In: CONGRESO ARGENTINO PALEONTOLOGIA BIOESTRATIGRAFIA Y CONGRESO LATINO-AMERICANO PALEONTOLOGIA*, 2., 1980, Buenos Aires. **Actas...** Buenos Aires: 1980. v. 2, p. 35-46.

CHURCHER, C. S. Giant Cretaceous lungfish *Neoceratodus tuberculatus* from a deltaic environment in the Quseir (= Baris) Formation of Kharga Oasis; Western Desert of Egypt. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 15, n. 4, p. 845-849. 1995.

_____, C. S.; DE IULIIS, G. A new species of *Protopterus* and a revision of *Ceratodus humei* (Dipnoi: Ceratodontiformes) from the Late Cretaceous Mut Formation of Eastern Dakhleh Oasis, Western desert of Egypt. **Paleontology**, Londres, v. 44, n. 2, p. 305-323. 2001.

CLOUTIER, R.; AHLBERG, P. E. Morphology, characters, and the interrelationships of basal sarcopterygians. 445-479. In: STIASSNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON, G. D. (Ed). **Interrelationships of Fishes**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 445-496.

CORRÊA-MARTINS, F. J. **Levantamento de aspectos geológicos da parte Setentrional da Ilha de São Luís e áreas adjacentes**. 1996. 98f. Dissertação (Mestrado em Geociências)-Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1996.

_____, F. J. A Laje do Coringa: um “bone-bed” da Formação Itapecuru (Cretáceo Superior da Bacia de São Luís-MA). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 69, n. 3, p. 436-437, 1997.

CUNHA, M. F. B. **Fotointerpretação de aspectos geológicos da parte Setentrional da Ilha de São Luís e áreas adjacentes**. 1968. 98f. Dissertação (Mestrado em Geociências)-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1968.

CUNHA, F. L. S.; FERREIRA, C. S. Sur l'evidence des restes de *Ceratodus africanus* Haug proviennent de gisements crétacés (Cénomaniens) de la Baía de São Marcos, MA, Brésil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 51, n. 2, p. 361-362. 1979.

_____, F. L.; FERREIRA, C. S. Um dipnói na Formação Itapecuru (Cenomaniano), Maranhão, Brasil. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 2., 1980, Buenos Aires. **Actas...** Buenos Aires: 1980. p. 1-9.

DENISON, R. H. The structure and evolution of teeth in lungfishes. **Fieldiana Geology**, Chicago, v. 33, p. 31-58. 1974.

DUTRA, M. F. A.; MALABARBA, C. S. L. Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no Estado do Maranhão, Brasil. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Ed.). **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 191-208.(Friedrich Katzer).

EUGÊNIO, W. S. **Aspectos paleontológicos do Cretáceo da Baía de São Marcos, Maranhão, Brasil**. 1994. 74f. Dissertação (Mestrado em Geociências)-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1994.

FERNANDEZ, J.; BONDESIO, P.; PASCUAL, R. Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Lumbreira (Paleogeno? Eoceno?) de Jujuy. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 10, p. 152-172, 1973.

FERNANDES, A. S.; CARVALHO, I. S. Uma provável escavação de dipnóico na Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p. 207-211. 2002.

FERREIRA, C. S. Fáunula associada aos restos de Carnosauria da Formação Itapecuru, Cretáceo do Estado do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 63, p. 431-432. 1991.

_____, C. C.; CASSAB, R. C. T. O gênero *Paranomia* Conrad, 1850 (Mollusca-Bivalvia), no Cretáceo do Brasil. Seu possível aproveitamento como fósil guia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10., 1987, Rio de Janeiro. **Anais...** Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1987. p. 471-477.

_____, C. C.; CARVALHO, I. S.; VICALVI, M. A.; SANTOS, M. E. M.; CARVALHO, M. S. S.; EUGÊNIO, W. S. Novas ocorrências de fósseis na Formação Itapecuru, Cretáceo do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 63, p. 98-99, 1991.

FERREIRA, C. S.; VICALVI, M. A.; CARVALHO, I. S. A tafocenoze da Ilha Guarapirá (Bacia de São Luís, Formação Itapecuru, Cretáceo Superior). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 67, p. 381-382. 1995.

GAYET, M.; BRITO, P. M. Ichtyofaune nouvelle du Crétacé Supérieur du Groupe Bauru (états de São Paulo et Minas Gerais, Brésil). **Geobios**, Lyon, v. 22, n. 6, p. 841-847, 1989.

GÓES, A. M. **A Formação Poti (Carbonífero Inferior) da Bacia do Parnaíba**. 1995. 171f. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar)-Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1995.

_____, A. M.; COIMBRA, A. M. As bacias sedimentares da Província Sedimentar do Meio-Norte. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 5., 1996, Belém. **Boletim de Resumos Expandidos...** Belém: Sociedade Brasileira de Geologia, 1996. p.186-187.

_____, A. M., ROSSETTI, D. F.; COIMBRA, A. M. A Bacia de Grajaú, Estado do Maranhão, Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 5., Serra Negra. **Boletim...** Serra Negra: IGCE/UNESP, 1999. p. 255-259.

_____, A. M.; ROSSETTI, D. F. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú. Meio Norte do Brasil. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Org.). **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001, p. 15-29 (Friedrich Katzer).

HOLZ, M. Sequence stratigraphy as a tool for Vertebrate Taphonomy. An example from a Late Cretaceous dinosaur taphocoenosis from São Luís Basin, Northern Brazil. In: LATIN AMERICAN CONGRESS SEDIMENTOLOGY, 3., 2003, Belém. **Abstracts...** Belém: UFPA, 2003. p. 213-214.

_____, M.; MEDEIROS, M. A.; SCHULTZE, C. L. Tafocenoses de vertebrados formando resíduos transgressivos. O exemplo do sítio fossilífero “Laje do Coringa” do Neo-Cretáceo da Bacia de São Luís do Norte do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17., 2001, Rio Branco. **Resumos...** Rio Branco: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2001. p.36.

JANVIER, P. **Early Vertebrates**. Oxford: Claredon Press, 1996. 393 p.

KEMP, A. The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* Krefft. **Zoological Journal of the Linnean Society**, Londres, v. 60, p. 223-258, 1977.

KEMP, A. A comparison of the developing dentition of *Neoceratodus forsteri* and *Callorhynchus milii*. **Proceedings of the Linnean Society of the New South Wales**, v. 107, n. 3, p. 245-262. 1984.

_____, A. Australian Mesozoic and Cenozoic lungfish. In: VICKERS-RICH, P.; MONAGHAN, J. M.; BAIRD, R. F.; RICH, T. (Org.). **Vertebrate Paleontology in Australasia**. Melbourne: Pioneer, 1991. p. 465-498.

_____, A. New cranial remains of Neoceratodonts (Osteichthyes: Dipnoi) from the Late Oligocene to Middle Miocene of Northern Australia, with comments on generic characters for Cenozoic dipnoans. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 12, n. 3, p. 284-293, 1992.

_____, A. Complex dentines in fossil lungfish tooth plates. In: RADLANSKI, R. J.; RENZ, H. (Ed.). **INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON DENTAL MORPHOLOGY**, 10., 1995, Berlin: **Proceedings...** Berlin: 1995. p.210-215.

_____, A. Triassic lungfish from Gondwana. In: ARRATIA, G; VIOHL, G. (Ed.). **Mesozoic fishes-Systematics and Paleoecology**. Eichstätt: Pfeil, 1996. p. 409-416.

_____, A. A revision of Australian Mesozoic and Cenozoic lungfish of the Family Neoceratodontidae (Osteichthyes: Dipnoi), with a description of four new species. **Journal of Paleontology**, Tulsa, v. 7, n. 4, p. 713-733, 1997a.

_____, A. Four species of *Metaceratodus* (Osteichthyes, Dipnoi, Family Ceratodontidae) from Australian Mesozoic and Cenozoic deposits. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 17, n. 1, p. 26-33. 1997b.

_____, A. Skull structure in post-paleozoic lungfish. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 18, n. 1, p. 43-63, 1998.

_____, A. Petrodentine in derived dipnoan tooth plates. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 21, n. 3, p. 422-437, 2001.

KEMP, A.; MOLNAR, R. E. *Neoceratodus forsteri* from the Lower Cretaceous of New South Wales, Australia. **Journal of Paleontology**, Tulsa, v. 55, p. 211-217, 1981.

KIRKLAND, J. I. Upper Jurassic and Cretaceous lungfish tooth plates from the Western Interior, The last dipnoan faunas of North America. **Hunteria**, Colorado, v. 2, n. 2, p. 1-16, 1987.

KLEIN, V. C.; FERREIRA, C. S. Paleontologia e Estratigrafia de uma fácies estuarina da Formação Itapecuru, Estado do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 51, n. 3, p. 523-533, 1979.

KODERA, H. **Jurassic fishes**. New Jersey: T. F. H. Publications, 1992. 175 p.

LISBOA, M. A. R. The Permian Geology of Northern Brazil. **American Journal of Science**, New Haven, v. 37, n. 221, p. 425-433, 1914.

LISON, L. Recherches sur la structure et l'histogenese des dents des poissons dipneustes. **Archives Biologie**, Paris, v. 52, p. 279-320. 1941.

LONG, J. A. Cranial ribs and the origin of dipnoan air breathing. **Memories Association Australasian Palaeontology**, v. 15, p. 199-209. 1993.

_____, J. A. **The rise of fishes**. Sydney: University of New South Wales Press, 1995. 567 p.

LÓPEZ-ARBARELLO, A. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. (Org.). **Mesozoic Fishes 3: Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity**. Serpiano: Pfeil, 2004. p. 597-624.

LUND, R.; BARTHOLOMEW, P.; KEMP, A. The composition of the dental hard tissues of fishes. In: SMITH, P.; TCHERNOV, E. **Structure, Function and Evolution of Teeth**. Tel Aviv: Freund Publishing House, 1992. p. 35-71.

MAFFIZONE, A. **Paleoictiofauna da Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior do Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil**. 2000. 149 f. Tese (Doutorado em Geociências)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2000.

MALABARBA, M. C. et al. New date on the Late Permian Vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 6, p. 49-54, 2003.

MARQUES DA SILVA, M. A.; MEDEIROS, M. A. Ocorrência de *Tribodus* no eo-Cenomaniano do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO PALEONTOLOGIA, 18, 2003, Brasília. **Resumos...** Brasília: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2003. p. 276-277.

MARSHALL, C. R. A list of Fossil and Extant Dipnoans. **Journal of Morphology (Supplement)**, London, v. 1, p. 15-23, 1986.

MARTIN, M. *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux dineustes du Trias Supérieur continental marocain. **Comptes Rendus Academie Science**, Paris, T. 289, p. 89-92, 1979.

_____, M. Revision of *Ceratodus concinnus* Plieninger. **Stuttgarter Beitrargen Naturkarde**, Stuttgart, s. B, v. 56, p. 1-15. 1980.

_____, M. Les Ceratodontiformes (Dipnoi) de Gadoufaoua (Aptien supérieur, Niger). **Bulletin Museum Naturelle Histoire Naturelle**, Paris, v. 3, p. 267-283, 1981.

_____, M. Nouvelles données sur l phylogénie et la systématique des dipneustes postpaléozoïques, conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. **Geobios**, Lion, p. 53-64, 1982a.

_____, M. Nouvelles données sur l phylogénie et la systématique des dipneustes postpaléozoïques. **Comptes Rendus de la Academie des Sciences Paris**, Paris, T. 294, p. 611-614, 1982b.

MARTIN, M. Révision des Arganodontidés et des Neoceratodontidés (Dipnoi, Ceartodontiformes) du Crétacé africain. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, v. 169, p. 225-260, 1984a.

_____, M. Deux lepidosirenidae (Dipnoi) crétacés du Sahara, *Protopterus humei* (Priem) et *Protopterus protopteroïdes* (Tabaste). **Palaontologische Zeitung**, v. 58, p. 265-277, 1984b.

_____, M. Dipnoan evolution revisited. **Mémoires Société Géologique France**, Paris, v. 150, p. 13-20, 1987.

MAURY, C. J. Fósseis terciários do Brasil com descrição de novas formas cretáceas. **Serviço Geologia Mineralogia Brasil**, Rio de Janeiro, n. 4, 750p. 1924.

MEDEIROS, M. A. **A Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Bacia de São Luís, Baía de São Marcos, MA). Conteúdo fossilífero, bioestratigrafia, diagênese e implicações na Paleobiogeografia do meso-Cretáceo do Nordeste brasileiro**. 2001. 137f. Tese (Doutorado em Geociências)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2001.

_____, M. A.; SCHULTZ, C. L. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio, Bacia de São Luís. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Ed.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 209-221.(Friedrich Katzer).

_____, M. A.; SCHULTZ, C. L. A fauna dinossauriana da Laje do Coringa, Cretáceo médio do Nordeste do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p. 155-162. 2002.

_____, M. A.; SCHULTZ, C. L. *Rayonasurus* (Sauropoda, Diplodocoidea) no meso-Cretáceo do Norte-Nordeste Brasileiro. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 7, n. 2, p. 255-279. 2004.

MEDEIROS; M.A.; VILAS BÔAS, I. A Laje do Coringa: uma paleocomunidade continental do Cenomaniano do Nordeste do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., 1999, Crato. **Resumos...** Crato: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1999. p. 70-71.

MESNER, J. C.; WOOLDRIDGE, P. Estratigrafia das bacias Paleozóica e Cretácica do Maranhão. **Boletim Técnico da PETROBRÁS**, Rio de Janeiro, v. 7, n. 2, p. 137-164, 1964.

MOODY, J. M.; MAYSEY, J. G. News Cretaceous marine vertebrate assemblage from North-Western Venezuela and their significance. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 14, n. 1, p. 1-8, 1994.

MORAIS-SANTOS, H. M. et al. Ocorrência de Pleurodira na Formação Alcântara (Albiano-Cenomaniano), Bacia de São Luís, MA. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Org.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 235-244. (Friedrich Katzer).

MURRAY, A. M. The Palaeozoic, Mesozoic and Early Cenozoic fishes of Africa. **Fish and Fisheries**, Edinburgh: Blackwell Publishing, n. 1, p.111-145, 2000.

ODSN Plate Tectonic Reconstruction Service. Ocean Drilling Stratigraphic Network established by GEOMAR, Research Center for Marine Geosciences / Kiel and the Geological Institute of the University Bremen. Disponível em <<http://www.odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html>>. Acesso em: 15 out. 2005.

OLIVEIRA, P. E. Sobre a idade do calcário de Ponta Grossa, Estado do Maranhão. **Relatório Interno DNPM**, Rio de Janeiro, 7 p. 1958. (Notas Preliminares e Estudos).

ORVIG, T. Palaeohistological notes 4. The interpretation of osteodentine, with remarks on the dentition in the Devonian dipnoan *Griphognathus*. **Zoological Scripta**, Estocolmo, v. 5, p. 79-96. 1976.

PASCUAL, R.; BONDESIO, P. Notas sobre vertebrados de la frontera Cretácica-Terciaria. III: Ceratodontidae (Pisces, Osteichthyes, Dipnoi) de la Formation Coli-Toro y de otras unidades del Cretácico Tardío de Patagonia y Sur de Mendoza. Sus implicancias paleobiogeográficas. In: CONGRESSO GEOLOGICO ARGENTINO, 6., 1975, Buenos Aires. **Actas...** Buenos Aires: 1975. v. 1, p. 565-577.

_____, E.; BARRILARI, I. M. R.; LIMA, H. P. **Estudos palinológicos dos sedimentos cretácicos da Bacia do Parnaíba**. Rio de Janeiro, 37p. 1993a. Relatório Interno Petrobrás.

_____, E. et al. **Palinomorfos da Formação Itapecuru - análise palinológica de uma amostra de superfície da Ponta do Farol, São Luís-MA**. Rio de Janeiro, 10p. 1993b. Relatório Técnico Petrobras/Cenpes.

PEYER, B. Ergebnisse der forschungsreisen Prof. E. Stromes, in der wusten Aegyotens. II. Wirbeltier reste der bararije stufe (unterste Cenoman) 6, Die *Ceratodus*. **Funde Abhande Bayer Akad, Wisen, Mathematics. Naturalen**, Munchen, V. 30, p. 1-23. 1924.

PEREIRA, A. A.; MEDEIROS, A. M. Novas ocorrências de peixes eocenomanianos do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18., 2003, Brasília. **Resumo...** Brasília: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2003. p. 221-222.

PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil**. São Paulo: T.A.Queiroz/EDUSP, 1983. v. 1, 631p.

PINTO, I. D.; ORNELLAS, L. P. New Cretaceous Hemiptera (insects) from Codó Formation, Northern Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28., 1974, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Geologia, 1974, v. 2, p. 289-304.

PRICE, L. I. **Sedimentos mesozóicos na Baía de São Marcos, Estado do Maranhão.** DNPM, Rio de Janeiro, n. 40, p. 1-9. 1947. Notas Preliminares e Estudos da Divisão de Geologia e Mineralogia.

_____, L. I. Dentes de Theropoda num testemunho de sondagem no Estado do Amazonas. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 32, p. 79-84, 1960.

PRIEM, F. Sur des vertébrés du Crétacé et de l'Éocène de l'Égypte. **Bulletin de la Société Géologique de France**, Paris, v. 4, n. 14, p. 366-382, 1914.

RAGONHA, E. W. Placas dentárias de Dipnoi no Grupo Passa Dois (P-Tr) da Bacia do Paraná. Apreciações ambientais, climáticas, cronológicas e estratigráficas. In: CONGRESSO BRASILEIRO PALEONTOLOGIA, 11., 1989, Curitiba. **Anais...** Curitiba: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1989. v. 1, p. 195-206.

REZENDE, O. M.; PAMPLONA, H. R. P. Estudo do desenvolvimento do Arco Ferrer-Urbano Santos. **Boletim Técnico Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 13, p. 5-14. 1970.

RIBEIRO, L. L.; MORAES-SANTOS, H. M.; MEDEIROS, M. A. Ocorrência de Theropoda no Grupo Itapecuru da Localidade de Coroatá, Centro-Leste do Maranhão. **Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia**, São Leopoldo, n. 44, p. 50, 2003.

RICHTER, M. First lungfish (Sarcopterygii: Dipnoi) from the Santa Maria Formation, Triassic of Rio Grande do Sul State, Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17., 2001, Rio Branco. **Resumos...** Rio Branco: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2001. p. 121.

_____, M.; LANGER, M. C. Fish remains from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of Southern Brazil. **Journal of African Earth Sciences, Special Abstract Issue Gondwana 10. Event Stratigraphy of Gondwana**, Pretoria, v. 27, p. 158-159, 1998.

RICHTER, M.; VIANA, M. S. S.; MALABARBA, M. C. S. L. Agnatos e Peixes. In: CARVALHO, I. S. (Ed.). **Paleontologia** . Rio de Janeiro: Interciência, 2004, v.1, p. 733-761.

RODRIGUES, T. L. N.; LOVATO, O. G.; CAYE, B. R. Contribuição à Estratigrafia da Folha São Luís (AS.23-Z-A)/MA. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36., 1990, Camboriú. **Anais...** Camboriú: Sociedade Brasileira de Geologia, 1990. v. 1, p. 124-135.

RODRIGUES, R. A **Geoquímica Orgânica na Bacia do Parnaíba**. 1995. 225f. Tese (Doutorado em Geociências)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1995.

ROSSETTI, D. F. Internal architecture of mixed tide-and storm-influenced deposits: an example from the Alcântara Formation, Northern Brazil. **Sedimentary Geology**, London, v. 114, p. 163-188. 1997.

_____, D. F. Facies architecture and sequential evolution of an incised-valley estuarine fill: the Cujupe Formation (Upper Cretaceous to ? Lower Tertiary), São Luís Basin, Northern Brazil. **Journal of sedimentary Research**, Colorado, v. 68, n. 2, p. 299-310, 1998.

_____, D. F. Evidência de atividade sísmica sinsedimentar em depósitos cretácicos da Bacia de São Luís-Grajaú. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Ed.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001a. p. 47-66. (Friedrich Katzer).

_____, D. F. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Ed.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001b. p. 31-46. (Friedrich Katzer).

_____, D. F. Bacia de São Luís-Grajaú. **Boletim da Fundação Paleontológica Phoenix** , Aracajú, n. 58, p 1-9. 2003.

ROSSETTI, D. F.; TOLEDO, P. M. Cenomanian paleoclimate in Northern Brazil: evidences from sedimentary fractures in the Upper Itapecuru Formation. **Anais Academia Brasileira de Ciências (Publicação Especial International Conference on Global Changes)**, Rio de Janeiro, 1996. p. 139-147.

_____, D. F.; TRUCKENBRODT, W. Revisão estratigráfica para os depósitos do Albiano-Terciário Inferior (?) na Bacia de São Luís (MA), Norte do Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, Belém, v. 9, p. 29-41. 1997.

_____, D. F.; TRUCKENBRODT, W. Nomenclatura estratigráfica de depósitos cretácicos expostos na Bacia de São Luís (MA). In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 5., 1999, Serra Negra. **Boletim de resumos...** Serra Negra: IGCE/UNESP, 1999. p. 485-490.

_____, D. F. et al. Tsunami-induced large-scale scour-and-fill structures in late Albian to Cenomanian deposits of the Grajaú Basin, Northern Brazil. **Sedimentology**, London, v. 47, p. 309-324. 2000.

_____, D. F.; GÓES, A. M.; ARAI, M. A passagem Aptiano-Albiano na Bacia do Grajaú, MA. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Ed.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 101-117. (Friedrich Katzer).

_____, D. F.; GÓES, A.M. Caracterização paleoambiental de depósitos albianos na Borda Sul da Bacia de São Luís-Grajaú. Modelo de delta fluvial influenciado por tempestade. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 33, n. 3, p. 299-312, 2003.

SCHULTZE, H.-P. Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). **Stuttgarter Beitr. Naturkenden**, Stuttgart, v. 70, s. B, p. 1-31, 1981.

SCHULTZE, H.-P. Lungfish from the El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucia (early Paleocene) formations in South-Central Bolivia. In: SUAREZ-SORUCO, R. (Org.). **Fosiles y Facies de Bolívia**, Santa Cruz, v. 12, n. 3-4, p. 441-448, 1991.

_____, H.-P. **Fossilium Catalogus: Animalia**. Amsterdam: Kugler Publications, 1992. 464p.

_____, H.-P.; CAMPBELL, K. S. W. Characterization of the Dipnoi, a monophyletic group. **Journal of Morphology**, London, v. 1, p. 25-37. 1986. (Supplement).

SIGÉ, B. Dente de micromammifères et fragments de coquilles d'oeufs de dinosauriens dans la faune de vertébrés du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes Péruviennes). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 267, p. 1495-1498, 1968.

SILVA JR., F. R.; ANDREIS, R. R. O "bone-bed" da Laje do Coringa, Ilha do Cajual, Estado do Maranhão, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., 1997, São Pedro. **Resumos Expandidos...** São Pedro: Sociedade brasileira de paleontologia, 1997. p.102.

SILVA, A. J. D. et al. Bacias sedimentares paleozóicas e meso-cenozóicas interiores. In: BIZZI, L.A. et al. (Ed.). **Geologia, tectônica e recursos minerais do Brasil**. Brasília: CPRM, 2003. p. 55-85.

SILVA SANTOS, R. *Lepidosiren megalos* n. sp. do Terciário do Estado do Acre-Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 59, p. 375-384, 1987.

_____, R. Paleictiofáunula da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil: Holocephali-Petalodontidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 62, n. 4, p. 347-355, 1990.

_____, R. Ictiofáunula da Formação Codó, Cretáceo Inferior, com Descrição de um novo táxon - *Codoichthys carnavalii* (Pisces-Teleostei). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 2, p. 131-143, 1994.

SILVA, V. G.; AZEVEDO, S. A. K. Um dipnóico da Formação Brejo Santo, Jurássico da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 64, p. 419-420, 1996.

SMITH, M. M. Structure and histogenesis of plates in *Sagenodus inaequalis* Owen considered in relation to the phylogeny of post-Devonian dipnoans. **Proceedings Royal Society**, London, v. 204, p. 15-39. 1979.

_____, M. M. Petrodentine in extant and fossil dipnoan dentitions: microstructure, histogenesis and growth. **Proceedings Linnean Society N.S.W**, London, v. 107, p. 367-407. 1984.

_____, M. M.; SANSOM, I. J. Evolutionary origins of dentine in the fossil record of early vertebrates: diversity, development and function. In: TEAFORD, M. F.; SMITH, M. M.; FERGUSON, W. J. (Ed.). **Development, Function and Evolution of Teeth**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p. 65-81.

SOUSA, E. P.; TOLEDO, C. E.; MEDEIROS, M. A. Novas ocorrências de dipnóicos no Cretáceo médio da Ilha do Cajual, Estado do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, 2003, Brasília. **Boletim de Resumos...** Brasília: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2003. p. 276-277.

_____, E. P. et al. Ocorrência inédita de Picnodontiformes para a Laje do Coringa, Ilha do cajual (Formação Alcântara), Eo-Cenomaniano do Estado do Maranhão. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 4., 2004, Rio Claro. **Resumos...** Rio Claro: UNESP, 2004. p. 67.

_____, E. P. et al. A new morphotype of Ceratodontidae (Dipnoiformes) from the Cretaceous deposits of the Coringa Flagstone, Cajual Island, Maranhão State, North-Northeastern Brasil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005, Rio de Janeiro. **Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional-UFRJ, 2005. p. 252.

STIRTON, R. A. Vertebrate Paleontology and continental stratigraphy in Colombia. **Bulletin of the Geological Society of America**, New York, v. 64, p. 603-622, 1953.

SZATMARI, P. et al. Evolução tectônica da margem equatorial brasileira. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, v. 17, n. 2, p. 180-188, 1987.

TABASTE, N. Étude de restes de poissons du Crétacé saharien. **Mémoire IFAN**, Paris, v. 68, p. 437-485, 1963.

TEIXEIRA, C. Sur un Ceratodontidé du Karoo de l'Angola. **Memórias, Academia das Ciências de Lisboa. Classe de Ciências**. Lisboa: Tomo VII, p. 15-23. 1954.

TOLEDO, C. E. V. **Análise paleoictiológica da Formação Corumbataí na região de Rio Claro, Estado de São Paulo**. 2001. 146f. Dissertação (Mestrado em Geociências)-Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.

_____, C. E. V.; BERTINI, R. J. A paleoictiofauna da Formação Corumbataí no Estado de São Paulo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, 1999, Crato. **Boletim de Resumos...** Crato: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1999. p. 119-120.

_____, C. E. V.; BERTINI, R. Uma nova ocorrência de dipnóicos e petalodontes na Formação Corumbataí (Permiano Superior da Bacia do Paraná) na região de Angatuba, Estado de São Paulo. In: CONGRESSO BRASILEIRO PALEONTOLOGIA, 17., 2001, Rio Branco. **Resumos...** Rio Branco: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2001. p.128.

_____, C. E. V.; BERTINI, R. Occurrences of fossil Dipnoi in Brazil and their stratigraphic and chronologic distributions. In: INTERNATIONAL PALAEONTOLOGICAL CONGRESS, 1., 2002, Sidney. **Abstracts...** Sidney: Macquarie University, 2002. v. 3, p.284-285.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Stratigraphy and Vertebrate Paleontology of the Corumbataí Formation, Upper Permian from the Paraná Basin in the State of São Paulo, Southeastern Brasil. In: INTERNATIONAL CONGRESS ON CARBONIFEROUS AND PERMIAN STRATIGRAPHY, 15., 2003, Utrecht. **Abstracts...** Utrecht: Utrecht University, 2003. p. 539-540.

_____, C. E. V.; BERTINI, R. J. Occurrences of the fossil Dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and Chronological distributions. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 8, n. 1, p. 47-56. 2005.

_____, C. E. V.; SOUSA, E. P.; MEDEIROS, M. A. Análise histológica das placas dentárias dos dipnóicos da Formação Alcântara (eo-Cenomaniano), Bacia de São Luís, Estado do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18., 2003, Brasília. **Resumos...** Brasília: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2003. p. 300.

_____, C. E. V.; BERTINI, R. J.; GUILHERME, E. Descrição histológica de *Lepidosiren megalos* (Dipnoiformes: Osteichthyes) da Formação Solimões, Mioceno-Plioceno da Bacia do Acre. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 4., 2004, Rio Claro. **Resumos...** Rio Claro: UNESP, 2004. p. 71.

_____, C. E. V.; RICHTER, M.; BERTINI, R. J. A new occurrence of *Gnathorhiza* (Dipnoiformes) in the Permian (Corumbataí Formation) of the Paraná Basin from the São Paulo State. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005a, Rio de Janeiro. **Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005a. p. 263.

_____, C. E. V. et al. First occurrence of *Protopterus humei* (Dipnoiformes) in South América. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005b, Rio de Janeiro. **Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005b. p. 262.

VICALVI, M. A.; CARVALHO, I. S. Carófitas cretácicas da Bacia do Parnaíba (Formação Itapecuru), Estado do Maranhão, Brasil. In: SIMPÓSIO DO CRETÁCEO DO BRASIL, 6., 2002, São Pedro. **Boletim de Resumos...**, Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, 2002. p. 83-88.

_____, M. A.; FERREIRA, C. S.; CARVALHO, I. S.; ANJOS, S. M. Fragmentos de ovos de dinossauros na Formação Itapecuru, Maranhão: uma discussão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 65, p. 218. 1993.

VILAS BÔAS, I. C. C.; CARVALHO, I. S. Mosasauros de la Formación Itapecuru (Cretáceo Superior), Playa de la Baronesa, Alcântara (Estado do Maranhão), Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires: 1999. p. 36-24.

_____, I. C. C.; CARVALHO, I. S. Répteis marinhos (Mosasauria e Plesiosauria) do Cretáceo Superior da Bacia de São Luís (Maranhão, Brasil). In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Ed.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 223-233. (Friedrich Katzer).

_____, I. C. C. et al. Dentes de *Charcarodontosaurus* (Dinosauria, Tyrosauridae) do Cenomaniano, Bacia de São Luís (Norte do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 71, p. 846-847, 1999.

VOROB`YEVA, E. J. Triassic ceratod from South Fergana and some remarks on the systematics and phylogeny of Ceratodontidae. **Paleontologicheskyy Zhurnal**, Moscow, v. 4, p. 102-111. 1967.

WENZ, S. Dipneustes. In: La faune de vertébrés continentaux du gisement d`In Beceten (Senonien du Niger). Note par France De Broin *et al.*, **Comptes Rendus Academie Sciences**, Paris, v. 279, s. D, p.469-472, 1974.

WERNER, C. Die Kontinentale Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (Wadi Milk Formation). **Buliner Geowissenschaften Abtheilung**, (E) V. 13, p. 221-249, 1994.

WICHMANN. R. Nuevas observaciones geológicas en la parte oriental del Neuquén y en el territorio del Río Negro. **Dirección General de Minas, Geología e Hidrología (Sección: Geología)**, Buenos Aires, v. 2, p. 3-22, 1924.

_____, R. Sobre la facies lacustre senoniana de los estratos con dinosaurios y su fauna. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina**, Córdoba, v. 30, p. 383-405, 1927.